





ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

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

SIEBENUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 42 TAFELN UND 101 ABBILDUNGEN IM TEXT.



J E N A ,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1909.

1614

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1614

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 21. Dezember 1908.)

	Seite
PHILIPPI, ERICH, Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer <i>Glaridichthys januarius</i> und <i>G. decem-maculatus</i> in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie. Mit Tafel 1—7 und 16 Abbildungen im Text	1
HAEMPEL, O., Die Schlundknochenmuskulatur der Cyprinoiden und ihre Funktion. Mit Tafel 8	95
ALLIS jr., PHELPS EDWARD, The Pseudobranchial and Carotid Arteries in the Gnathostome Fishes. With Plates 9	103
KLATT, BERTHOLD, Die Trichterwarzen der Lipariden-Larven. Mit Tafel 10—12 und 7 Abbildungen im Text	135

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 6. Mai 1909.)

DEMOLL, REINHARD, Über die Augen und die Augenstielreflexe von <i>Squilla mantis</i> . Mit Tafel 13—14 und 6 Abbildungen im Text	171
LINK, EUGEN, Über die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren. Mit Tafel 15—17 und 5 Abbildungen im Text . .	213
SCHMIDT, WILHELM J., Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Castanelliden. Mit Tafel 18—20 und 5 Abbildungen im Text	242
LINK, EUGEN, Über die Stirnagen der hemimetabolen Insecten. Mit Tafel 21—24 und 14 Abbildungen im Text	281

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 16. Juni 1909.)

STITZ, HERMANN, Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren. Mit Tafel 25—29 und 26 Abbildungen im Text	377
NORDENSKIÖLD, ERIK, Zur Anatomie von <i>Ixodes reduvius</i> . Mit Tafel 30	449
SEYDEL, EMIL, Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamelli- branchiaten. Mit Tafel 31—36 und 16 Abbildungen im Text	465

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 25. Juni 1909.)

BERNECKER, A., Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crusta- ceen. Mit Tafel 37—40 und 1 Abbildung im Text	583
DEEGENER, P., Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden. Mit Tafel 41 und 1 Abbildung im Text	631
DEMOLL, R., Die Augen von <i>Alciopa cantrainii</i> . Mit Tafel 42 und 4 Abbildungen im Text	651

Fortpflanzungsgeschichte der viviparen Teleosteer *Glaridichthys januarius* und *G. decem-maculatus* in ihrem Einfluß auf Lebensweise, makroskopische und mikroskopische Anatomie.

Von

Erich Philippi.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel 1–7 und 16 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Es ist eine im allgemeinen wenig bekannte Tatsache, daß in nicht weniger als 9 verschiedenen Teleosteer-Familien vivipare Formen vorkommen. Es sind dies die *Cyprinidae*, *Amblyopsidae*, *Cyprinodontidae*, *Scombresocidae*, *Embiotocidae*, *Scorpaenidae*, *Comphoridae*, *Bleenniidae* und *Zoarcidae* (einschließlich der mitunter als selbständige Familie aufgeführten *Brotulidae*). Trotz dieser stattlichen Formenfülle wissen wir aber, hauptsächlich wohl infolge der schwierigen Beschaffung des meist exotischen Materials, von den meisten Arten nicht mehr als die Tatsache der Viviparität, festgestellt durch die Auffindung von Embryonen in den Ovarien. Eingehendere Kenntnisse besitzen wir nur von den Zoarciden und Embiotociden durch STUHLMANN'S und WALLACE'S Untersuchungen des *Zoarcis*-Eierstockes und durch EIGENMANN'S Arbeit über *Cymatogaster aggregatus*.

Da jetzt durch die immer mehr aufblühende Aquarienliebhaberei die Möglichkeit geboten ist, zu erschwinglichen Preisen früher un-

erreichbares Material zu erlangen, folgte ich mit Freuden der Anregung Herrn Dr. DEEGENER's, durch Untersuchung eines lebendiggebärenden Cyprinodontiden unsere Kenntnis der viviparen Fische zu erweitern. Besondere tinktorielle oder technische Methoden auszuarbeiten, erwies sich nur an zwei Punkten als notwendig, einmal zur Erlangung des Ejakulats, wie an der betreffenden Stelle im Text beschrieben werden wird, und zweitens zur Erzielung schneidbar eingebetteter geschlechtsreifer Ovarien. Über die letztere Schwierigkeit klagen fast ausnahmslos sämtliche Autoren, die den Teleosteer-Eierstock bearbeitet haben; der steinhart werdende Dotter verlangt gebieterisch eine von dem üblichen Verfahren abweichende Behandlung. Ich habe eine solche, recht brauchbare Resultate liefernde durch Vermeidung des Xylols bei der Einbettung gewonnen und ersetze es durch Cedernholzöl als Zwischenstufe zwischen absolutem Alkohol und Paraffin. Einen andern Ausweg hat BÜHLER (p. 387 ff.) in der Anwendung der kombinierten Paraffin-Celloidin-Einbettung gefunden. Ich empfehle jedem, der über Eierstöcke arbeiten will, seine außerordentlich beachtenswerten technischen Ratschläge durchzulesen. Ich selbst konnte sie leider nicht mehr befolgen, weil ich seine Arbeit erst las, als mein Material bereits zum größten Teil verarbeitet war.

Ich werde dieser Publikation sehr bald eine solche über die Entwicklungsgeschichte des weiblichen Genitaltracts und vielleicht noch einige weitere *Glavidichthys* behandelnde folgen lassen. Das mag entschuldigen, wenn ich am Beginn der Arbeit einen Überblick über alle diesen Fisch behandelnde Arbeiten bringe, auch wenn sie nichts auf seine Fortpflanzungsgeschichte Bezügliches enthalten.

Während der Dauer meiner Arbeit habe ich von vielen Seiten Förderung erfahren. Für die Gewährung eines freien Arbeitsplatzes und Zurverfügungstellung aller Hilfsmittel des Zoologischen Instituts der Berliner Universität bin ich Herrn Geheimrat F. E. SCHULZE, für Überlassung von Spiritusmaterial aus den Beständen des Museums für Naturkunde Herrn Geheimrat MÖBIUS, Herrn Prof. BRAUER und Herrn Dr. PAPPENHEIM aufs lebhafteste verpflichtet. Mit lebendem Material wurde ich mehrfach sowohl vom Zoologischen Institut wie vom Abteilungsvorsteher Herrn Dr. BERNDT unterstützt. Die Mikrophotogramme 1—4 und 26 verdanke ich der Freundlichkeit des Herrn FÜRSTENBERG. All diesen Herren auch hier meinen Dank abzustatten ist mir ein lebhaft gefühltes Bedürfnis, vor allem Herrn Geheimrat SCHULZE und Herrn Dr. DEEGENER für ihre mir jederzeit

während der Dauer dieser Arbeit bewiesene Hilfsbereitschaft mit Rat und Tat.

Die Mikrophotogramme mit Ausnahme der 5 oben aufgezählten sind im Atelier der Firma ERNST LEITZ von deren Photographen Herrn MEYER, die Zeichnungen von mir selbst angefertigt.

Zur Orientierung über den Inhalt der Arbeit mag der nachfolgende Überblick dienen.

1. Kapitel. Die bisher über *Glaridichthys* publizierte Literatur.

2. Kapitel. Das lebende Tier.

Geographische Verbreitung. — Freileben. — Haltung in der Gefangenschaft. — Nahrung. — Veränderlichkeit von Färbung und Zeichnung. — Copulation. — Artliche Verschiedenheiten in der Bewegung der Anale des Männchens während der Copulation. — Umbildung der männlichen Afterflosse zum Gonopodium. — Verschiedenheit des Gonopodiums beider Arten. — Einreihung der bisher als *Cnesterodon decem-maculatus* bekannten Art in das Genus *Glaridichthys*. — Streichung der Genera *Phalloptychus* und *Phalloceros*. — Methode der künstlichen Spermagewinnung. — Das Ejakulat. — Bau der Spermoozeugmen. — Sexuelles Verhalten der Männchen. — Wurfzeit. — Mehrfache Geburten nach einmaliger Begattung. — Art und Ort der Aufbewahrung des einmal eingebrachten Spermas über mehrere Geburten hinweg. — Auflösung der Spermoozeugmen im weiblichen Genitaltract. — Geburtsakt. — Kannibalismus. — Zahl und Größe der Neugeborenen. — Wachstum. — Arrhenoidie. — Mißbildungen.

3. Kapitel. Situs viscerum und die seine Abänderungen beim Männchen bedingenden Faktoren.

Situs viscerum des Weibchens. — Die wahre Natur des bisher als Ductus pneumaticus angesehenen Gebildes. — Obliterieren des Ductus pneumaticus. — Kritische Durchmusterung der bisherigen, auf den Ductus pneumaticus der Cyprinodontiden bezüglichen Literatur. — Die richtige Stellung der Cyprinodontiden im System. — Kopfwärtswandern des Gonopodiums und seine Folgen. — Die Gonapophysen von *G. januarius*. — Formveränderung der Schwimmblase des Männchens. — Fehlen der Gonapophysen bei *G. decem-maculatus*. — Umgestaltung der Rippen des Männchens.

4. Kapitel. Bau des weiblichen Genitaltracts.

a) Der Ovarialsack.

Lage und Gestalt des Lumens. — Das Epithel des Ovariallumens. — Auftreten eines Pseudopodienepithels; seine Funktion; Entstehung von Genitalzellen de novo aus Epithelzellen; Entstehung der Follikelzellen. —

Das Stroma. — Das Ei. — Fehlen von Eihüllen. — Membranöse Hülle des Embryos. — Fehlen akzessorischen Nährmaterials im Gegensatz zu *Anableps*. — Der Follikel. — Theca folliculi. — Anordnung der Eier. — Die Delle. — Die Propyle. — Der entleerte Follikel. — Der cölomale Überzug des Ovars.

b) Der Oviduct.

Zusammenfassung.

1. Kapitel.

Die bisher über *Glaridichthys* publizierte Literatur.

Dieses Kapitel interessiert nur die speziellen Fischsystematiker. Alle übrigen Leser bitte ich, es zu überschlagen.

a) *Glaridichthys januarius* HENSEL.

Als HENSEL im Jahre 1868 die erste Kunde von der Existenz des *Glaridichthys januarius* gab, wußte er weder, daß die Analflosse des Männchens dieser Art erst postembryonal ihre Umbildung zum Spermaüberträger erfährt, noch, daß sich die Zeichnung bei ein und demselben Tier zu verschiedenen Zeiten verschieden verhalten kann; da er nun an einem Fundort Männchen fand, deren Anale keinen Klammerapparat aufwies, während an einer zweiten Stelle gesammelte Exemplare einen solchen besaßen und da dieser Unterschied mit kleinen Differenzen in Farbe und Größe Hand in Hand ging, war es nur natürlich, daß er 2 verschiedene Arten vor sich zu haben glaubte, die er beide dem Genus *Girardinus* einfügte, eine Einreihung, die er freilich selbst gewissermaßen mit einem Fragezeichen versah, indem er schrieb: „Die Gattung *Girardinus* unterscheidet sich besonders durch eine einfache Zahnreihe von *Poecilia*, wo die hinter den vordern größern Zähnen stehenden Hechelzähne ein breites Band bilden. Die beiden von mir gesammelten Arten haben aber hinter den größern Zähnen der Vorderreihe noch eine zweite Reihe sehr kleiner Zähne, welche man am deutlichsten an getrockneten Präparaten sieht. Es fragt sich nun, zu welcher der beiden Gattungen sollen sie gerechnet werden, oder hat man vielleicht bei *Girardinus* die hintere Reihe ihrer Kleinheit wegen stets übersehen?“ Die richtige Antwort auf diese Frage gab erst GARMAN durch Aufstellung eines neuen Genus. HENSEL gab seinen „beiden“ neuen Arten die Namen *Girardinus januarius* und *G. caudimaculatus*. Der erstere Name als der in der Publikation vorangehende ist nach den Prioritätsgesetzen der maßgebende, mit dem zweiten wird der Fisch noch heute allgemein im Handel und in den Kreisen der Aquarienliebhaber bezeichnet.

In der Fortsetzung seiner Beiträge zur südbrasilianischen Wirbeltierfauna werden von HENSEL „der Vollständigkeit wegen nochmals die Namen der schon in der frühern Abteilung beschriebenen Arten aufgeführt“, darunter also auch *Girardinus januarius* und *G. caudimaculatus* (b, p. 89).

Die Beschreibung der Species wurde von v. IHERING (a) vervollständig, insbesondere hinsichtlich der Bezeichnung und der äußern Sexualcharaktere, speziell der zum Copulationsorgan umgebildeten Anale des Männchens. Zugleich bespricht er die Eingeweide, besonders eingehend das Ovar, und beschreibt die Lebensweise des Tieres, dessen Viviparität er entdeckt. Auf diese Arbeit werde ich mehrfach zurückkommen.

Eine neue Art, *Girardinus iheringii*, wurde 1889 von BOULENGER (a, p. 266) beschrieben; sie wurde später von HILGENDORF als identisch mit der HENSEL'schen Art erkannt. — Ebenfalls als Synonym angesehen wird von diesem Autor die von PERUGIA (p. 652) unter dem Namen „*Gambusia gracilis?* (HECK)“ aufgezählte Art.

Alle „3“ *Girardinus*-Arten, *G. januarius* HENSEL, *G. caudimaculatus* HENSEL und *G. iheringii* BOULGR., finden sich in C. u. R. EIGENMANN'S (p. 64) Katalog der südamerikanischen Süßwasserfische aufgezählt.

Im selben Jahre, 1891, publizierte v. IHERING (b) eine Arbeit über das Gehörorgan der Fische, in der er auch das unserer Art sowie einer 2. Cyprinodontiden-Species, *Jenynsia lineata*, in den Kreis seiner Untersuchungen einbezieht. Interessant ist, daß die Richtigkeit der Einstellung der Familie bei den Physostomen auf Grund der Ergebnisse der Gehöruntersuchung bestritten wird, ein Zweifel, der, wie ich weiter unten zeigen werde, vollkommen berechtigt ist. Er stellt in dieser Arbeit, die übrigens in keinem Literaturverzeichnis der spätern Autoren enthalten ist, die Cyprinodontiden zu den Pharyngognathen, während er sie 1894 (c, p. 28) den Acanthopterygiern einverleibt.

In dieser letztern Arbeit werden unter den Süßwasserfischen von Rio Grande do Sul nur noch *Girardinus caudimaculatus* und *G. januarius* aufgeführt, während *G. iheringii* unter den Synonymen der letztern Art seinen Platz findet auf Grund einer brieflichen Mitteilung HILGENDORF's an den Autor. Auch COPE (p. 102) führt 1894 *Girardinus caudimaculatus* mit Beigabe einer kurzen Diagnose als zur Fischfauna von Rio Grande do Sul gehörig an.

In demselben Jahre machte EIGENMANN (b, p. 636) darauf aufmerksam, daß im Genus *Girardinus* kein Platz für unsere Species ist, da sie mehr als eine Zahnreihe besitzt, und reihte sie der Gattung *Poecilia* ein als *P. caudomaculatus* und *P. januarius*, wobei er das Geschlecht der Gattung in der Endung des Speciesnamens auszudrücken vergaß. Das o in dem erstern der beiden Namen glaubte ich anfangs einem Druckfehler zuschreiben zu müssen. Da es aber in einer zweiten Publikation abermals auftaucht, muß der Autor es wohl absichtlich aus mir nicht erfindlichen Gründen hingesetzt haben. Bei dieser Einstellung zu den *Poecilia* vergaß aber EIGENMANN nicht, darauf aufmerksam zu machen, „that the anterior series consists of flat incisors“, nicht aus konischen Zähnen, wie es bisher für die Mitglieder des Genus angegeben war. Aber da „a close inspection has shown, that the anterior series of teeth of the species of *Poecilia* are not true conical, but more or less flattened,“ hielt er die Differenz im Zahnbau doch nicht für bedeutend genug, um daraufhin ein neues Genus aufzustellen.

Anderer Ansicht war GARMAN (b, p. 40 u. 43), dessen die gesamte

Familie der Cyprinodontiden umfassende Monographie 1895 erschien. Nicht nur die Form der Zähne, auch ihre Befestigung im Unterkiefer und der Bau dieses Knochens selbst weichen von den entsprechenden Verhältnissen ab, wie sie sich bei den bisher zum Genus *Poecilia* gerechneten Fischen finden. Er errichtete daher 2 neue Genera, *Glaridodon* und *Cnesterodon*. Bei *Poecilia* sind die Zähne der ersten Reihe beweglich, die Unterkieferhälften lose verbunden, der Körper kurz; bei beiden neuen Gattungen hingegen sind die Zähne „firmly set in each jaw“, die Unterkieferhälften vereinigt und der Körper länglich. Untereinander differieren die beiden neuen Genera durch die Gestalt der Zähne, die bei *Cnesterodon* breiter und kräftiger sind, den Bau des Unterkiefers, dessen Hälften bei *Cnesterodon* weniger fest vereint sind, und vor allem durch die Gestalt der Anale des Männchens, die bei *Cnesterodon* ganz von der bei den nächstverwandten Gattungen *Glaridodon*, *Givardinus*, *Mollicenia* und *Poecilia* üblichen abweicht, indem sie, statt am distalen Ende ein Klammerorgan zu tragen, mit stumpfer Spitze endigen soll. Auf diesen Punkt werde ich späterhin noch eingehend zurückkommen.

Das Äußere des nunmehrigen *Glaridodon januaris* wird von GARMAN mit minutiöser Genauigkeit beschrieben unter Beifügung einer Umrisszeichnung der Zähne und einer solchen der Körpergestalt des Männchens, in die auch die zur Analflosse ziehenden, eigenartig modifizierten vordersten untern Wirbelfortsätze sowie der Umriss des hintern Schwimmbasenteils eingetragen sind, ohne daß aber auf die merkwürdigen sich hier darbietenden Verhältnisse im Text näher eingegangen würde. Dem Text voraus geht ein nicht immer ganz genaues Literaturverzeichnis, in welchem dem *G. caudimaculatus* der gebührende Platz als bloßes Synonym von *G. januaris* angewiesen wird.

Da sich herausstellte, daß der Name *Glaridodon* bereits vergeben war, ersetzte ihn GARMAN (c) durch einen neuen, so daß der richtige Name nunmehr *Glaridichthys januaris* (HENSEL) lautet. Die Notiz über diese Namensänderung ist so versteckt am Ende einer einen ganz andern Gegenstand behandelnden Publikation angebracht, daß es nicht weiter verwunderlich ist, daß sie selbst einem so gründlichen Durchmusterer der Literatur wie BERG entgangen ist.

Dieser Forscher fing in Buenos Aires 2 Exemplare dieses Fisches und wies ihn so als Bestandteil auch der argentinischen Fauna nach. Seine kurze Angabe hierüber ist von einem exakten Literaturverzeichnis begleitet (p. 289).

In einer aus Brasilien stammenden Fischsammlung fanden ihn EIGENMANN u. NORRIS (p. 361).

Ende der 90er Jahre des vergangenen Jahrhunderts wurden lebende Exemplare der beiden dieser Abhandlung zugrunde liegenden Arten nach Europa importiert, wo sie sich bald so vermehrten, daß sie in fast jedes Liebhaberaquarium einzogen. Dem entsprechend erschienen vom Jahre 1898 an in den Blättern der Aquarien- und Terrarien-Liebhaber-Vereine zahlreiche Berichte über beide Arten. Naturgemäß stellen sie sich, wie das bei Laienbeobachtungen ja auch nicht anders erwartet werden kann, vielfach als ein inniges Gemisch von Wahrheit und Dichtung

dar, so daß es unmöglich ist, sie in einer wissenschaftlichen Arbeit ohne weiteres zu berücksichtigen; andererseits aber finden sich doch manche treffliche Beobachtungen, an denen vorbeizugehen schade wäre. Aus diesem Dilemma habe ich einen Ausweg gefunden in der Art, daß ich das, was an richtigen Bemerkungen in der Liebhaberliteratur mir vor Augen gekommen ist, an den betreffenden Stellen in Form einer Anmerkung erwähne.

In fachzoologischen Blättern erschien nur der Artikel ZOLOTNISKY's, der freilich an manchen Stellen, z. B. der Schilderung des Geburtsakts (p. LXVIII), bedenklich an die oben gekennzeichneten Liebhaberberichte erinnert. Ich werde auf die Arbeit im folgenden Kapitel ausführlich zurückkommen. Ein Referat über sie erschien im Neapeler Jahresbericht.

In der Liste der im Museum von Rio de Janeiro befindlichen Fische wird auch unsere Art von SCHREINER und DE MIRANDA RIBEIRO (p. 100) aufgezählt.

1904 zeigte ich in einer kurzen Notiz das Arrhenoidwerden eines Weibchens an, 1906 in einer vorläufigen Mitteilung einige der in dieser Arbeit ausführlich besprochenen makroskopischen Befunde und schließlich 1907 die eigenartige Übertragung des Spermas vom Männchen auf das Weibchen.

Im selben Jahre wurde *G. januarius* von STEINDACHNER in einer Fichsammlung aus dem brasilianischen Staate Santa Catharina aufgefunden.

Im selben Jahre trennte EIGENMANN (e, p. 430) auf Grund von Befunden, auf deren irrige Deutung ich unten zurückkommen werde, *G. januarius* und *G. caudimaculatus* wieder voneinander und stellte für erstern eine neue Gattung *Phalloptylchus* auf, für letztern eine solche Namens *Phalloceros*.

Glavidichthys caudomaculatus — man sieht, das o erhält sich — wurde dann wieder in einer aus Paraguay stammenden Fichsammlung von EIGENMANN, McATEE u. WARD (p. 143) aufgefunden.

b) *Glavidichthys decem-maculatus* JENYNS.

Die Geschichte dieser Species greift um ein Vierteljahrhundert weiter zurück als die von *G. januarius* HENSEL und spiegelt zum Teil noch die Geschichte der ganzen Familie wieder, insofern als sie von den ersten 3 Autoren, die sich mit ihr befassen, als Mitglied der Familie der Cypriniden oder Karpfen aufgezählt wird. Trotz ihres höhern Alters aber hat diese Art die richtige Stelle im System bisher noch nicht finden können.

Die ersten wissenschaftlich beschriebenen Exemplare wurden von keinem Geringern als CHARLES DARWIN gesammelt. Unter den neuen Species von Fischen, die er von seiner Erdumseglung auf dem „Beagle“ heimbrachte, befand sich, durch 3 Stücke repräsentiert, auch *Glavidichthys decem-maculatus*. Er wurde 1842 von JENYNS (p. 115) unter dem Namen *Pocilia decem-maculata* als Mitglied der „Family Cyprinidae“ in die Wissenschaft eingeführt. Aus der ausführlichen Diagnose, wie auch aus den beiden Abbildungen, die den Fisch in natürlicher Größe und aufs

Doppelte vergrößert darstellen, geht deutlich hervor, daß alle 3 Exemplare Weibchen waren.

JENYNS' Bericht scheint VALENCIENNES (p. 133) unbekannt geblieben zu sein, denn in seinem Kapitel „des Poecilies, des Cyprinodons, des Fundules, des Hydrargyres et Grundules“ fehlt *P. decem-maculata*. Statt dessen beschreibt er denselben Fisch als neue Species und nennt ihn *P. gracilis*.

Beide Namen werden dann von BLEEKER (p. 486) als die zweier verschiedener Arten unter den „Species Cyprinodontoideorum lucusque cognitae“ aufgeführt.

GÜNTHER (p. 355) vervollständigt die Beschreibung des Äußern der Species durch einige Angaben über die Anzahl der Schuppen, über die Größe des Auges und über die Färbung. Zugleich ändert er ihre systematische Stellung auf Grund der Zähne, von denen bereits JENYNS angegeben hatte, daß sie „are more cutting than pointed and in this respect rather departing from the character of the genus as established by VALENCIENNES“, indem er sie in das Genus *Girardinus* versetzt. Die Abtrennung von *Poecilia* war richtig, die Einreihung in das Genus *Girardinus* falsch, da die Zähne dieses Genus „dientes uniseriales, aproximados movibles“ sind (POEY, p. 383).

HENSEL war der Erste, der das Männchen zu Gesicht bekam; die Analflosse war penisartig entwickelt mit einem Zangenapparat an der Spitze (a, p. 364). Während er es hier richtig als *decem-maculatus* beschreibt, macht er in der Fortsetzung seiner Publikation (b, p. 89) denselben Fehler, in den schon BLEEKER verfallen war und der sich fortab bei sämtlichen Autoren ohne Ausnahme findet, indem sie *decemmaculatus* in einem Wort schreiben.

Unter PERUGIA's (p. 653) Exemplaren befand sich ein Weibchen, das „conteneva nel sacco uterino . . . 65 embrioni già in istato di avanzato sviluppo“, womit die Viviparität der Art festgestellt war.

Gleich der vorher besprochenen Species wurde auch diese von C. u. R. EIGENMANN (p. 64) angeführt und später von EIGENMANN (b, p. 636/637) zu *Poecilia* gestellt.

1895 wurde von GARMAN (b, p. 44) das Genus *Cnesterodon* aufgestellt (s. o. S. 6) und der nunmehrige *C. decem-maculatus* in derselben Weise wie *Glaridichthys januarius* unter Beifügung der vollständigen Literaturübersicht beschrieben.

Im selben Jahre wurde er von LAHILLE (p. 273), 1897 von BOULENGER (p. 4) sowie von BERG (p. 290) als in verschiedenen Sammlungen befindlich aufgezählt.

Nachdem unser Fisch fast 60 Jahre bekannt war, veröffentlichte BRANDES eine Notiz unter dem Titel: „Ein neuer viviparer Fisch“, die ich hier nur der Vollständigkeit wegen erwähne.

ZOLOTNISKY's Arbeit handelt trotz ihres Titels nicht von *G. decem-maculatus*, sondern von *G. januarius*.

1906 zählten EVERMANN u. KENDALL (p. 90) ihn als Bestandteil einer argentinischen Fichsammlung auf, und im selben Jahre erschienen meine oben erwähnten Vornotizen.

2. Kapitel.

Das lebende Tier.

Zu einer genauen Umgrenzung der geographischen Verbreitung der beiden *Glaridichthys* reichen die bisherigen spärlichen Fundortangaben noch nicht aus. Immerhin lassen sie schon jetzt so viel erkennen, daß ihr Vorkommen in allen Flußsystemen wahrscheinlich ist, die, sei es den Atlantischen Ozean erreichend, sei es abflußlosen Becken zugehörig (Rio Primero bei Cordoba), die nördliche Hälfte Argentiniens, Uruguay, Paraguay, Bolivien und die Südhälfte Brasiliens durchziehen. Doch macht sich insofern ein Unterschied zwischen beiden Arten geltend, als *G. januarius* aus dem gesamten Umfang des Gebietes angegeben ist, während *G. decem-maculatus* bisher nur aus dessen Südhälfte mit Caiza unweit des 22. Breitengrades und der bolivianisch-argentinischen Grenze als nördlichsten Punkt gemeldet ist. Beide Arten steigen von den Flußmündungen, also der Höhe des Meeresspiegels, bis nach Cordoba auf, welche Stadt in 405 m Höhe liegt. Möglicherweise gehören aber auch noch die in ungefähr 600 m Höhe liegenden, direkt am Fuße der Cordilleren befindlichen Quellseen Nahuel Huapi und Traful (s. w. u.) des argentinischen Rio Negro zu den Fundorten von *G. decem-maculatus*, womit dessen Verbreitungsgebiet zugleich mit der Vertikalenerweiterung eine solche nach Süden und nach Westen erfahren würde. Aber auch wenn diese beiden Seen ausgeschaltet werden, muß die Karte, die BOULENGER (c. p. 617) von der Verbreitung der Cyprinodontiden gibt, modifiziert werden, da er das Nordufer des La Plata als südlichsten Punkt ihres Vorkommens in Südamerika zeichnet, während jetzt die Städte Buenos Aires und La Plata sowie die gesamte Provinz Buenos Aires als Fundorte bekannt geworden sind.

Als Fundorte sind angegeben:

a) für *Glaridichthys januarius*

VON HENSEL (a, p. 362 bzw. 358) Pfützen und Gräben um Rio de Janeiro und (a, p. 364) Costa da Serra bei S. Leopoldo in Brunnen und Gräben; VON V. IHERING (a, p. 468) Rio Grande do Sul (Provinz); VON BOULENGER (p. 267) Rio Grande do Sul; VON PERUGIA (p. 653) Cordoba in der Republik Argentinien; VON V. IHERING (c, p. 29) Flüsse nördlich von Porto Alegre z. B. im Gebiet des Rio dos Sinos.

Rio Grande do Sul (Stadt). Mündung des Rio Camaquam, in Gräben, Pfützen und Sümpfen häufig; von COPE (p. 84) Rio Grande do Sul (Provinz); von EIGENMANN (p. 636/637) Rio Grande do Sul; von GARMAN (b. p. 43) Maldonado, Rio Janeiro, Rio Negro, Campos, Muriahi, Santa Rita, Villa Nova, Santa Anna¹⁾; von BERG (290) Buenos Aires „en los diques del dock Sud“; von EIGENMANN u. NORRIS (p. 361) Ribeirão Pires; von SCHREINER u. DE MIRANDA RIBEIRO (p. 178) Flüsse Brasiliens, Maldonado; von STEINDACHNER (p. 18) Fluß Cubataõ im Staate Santa Catharina bei Theresopolis (Brasilien); von EIGENMANN (e. p. 431) Rio Grande do Sul bis Paraguay und südöstliches Brasilien bis Maldonado und Paraguay, und endlich von EIGENMANN, MCATEE u. WARD (p. 143) „exceedingly abundant in a mountain brook. Arroyo Otoroto at Sapucay“ (Zentralparaguay).

b) für *Glaridichthys decem-maculatus*

von JENYNS (p. 115) „at Maldonado in a lake, that had been suddenly drained“ und „in brooks“, von VALENCIENNES (p. 133) Umgebung von Montevideo; von GÜNTHER (p. 355) Maldonado; von HENSEL (a, p. 364) S. Leopoldo am Ufer des Rio dos Sinos; von PERUGIA (p. 653) „dintorni di La Plata e Stagno Maipù (Buenos Ayres)“; von GARMAN (b. p. 44) Uruguay River, Maldonado; von LAHILLE (p. 273) „Canal Oeste“ (Stadt La Plata); von BOULENGER (b, p. 4) Caiza im bolivianischen Chaco; von BERG (p. 291) „aguas tranquilas de la Provincia de Buenos Aires y de la Republica Oriental del Uruguay“, wo er „abunda muchísimo“. EVERMANN u. KENDALL'S Fundort steht nicht fest (p. 67): die von ihnen gesammelten „fresh-water species are from Rio Primero in the Province of Cordoba, and from the head-waters of the Rio Negro, chiefly Lakes Nahuel Huapi and Traful and tributary or neighbouring waters. Unfortunately when received some of the labels had become partly effaced, making some of the localities uncertain.“

Fast alle diese Fundstellen sind in STIELER'S Handatlas angegeben, mit Ausnahme von Ribeirão Pires, über das ich auch in

1) Da diese 3 Namen auf der Karte von Südamerika zahllose Male vorkommen, wandte ich mich um nähere Auskunft über sie an GARMAN und erhielt die freundliche Mitteilung, daß „the Santa Anna given for *Glaridichthys januarinus* is that in Rio Grande do Sul; the Santa Rita is located on the Rio Preto; and the Villa Nova is that near the mouth of the Rio San Francisco, between Bahia and Pernambuco“.

keinem geographischen Handbuch eine Angabe finden konnte. Doch ergibt sich seine ungefähre Lage aus EIGENMANN u. NORRIS' (p. 349) Bemerkung, daß ihre Publikation basiert auf einer „collecção de peixes feita . . . nas proximidades de S. Paulo, em alguns rios que desembocam directamente no Oceano Atlantico e em outròs que são tributarios do Paraná“. Außer den oben wiedergegebenen kurzen Notizen des Vorkommens von *G. januarius* in Pfützen, Gräben, Brunnen und Sümpfen (HENSEL und v. IHERING) und den ähnlichen Angaben von PERUGIA, LAHILLE und BERG für *C. decem-maculatus* finden wir bei v. IHERING (a, p. 487—489) etwas ausführlichere Auskunft über das Freileben. „Die *Girardinus*-Arten leben . . . ebenso wie die nahe verwandten Poecilien . . . in oft sehr seichten Gräben und Pfützen, in welchen man sie scharenweise umherschließen sieht. In rasch durch das Wasser gezogenen feinen Netzen fängt man leicht eine ziemliche Portion von ihnen.“ „Die *Girardinus*-Arten leben, wie auch andere limnophage Cyprinodonten, immer in größern Gesellschaften zusammen.“ „In jedem seichten Graben trifft man sie an. Mehr als irgend welche anderen Fische sind daher diese der Gefahr ausgesetzt, ihr Wohngebiet ausgetrocknet zu sehen.“ Doch vermögen sie sich beim Eintrocknen eines Grabens oder einer Pfütze aus dem Trocknen herauszuschaffen und nach den tiefern, noch Wasser führenden Stellen zu retten, indem sie sich durch Aufschlagen mit dem Schwanz hoch emporschnellen und so sich weit entfernen können. Im Zusammenhang mit dieser Lebensweise glaubt v. IHERING das Auftreten der Viviparität erklären zu können, da die Laich- und Brutmassen gar häufig durch das Austrocknen zugrunde gehen würden, wenn die Tiere wie andere Fische laichten, wohingegen das trüchtige Weibchen bei seinen Sprüngen in das tiefere Wasser die Embryonen naturgemäß mit sich führt.

Mit dem Vorkommen in den kleinsten Pfützen und Gräben hängt wohl auch die Leichtigkeit zusammen, mit der man beide Arten in der Gefangenschaft halten und züchten kann. Es gibt keinen Aquarienfisch, der so wenig Ansprüche stellt. ZOLOTNISKY'S Angabe (p. LXXI), daß *G. januarius* ohne jeden Schaden eine Temperaturerniedrigung bis auf 7,5° erträgt und andererseits bei 31° kein Zeichen von Unbehagen zeigt, stimmt durchaus. Nur gegen plötzliche starke Temperaturschwankungen ist er empfindlich. Auch an dem Sauerstoffgehalt des Wassers stellen sie die denkbar geringsten Ansprüche; selbst in kleinen Becken, wenn sie nur richtig bepflanzt sind, kann man sie monatelang ohne Durchlüftungseinrichtung

halten, ohne daß das Wasser gewechselt zu werden brauchte. Ich benutzte als Aquarien gewöhnliche Akkumulatorgläser, deren Boden mit Sand bedeckt war und die mit Elodea oder Myriophyllum besetzt waren. Manche der Gläser waren nur 27 cm lang, 14 cm breit und 24 cm hoch, und, als infolge der zahlreichen Nachzucht die Menge meiner „Aquarien“ ständig wuchs, benutzte ich schließlich Einmachegläser und Abdampfschalen, letztere von nur 7 cm Höhe, und in allen erhielt ich Nachzucht.

Als Futter benutzte ich anfangs *Cyclops*, *Diaptomus* und andere Crustaceen von gleicher Größe oder vielmehr Kleinheit — ausgewachsene Daphnien können von *G. decem-maculatus* nicht mehr gefaßt werden, höchstens werden die Antennen abgebissen —, die ich im Tegeler See mit dem Planktonnetz des Zoologischen Instituts fing. Doch muß man bei solcher Planktonfütterung darauf achten, daß man keinen *Argulus* ins Aquarium mit einschleppt. Geschieht dies, so hat man es stets mit dem Verlust einiger Fische zu bezahlen. Später, als ich erkannt hatte, wie „hart“ *Glaridichthys* ist, machte ich es mir bequemer, indem ich häufig Trockenfutter reichte; als solches benutzte ich STIELER'S Fischfutter, das ich für die kleinere Species durch ein Drahtnetz siebte, um so ein unnötiges Trüben des Wassers durch die am Boden faulenden, wegen ihrer Größe doch nicht freßbaren Brocken zu verhindern. Das Sieben kann man sparen, wenn man als Trockenfutter das in verschieden großer Körnung erhältliche Piscidin anwendet, doch habe ich gefunden, daß es seinen penetranten Geruch allzu leicht dem Wasser mitteilt. In der Aquariumliteratur wird vielfach auch das BARTHMANN'SCHE Trockenfutter empfohlen. Bei Anwendung solcher künstlichen Fütterung ist stets die Benutzung eines „Futtringes“, eines kreisförmigen oder quadratischen hohlen Glasrahmens, anzuraten, da er die Zerstreung des Futterpulvers über die gesamte Oberfläche des Aquariums verhindert. Befindet er sich ein für allemal an derselben Stelle, so merken sich die Tiere den Platz und kommen sofort, wenn die das Aquarium bedeckende Glasscheibe abgehoben wird, unter dem Ring zusammen und fressen, bevor das Futter zu Boden gesunken ist. Man gebe nie mehr als nach einer Viertelstunde gefressen ist; das übrige sinkt doch nur zu Boden und verpestet das Wasser. — Mitunter sah ich sie auch Algen abzupfen, doch scheint es mir mehr auf die an ihnen sitzenden Rotatorien und Infusorien abgesehen zu sein als auf sie selbst. Immerhin fand ich in einem Falle den Darm eines Exemplars, das ich einige Tage nicht gefüttert

hatte, ganz mit diesem grünen Inhalt erfüllt. Doch ziehen sie lebendes tierisches Futter jedem andern vor. ZOLOTNISKY gab ihnen im Winter kleingeschnittene *Chironomus*-Larven. Auch ich sah die größere Species solche, ebenso wie *Corethra*-Larven, aus dem lebenden Futter herausfangen, und zwar mit einer diesem „Wild“ durchaus angepaßten Methode. Während sie nämlich hinter den plump hoppelnden Daphnien einfach hinterherschwimmen und dann zuschnappen, nähern sie sich den *Chironomus*-Larven ganz langsam, nur mit der Schwanzflosse leise spielend, in der Weise, daß ihre Längsachse mit der Larve zusammenfällt, und erst im letzten Augenblick, wenn sie ihr Futtertier schon fast berühren, klappen die protractilen Kiefer vor, und mit einem raschen Ruck des ganzen Tieres nach vorn wird die Beute erfaßt. Auch *Culex*-Larven werden, wenn sie nicht zu groß sind, gern genommen, kurz alles, was sie bewältigen können, leider auch die eignen neugeborenen Jungen. v. IHERING (a, p. 487) fand als Magen- und Darminhalt der freilebenden Tiere „neben geringen Schlamm-Massen fast ausschließlich . . . Algen und Diatomaceen aller Art. Die Algenfäden sind durchbissen und also in kleinen Stücken vorhanden.“

Ein Umstand, der bei längerer Pflege auffällig hervortritt, ist bei beiden Arten die starke Veränderlichkeit der Farbe. Während in Gläsern, die nur wenige Pflanzen enthalten und in die das Licht ungehindert einströmt, die Tiere, insbesondere die kleinern Exemplare, mit Ausnahme des von der Leibeshöhle eingenommenen Raumes fast durchsichtig werden, wobei die Wirbelsäule und die obern und untern Dornfortsätze als dunklere Schatten, die Schwimmblase als heller Fleck durchschimmern, zeigen die in größern, dichtbewachsenen Becken gehaltenen eine tief grünbräunlich-schwarze Färbung bei hellerer Bauchseite. Doch verschwindet dieses Aussehen im Verlauf von noch nicht einer Minute, wenn man die Fische in ein helleres Glas setzt, und umgekehrt. Aber auch die für die Art charakteristische Fleckenzeichnung verhält sich bei ein und demselben Tier verschieden. So werden häufig bei *G. decem-maculatus* die vordern Flecken gänzlich unsichtbar und auch die hintern unscharf. JENYNS ist bei der Abbildung des Weibchens (tab. 22, fig. 1 u. 1a) insofern ein kleiner Fehler unterlaufen, als er jeden Seitenfleck genau auf eine Schuppe beschränkt, während er in Wirklichkeit, ihren Umfang überschreitend, sich auch auf die benachbarten ausdehnt. Bei Sonnenschein zeigt sich häufig bei den Männchen dieser Art beiderseits am distalen Ende des Schwanzes ein kreisrunder grünlich-gelber bis

gelber Fleck, der keine bestimmten Konturen hat und oft bis auf die Schwanzflosse übergreift. Er liegt nicht wie die schwarzen Querflecke in ungefähr der Mittelhöhe des Körpers, sondern unterhalb derselben, oft bis zum Bauchrande sich ausdehnend. Ebenfalls gelb, aber leuchtend bernstein- oder dottergelb, ist häufig die Genitalpapille des Weibchens beider Arten, welche Farbe sich dann auch auf die Ansatzgegend der Anale fortsetzen kann; ob das Auftreten dieser Färbung mit der Geneigtheit des Weibchens, die Männchen zuzulassen, zusammenhängt, konnte ich nicht feststellen. Die Flossen sind im allgemeinen farblos, doch zeigt sich im Bereich der ersten Strahlen der Anale bei beiden Arten in beiden Geschlechtern schwarze Pigmentierung. Unter der Lupe erkennt man zwischen dem schwarzen auch leuchtend gelbes Pigment, dessen lebhaftere Formveränderungen v. IHERING (a, p. 479) eingehend beschreibt. Häufig tritt bei dem Männchen beider Species, namentlich bei geschlechtlicher Erregung, auf der dann steif gespreizten Rückenflosse ein schwarzer Saum von der Breite etwa eines Drittels der Flosse an ihrem distalen Rande auf, begleitet von einem zweiten, konzentrisch verlaufenden, weniger intensiven an der Basis der Flosse. Auch bei den Weibchen von *G. januarius* habe ich öfters diese Färbung der Rückenflosse bemerkt. — Wie bei *G. decem-maculatus* oft einige der Flecken unsichtbar werden, so verschwindet auch bei *G. januarius* die Zeichnung, die ihm das Synonym *caudimaculatus* eingebracht hat, bis zu völliger Unkenntlichkeit. um zu andrer Zeit bei demselben Exemplar aufs deutlichste wieder zu erscheinen, dann oft begleitet von mehreren schwächer gefärbten undentlich umrissenen Flecken von gleicher Größe und Gestalt vor und hinter dem typischen. Diese letztere Zeichnung hatte veranlaßt, daß *G. januarius*, als er zuerst importiert wurde, von den Händlern in gutem Glauben als *G. decem-maculatus* angeboten wurde, was dann, als auch diese Art eintraf, zu heillosen Konfusionen in den Liebhaberpublikationen Anlaß gab. Auch ZOLOTNISKY hat so *G. januarius* erhalten, aber seine Beobachtungen als auf *G. decem-maculatus* bezüglich publiziert. Betrachtet man die Aquarien von der Fensterseite aus, so daß einem die Fische ihre belichtete Seite zukehren, so kann man bei beiden Geschlechtern von *G. januarius* den schwarzen Fleck vorn und hinten von einem schmalen perlmutterglänzenden Strich eingesäumt sehen, besonders an Männchen, die die Weibchen treiben; die gleichen Streifen traten auch stets auf, wenn ich den Tieren vor dem Einlegen in die Fixierflüssigkeit den Kopf abschmitt. EIGENMANN

(b, p. 636) hat diese Zeichnung bereits erwähnt, doch hat GARMAN (b, p. 43) sie nicht in seine Beschreibung der Art mit aufgenommen.

Über die Copulation der Cyprinodontiden habe ich nur drei kurze Notizen gefunden. In der ältesten weist AGASSIZ (a, p. 135) die Zusammengehörigkeit der beiden Geschlechter von *Mollienisia latipinna* nach, die bis dahin als zu zwei verschiedenen Genera gehörig betrachtet worden waren. „Having found both together in all the Gulf States, I have watched them carefully and . . . I have seen them day after day in copulation during the monthes of April and May, so that their specific identity is now an established fact.“ Leider aber sagt er kein Wort über die Art und Weise, wie sich nun die „day after day“ gesehene Copulation vollzieht, obwohl er in einer spätern Publikation (b, p. 136) noch einmal wiederholt: „There cannot be the slightest doubt about it, for I have repeatedly seen then copulate.“

Etwas ausführlicher ist die zweite Notiz, die sich auf *Gambusia patruelis* bezieht. RYDER (b, p. 155, abgedruckt bei JORDAN u. EVERMANN, p. 681) schreibt: „Mr. A. A. DULY has informed me that he has witnessed the act of copulation and the birth of the young of *Gambusia*. In coitus the male's head is turned in the direction of the tail of the female, the prolonged anal fin seeming to be thrust into the external opening of the ovarian duct or genital pore of the female, which lies just in advance of the anal fin.“

Diese Beschreibung der Copulation ist so unvollständig, daß man, hat man sie nicht selbst beobachtet, sich nach ihr unmöglich eine richtige Vorstellung bilden kann. Es ist demnach nur natürlich, wenn CUNNINGHAM (a, p. 184) sagt: „Observations on the copulation of *Gambusia* are mentioned by RYDER . . .; the male is stated to have his head turned towards the tail of the female, and as the intromittent organ slopes backward, this position would seem necessary. It may be suspected, that the ventral edges of the pair are turned towards each other, otherwise it is difficult to understand how the projection of the fin is inserted into the female opening.“

ZOLOTNISKY (p. LXVI) beschreibt das der Copulation vorangehende Gebaren des Männchens von *G. januarius* folgendermaßen: „En passant près de la femelle, . . . il soulève, cet organ si haut qu'il arrive à toucher avec sa mâchoire inférieure ou ses ouïes et à l'air de vouloir en transpercer la femelle.“ Die Copulation selbst hat er nicht gesehen, vermutet aber, „qu'à ce moment les deux poissons ont les têtes tournées vers le bas“.

Diese Vermutung ist aber irrig. Sie ist veranlaßt durch die Beobachtung, daß das paarungslustige Männchen, dem Weibchen langsam folgend, aus einiger Entfernung dieses aufs aufmerksamste beobachtet, wobei es, je nachdem das Weibchen aufsteigt oder nach unten schwimmt, oft minutenlang eine vertikale Stellung einnimmt, je nachdem mit dem Kopf nach oben oder nach unten gerichtet, Stellungen, wie man sie in dieser Dauer beim Weibchen niemals antrifft. Im allgemeinen hält es sich etwas unterhalb und hinter dem Weibchen auf, da nur so die Copulation möglich wird, die in der Weise erfolgt, daß das Männchen seine zum Spermaüberträger umgewandelte, langausgezogene, am distalen Ende mit einem Klammerapparat versehene Anale, die für gewöhnlich in der Medianebene des Körpers, diesem dicht anliegend, mit dem freien Ende nach hinten weisend getragen wird, plötzlich so seitlich herumschnellt, daß sie nunmehr mit dem freien Ende nach vorn und etwas dorsal- und lateralwärts zeigt.¹⁾ So, „à l'air de vouloir transpercer la femelle“, stürzt es in der Richtung, die seine Anale anzeigt, mit ungemeiner Schnelligkeit auf das Weibchen los, den Klammerapparat an dessen Urogenitalpapille ansetzend und fast noch im selben Augenblick, von der Gewalt des eignen Vorstoßes fortgerissen, es überholend, wobei die Anale in ihre gewöhnliche Lage zurückkehrt.

v. IHERING's Angabe (a, p. 479), daß die Anale vom Tiere aufgerichtet werden kann, „wobei sie dann senkrecht nach unten hin absteht“, trifft nur für junge Männchen zu, deren Klammerapparat noch nicht voll ausgebildet ist. Geschlechtsreife Tiere drehen nur seitlich.

GARMAN (a, b u. c, p. 73/74) hat die merkwürdige Entdeckung gemacht, daß bei dem ebenfalls viviparen Cyprinodontiden-Genus *Anableps* die Copulationsflosse der Männchen in ihrem distalen Teil eine Biegung entweder nach rechts oder nach links aufweist und daß bei den Weibchen die Genitalöffnung von einer Schuppe derart bedeckt ist, daß nur von der einen Seite her — bald der linken, bald der rechten — die Anale des Männchens angesetzt werden kann. Demgemäß können nur rechtsseitige Männchen linksseitige Weibchen befruchten und umgekehrt. Diese Beobachtung GARMAN's

1) Eine Abbildung des in Vorbereitung zur Copulation begriffenen Männchens von *G. januarius* gibt STANSCH in seiner kleinen Schrift „Die Zahnkarpfen (lebendgebärende)“, in: Bibl. Aquarien-Terrarienkunde, Heft 4, Braunschweig 1906.

veranlaßte mich, auch bei den beiden von mir gepflegten Arten auf ein etwaiges asymmetrisches Verhalten zu achten. Bei den Weibchen zeigt sich nichts derart, ihre Genitalpapille ragt unverdeckt hervor. Anders ist es bei den Männchen; diese können nämlich durchaus nicht, wie ZOLOTNISKY (p. LVI) angibt, die Anale „mouvoir de tous les côtés“, sondern ihre Bewegungsfreiheit ist eine beschränkte, indem es ein und demselben Tier nicht möglich ist, nach Belieben die Anale links oder rechts herum nach vorn zu drehen. *G. decem-maculatus* dreht überwiegend auf die rechte, *G. januarius* vorherrschend auf die linke Körperseite. Von diesem Verhalten kann man sich auch experimentell leicht überzeugen, wenn man einem chloroformierten oder frisch getöteten, in Rückenlage fixierten Tier eine feine Sonde in den Anus einführt und kopfwärts einen leichten Druck ausübt. Unter den vielen Dutzenden von Männchen von *G. januarius*, die ich beobachtet habe, waren nur 4 Exemplare, unter den etwa 25 Männchen von *G. decem-maculatus* deren 3, die nicht in der für ihre Species charakteristischen Weise drehten, sondern stets die umgekehrte Seite inne hielten. Ich möchte sie den verkehrt gewundenen Schnecken an die Seite stellen.

Daß der Klammerapparat, wie überhaupt die ganze abweichende Gestalt der männlichen Anale bei *G. januarius* sich erst in post-embryonaler Zeit ausbildet, berichten schon v. IHERING (a, p. 479 bis 482) und ZOLOTNISKY (p. LXVIII). Am neugeborenen Tier ist äußerlich das Geschlecht in keiner Weise zu erkennen. Zwar lassen sich bei Lupenbetrachtung Exemplare mit bogigem Übergang des untern zum hintern Rand der Anale von solchen mit schrofferer Eckenbildung unterscheiden, bei welch letztern dann die Anale einen etwas längern Eindruck macht, doch hat die histologische Untersuchung der Gonaden solcher Tiere später gezeigt, daß diese Differenz nicht mit einer solchen im Geschlecht korrespondiert, sondern eine sowohl bei Männchen als bei Weibchen vorkommende Variation ist, deren Extreme übrigens durch alle Übergänge verbunden sind. Im Laufe der Entwicklung, Hand in Hand gehend mit der Ausbildung des Hodens, streckt sich die Anale in die Länge (Fig. 3), und schließlich treten die Widerhaken an einem der Flossenstrahlen und am distalen Ende der ganzen Flosse der Klammerapparate¹⁾ auf (Fig. 4).

1) Diesen Klammerapparat als Präputium zu bezeichnen, wie dies EIGENMANN (d) getan hat, ist gänzlich un-zulässig.

Für diese zum Copulationsorgan gewordene Afterflosse der Cyprinodontiden schlage ich den Namen Gonopodium als internationale Fachbenennung vor.

V. IHERING hat den Bau des Gonopodiums von *G. januarius* ziemlich eingehend beschrieben, doch, scheint es, nach einer noch nicht völlig ausgebildeten Flosse und leider nicht frei von Ungenauigkeiten. So läßt er in seiner fig. 3 den 7. und 8. Flossenstrahl statt an der Flossenbasis frei am Rande der Anale ohne jede Verbindung mit dem Rumpf entspringen. Auch zeigen die einzelnen Knorpelstücke, welche die einzelnen Strahlen des ausgebildeten Gonopodiums zusammensetzen, ein recht erheblich anderes Aussehen, als sie in v. IHERING'S fig. 2 darbieten. Ist der Gang der Entwicklung bei beiden Species der gleiche, so ist das Endresultat doch ein verschiedenes. Denn bei *G. januarius* besteht die Endklammer aus 3 Stücken, 1 kurzen unpaaren und 2 längern paarig angeordneten (Fig. 1), während die beiden letztern bei *G. decem-maculatus* durch ein einziges unpaares bedeutend größeres Stück repräsentiert sind; bei dieser Species besteht also der Klammerapparat nur aus 2 Stücken (Fig. 2). Auch sonst treten in der Ausbildung der einzelnen Strahlen und der sie zusammensetzenden Knorpelstücke des Gonopodiums ganz charakteristische Artunterschiede auf, beispielsweise hat *G. januarius* 9—11 Widerhaken, deren Größe mit der Entfernung vom distalen Flossenende zunimmt, während *G. decem-maculatus* nur 3—6 aufweist von bedeutend geringerer und untereinander ziemlich gleicher Größe (Textfig. A u. B).¹⁾

1) Ich zählte bei *G. januarius* dreimal 11, zweimal 10 und zweimal 9 Widerhaken; bei *G. decem-maculatus* einmal 3, fünfmal 5 und einmal 6. — Der Unterschied in der Ausbildung der Klammerapparate beider Arten ist schon von BADE an Hand vortrefflicher Mikrographien gezeigt, aber vollkommen mißverstanden worden. Indem er das Gonopodium der einen Art von der linken Seite photographiert, das der andern von der rechten, diesen Umstand aber bei der Beschreibung der Bilder nicht bemerkt und dem rostralen Rand der Anale von *G. januarius* den caudalen Rand dieser Flosse bei *G. decem-maculatus* gleichsetzt, gibt er eine völlig verkehrte Beschreibung des Klammerapparats der letztern Art. Derselbe Autor schreibt auch von der Anale: „Ein Strahl dieser umgebildeten Flosse ist zu einer Rinne ausgehöhlt, in der das röhrlige verlängerte Paarungsorgan (sic!) eingebettet liegt.“ Dieselbe Ahnungslosigkeit gegenüber dem Bau der Geschlechtsorgane bei den Fischen zeigt WICHAND, denn auch er nimmt einen von der Anale umhüllten Penis — was anders ist sonst unter dem Paarungsorgan zu verstehen? — an; nach ihm ist bei unsern Arten „ein Strahl der Anale zu einer Rinne

GARMAN'S Angaben (b, p. 43), daß die Anale von *G. decem-maculatus* ähnlich der von *Gambusia*, aber abweichend von der von *Girardinus* und *Glaridichthys*, nämlich des Klammerapparats bar, sei,

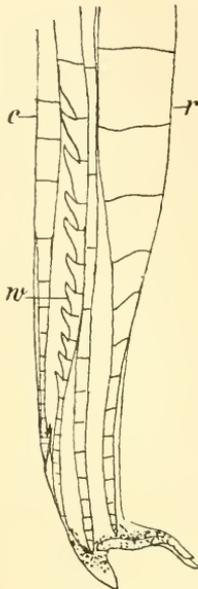


Fig. A.

Distaler Teil des Gonopodiums von *G. januarius*. 34:1.

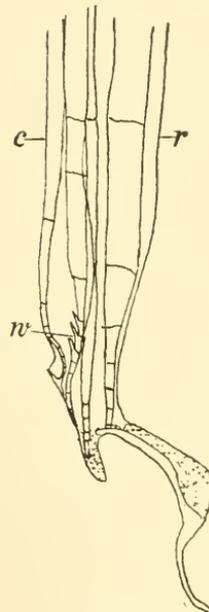


Fig. B.

Distaler Teil des Gonopodiums von *G. decem-maculatus*. 34:1.

c caudale Kante. *r* rostrale Kante. *w* Widerhaken.

zeigt, daß ihm von Männchen nur subadulte Exemplare vorgelegen haben. Da er damals noch nicht wissen konnte, daß die gesamte Ausbildung des Gonopodiums erst postembryonal vor sich geht, hatte er, wie ich bereits im ersten Kapitel kurz erwähnt habe, auf Grund dieser scheinbaren Abweichung im Bau des Gonopodiums der ihm

ausgehöhlt, in der das Paarungsorgan eingebettet ist“. Diese Zitate, deren Zahl sich leicht vermehren ließe, zeigen wohl deutlich genug, daß ich recht tue, beide Arbeiten, trotz der Mikrophotogramme (auch WICHAND bringt solche), eben als Liebhabervereinsliteratur zu betrachten. — E. BADE, Die Copulationsstachel der bisher eingeführten Kärpflinge und die Kreuzungen der Kärpflinge, in: Blätt. Aquarien-Terrarienkunde, Vol. 15, 1904, p. 369—372, 6 Mikrophotographien, 1904. — BERNH. WICHAND, Lebendgebärende Zahnkarpfen (Poeciliidae viviparae), Allgemeines, *ibid.*, Vol. 17, p. 464—468, 15 Textfig., 1906.

vorliegenden Exemplare ein neues Genus, *Cnesterodon*, aufgestellt. Enthielte es nur diese eine Art *decem-maculatus*, so müßte es gestrichen werden, da diese nunmehr ihren Platz bei *Glaridichthys* zugewiesen erhalten hat. Nun hat aber GARMAN (b, p. 45) noch eine zweite, eine neue Art beschrieben, *C. scalpridens*. Da ich diese nicht nachuntersuchen konnte, so muß also vorläufig ihretwegen das Genus *Cnesterodon* noch bestehen bleiben, wenn ihm auch der Typ der Gattung, eben *C. decem-maculatus*, nicht mehr angehört.

Ganz demselben Streich, den diese Art GARMAN gespielt hat, ist EIGENMANN (e) zum Opfer gefallen. Auch er hat auf Grund der vom Aussehen des voll ausgebildeten Gonopodiums stark abweichenden Gestalt der Anale des subadulten Tieres für dieses ein besonderes Genus aufgestellt, dessen Beschreibung von schönen Figuren der Afterflosse „beider“ Arten begleitet ist. Glücklicherweise enthält der *Phalloptychus* — dies der Name des neuen Genus — bisher nur eine Art, und so kann er im Gegensatz zu *Cnesterodon* restlos gestrichen werden.

Nun hat sich EIGENMANN aber nicht damit begnügt, für das subadulte Tier ein neues Genus zu bilden, sondern er stellt auch für das erwachsene ein solches neues, *Phalloceros*, auf. Der Unterschied zwischen *Phalloceros* und *Glaridichthys* liegt in der Bildung des Klammerapparats. *Glaridichthys* hat gleich *Toxus* und *Girardinus* „claspers, consisting of three finger-like processes at tip of first prolonged ray of the anal“, während *Phalloceros* „claspers of antler-like processes at tip of second prolonged ray of the anal“ besitzt. Der Unterschied liegt also einmal in der Gestalt der paarigen Finger des Klammerapparats und zweitens in ihrer Anordnung auf dem 1. bzw. 2. verlängerten Flossenstrahl. Was den ersten Punkt anbelangt, so zeigt EIGENMANN's Figur des Gonopodiums von *G. januarius* allerdings eine gewisse „geweihartige“ Ausbildung, immerhin bleibt sie aber fast regelmäßig so schwach, daß ich, der ich viele Dutzende von Männchen mir angesehen habe, niemals auf diesen Vergleich gekommen wäre (vgl. meine Textfig.) Was ferner die Stellung des Klammerapparats anbetrifft, so ist der 1. verlängerte Flossenstrahl zum mindesten an seiner Unterstützung mit beteiligt. Außerdem ist es auch durchaus noch nicht ausgemacht, daß die ersten verlängerten Flossenstrahlen bei den verschiedenen Arten auch wirklich einander entsprechen. Solange nicht die Entwicklungsgeschichte der einzelnen Gonopodien bekannt ist, ist hier äußerste Zurückhaltung geboten. Ich meine also, daß man für *Glaridichthys* als Genuscharakter nur

das Vorhandensein eines Klammerapparats fordern soll, ohne auf seine specielle Ausbildung übermäßigen Wert zu legen, um so mehr, da man sonst auch für *decem-maculatus* wieder ein neues Genus bilden müßte, da dessen nur zweifingeriger Klammerapparat weder für *Glaridichthys* (in EIGENMANN's engerm Sinne) noch für *Phallogeros* passen würde. Dieses Genus ist also ebenfalls zu streichen.

Wie ich bereits oben erwähnte, ist die Berührung beider Geschlechter während der Copula nur eine ganz momentane, und selbst während dieser kurzen Berührung bleiben die Genitalöffnungen der beiden Tiere, die sich beim Männchen wie beim Weibchen an der normalen Stelle am Bauch dicht vor der Afterflosse befinden, durch einen Zwischenraum getrennt, der durch die Länge des Gonopodiums gegeben ist. Würde die Ejakulation in der bei Teleosteern üblichen Weise vor sich gehen, so wäre es unverständlich, wie das Sperma in die weiblichen Genitalwege gelangen kann, was doch bei der Viviparität beider Arten eine logische Notwendigkeit ist; es wäre um so unverständlicher, als das Weibchen während der Copulation oberhalb des Männchens schwimmt, dessen am Bauch befindliche Genitalöffnung bodenwärts schaut. — Da hundertfältige Beobachtung der Begattung mich der Lösung dieses Rätsels keinen Schritt näher brachte, beschloß ich, mir künstlich das Ejakulat zu verschaffen, indem ich, anknüpfend an das bei der künstlichen Fischzucht geübte Verfahren, das Männchen durch Druck auf die Leibeswand zur Abgabe des Spermas zu veranlassen suchte. Diese Versuche mißglückten vollständig, und ich hatte es bereits aufgegeben, hinter das Geheimnis zu kommen, als mir eines Tages einfiel, statt an frisch gefangenen Fischen mit solchen mit erschlaffter Muskulatur, d. h. an narkotisierten, zu operieren. Und schon der erste Schritt in dieser Richtung zeigte, daß ich mich auf dem richtigen Wege befand. Ich wandte zunächst Chloroform als Betäubungsmittel an; das Resultat war ausnahmslos, daß zwar die Operation gelang, der Patient aber sehr bald tot war. Von bedeutend gelinderer Wirkung erwies sich Chloralhydrat, und nach mannigfachen Fehlversuchen ist es mir gelungen, mit seiner Hilfe ein „Melk“verfahren auszubilden, bei dessen Anwendung man keine Verluste an Versuchstieren zu befürchten hat. Ich gehe folgendermaßen vor:

Von einer vorrätig gehaltenen 10%igen wäßrigen Chloralhydratlösung füge ich 1 ccm zu je 9 ccm Wasser, und in die so entstandene 1%ige Lösung, die sich in einem kleinen Glasgefäß befindet, wird das Versuchstier gesetzt, um das man sich in den ersten

30 Minuten nicht zu kümmern braucht. Nach Ablauf dieser Zeit muß man beobachten, denn nunmehr macht sich, je nach der Konstitution des Versuchstieres schneller oder langsamer, der Einfluß des Narkotikums geltend; es wird den Tieren immer schwerer, sich im Gleichgewicht zu halten; nachdem sie vielfach nach rechts und links übergekippt sind, wird es ihnen schließlich unmöglich, ihre normale Lage wieder einzunehmen, und sie verharren mit nach oben gekehrtem Bauch. Jetzt ist der richtige Zeitpunkt für den Experimentator gekommen; mittels eines Spatels wird der Fisch herausgenommen und auf den unter der Präparierlupe bereit liegenden, sauberen, zwecks bessern Anhaftens des Versuchstieres etwas angefeuchteten Objektträger gelegt. Übt man nunmehr mittels der flachen Seite einer Lanzettadel oder eines Irismessers einen leisen Druck auf die Stelle der Leibeswand aus, unter der sich der Hoden befindet, so erfolgt die Ejakulation. Kräftigere Exemplare pflegen trotz der Narkose auf die erste Druckberührung zu reagieren, indem sie mittels kräftigen Schwanzschwunges sich emporschlendern. Dann lasse man sie ruhig ein Weilchen auf dem Tisch herumspringen; das hat keinerlei nachteilige Folgen und ermüdet sie schnell so, daß sie nunmehr widerstandslos die künstliche Spermaentleerung dulden. Ist diese erfolgt, so bringe man sie in das Aquarium zurück, wo sie, den Rücken nach unten, zu Boden sinken. Nachdem sie dort, abgesehen von der Atmungsbewegung der Kiemendeckel, regungslos längere oder kürzere Zeit gelegen haben, beginnen sie, allmählich mit immer besserem Gelingen, zu versuchen sich zu erheben, und schwimmen schließlich stundenlang in andauernder, ruheloser, ich möchte sagen betrunkenen Bewegung direkt unter der Wasseroberfläche herum. Am nächsten Tage unterscheiden sie sich in nichts von ihren unbehandelten Genossen und können nach 3 Wochen, wahrscheinlich aber schon bedeutend früher, von neuem ohne Schaden zur Spermagewinnung verwandt werden. Beachten muß man, daß sich in dem Aquarium, in das man das narkotisierte Tier nach der Operation zurückbringt, keine großen Limnaeen befinden dürfen, da sie sonst unfehlbar mit ihrer scharfen Radula den wehrlosen Fisch anfressen.

Und wie sah nun das Ejakulat aus? Kein Flüssigkeitsstrom quoll aus der Genitalöffnung hervor, statt dessen aber schrotschußartig ein Hagel zahlreicher, milchweißer, drehrunder Gebilde (Fig. 8), mit bloßem Auge, wenn zu mehreren beisammenliegend, gerade noch auf schwarzem Untergrund sichtbar, festklebend am ersten erreichten

Gegenstand. Bei Anwendung des Mikroskops zeigen sie die Gestalt eines Rotationsellipsoids von durchschnittlich 122μ Länge und 73μ Breite bei *G. januarius* und von 220μ Länge und 107μ Breite bei *G. decem-maculatus*; sie sind also bei der kleinern Art größer. Sie zeigen chagrinartig körnelige Oberflächenstruktur; der im durchgehenden Licht auftretende dunklere Randsaum zeigt, daß eine schmale, lichtundurchlässigere Außenschicht einen optisch differenten, jetzt heller erscheinenden Inhalt umschließt.

Die durch Betrachtung des frisch gewonnenen Gebildes erregte Vermutung, daß es sich in dieser äußern Schicht um Kerne von Spermien handelt, zeigt sich sogleich bestätigt beim Anblick des mit Hämatoxylin-Eosin gefärbten Dauerpräparats. Die Oberfläche der Samenellipsoide färbt sich dunkelblau, der Inhalt schimmert rot hindurch. An solchen Stellen, an denen beim Hindurchführen durch die Alkoholreihe etc. Schrumpfungen und damit eine Lockerung des Zusammenhangs der Hüllschicht eingetreten ist, erkennt man, daß sie nur aus dicht nebeneinander stehenden Spermienköpfen besteht, deren Längsachse senkrecht zur Ellipsenoberfläche, d. h. radial, steht und die daher, wenn man die am Rande des Ellipsoids liegenden scharf einstellt, länglich strichartig, wenn man die über seinem Mittelpunkt befindlichen betrachtet, als dicke Kreispunkte erscheinen. Auf diese Weise erklärt sich das körnelige Relief des ganzen Gebildes. Aufschluß über seinen innern Bau geben die Schnittpräparate.

Anfänglich bemühte ich mich, eine Methode auszuarbeiten, die erlaubt, die im Ejakulat enthaltenen Spermienellipsoide ohne Form- und sonstige Veränderung in Schnitte zu zerlegen. Diese Versuche zeitigten nur klägliche Mißerfolge, und es wäre Raumverschwendung, sie eingehend zu schildern, um so mehr, da ich sehr bald erkannte, daß ich auf einem andern Wege mühelos zum gewünschten Ziele gelangen konnte. Da nämlich die ejakulierten Ellipsoide der Weiterbehandlung so ungemeine Schwierigkeiten entgegengesetzten, schnitt ich statt ihrer die noch nicht ejakulierten, d. h. den Hoden mit Inhalt. Es zeigte sich nämlich, daß dieses Organ, dessen Bau der Aufklärung noch bedarf, in seinem distalen Teil ein ungemein weites Lumen umfaßt, das sich in starker trichterartiger Verjüngung bis zur Genitalöffnung erstreckt und in seiner gesamten Ausdehnung mit fertigen, abschußbereiten Spermienellipsoiden gefüllt ist (Fig. 9); bei Fixierung des gesamten Hodens in CARNOY'scher Flüssigkeit und nachheriger Zerlegung in Schnitte erhält man alle gewünschten Einzelheiten.

Das erste, was ins Auge fällt, ist wieder, daß die Wand dieser spermatophorenartigen Gebilde aus radiär angeordneten Spermienköpfen besteht. Oft bilden sie, den Zellen eines einfachen Cylinder-epithels vergleichbar, nur eine einzige Reihe und liegen dann so dicht aneinander, daß sie als ein zusammenhängender Ring erscheinen und erst bei starker Ausziehung des Kernfarbstoffs als Einzelindividuen deutlich werden. Häufiger jedoch (Fig. 10c) ist ihre Anordnung eine etwas lockrere, indem ein Teil von ihnen die Außenfläche nicht erreicht und dafür dementsprechend tiefer in das Innere des Ellipsoids hineinragt, was namentlich auf Schrägschnitten und insbesondere dann, wenn diese die Nähe eines Pols, also Orte stärkerer Krümmung der Ellipsoidoberfläche treffen, den Eindruck mehrschichtiger Anordnung hervorrufen kann.

Auf die äußere Schicht der Spermienköpfe folgt eine schmale, helle Zone (Fig. 10b), die den Halsstücken der Spermien entspricht und eine sehr feine radiäre Streifung zeigt. Der ganze Rest des Binnenraums (Fig. 10a) wird nun von den Schwänzen der Spermien eingenommen, die aber nicht die radiäre Richtung der Köpfe und Hälse innehalten, sondern abknicken und zu einem mehr oder minder spiralförmigen Wirbel zusammengestrudelt sind, so daß sie je nach ihrer Lage im Schnitt bald als Punkte, bald als gebogene Linien erscheinen. Mitunter findet man verirrte Spermien, die die Oberfläche nicht erreicht haben und nun auch mit ihren Köpfen inmitten der durcheinandergedrehten Schwänze liegen (Fig. 10d). Zusammengehalten und durchdrungen wird das ganze Gebilde durch eine Kittmasse, die das gesamte Lumen des Hodens erfüllt (Fig. 9), soweit es nicht von den hier bereits fertig gebildeten und frei flottierenden Spermienellipsoiden eingenommen wird, die meist in solcher Menge vorhanden sind, daß ihr gegenseitiger Druck die Regelmäßigkeit der Wölbung ihrer Randkonturen beeinträchtigt. Diese im frischen Zustande farblose Kittmasse wird von Kernfarbstoffen nicht tingiert und bleibt auch bei Anwendung der HEIDENHAIN'schen Hämatoxylin-Eisenlackmethode unsichtbar, durch Eosin erhält sie eine helle lichtrosa Färbung genau von der gleichen Tönung, wie sie die das Hodenlumen auskleidenden Epithelzellen zeigen, während die Schwänze der Spermien leuchtend rot hervortreten, so daß man durch Anwendung dieses Farbstoffes beide im selben Schnitt nebeneinander sichtbar machen kann. Durch Pikrinsäure und mehr noch durch Bleu-de-Lyon wird die Kittsubstanz derartig stark gefärbt, daß sie die Spermienchwänze fast ganz oder

selbst völlig unsichtbar macht. Diese Masse wird bei der Ejakulation zum Teil mit ausgestoßen und bedingt das Festkleben des Ejakulats, dem bei der Copulation das umgelegte Gonopodium gewissermaßen als Gleitschiene zur Genitalöffnung des Weibchens dient. Eine Röhrenbildung weist es aber nicht auf, was ich in Übereinstimmung mit GARMAN's (b, p. 18) Angaben gegenüber ZOLOTNISKY (p. LXVI) und den zahlreichen Angaben der Aquarienliteratur betonen möchte. Ich nehme an, daß bei der Copulation immer nur ein Spermienellipsoid abgeschossen wird, wodurch die ungemeine Häufigkeit des Eintretens dieses Ereignisses erklärt wird. Bei der künstlichen Ejakulation wird natürlich eine große Menge von Ellipsoiden wie von Kittmasse ausgestoßen.

Es fragt sich nun, mit welchem Namen diese spermatophorenartigen Gebilde zu bezeichnen sind. Daß sie nicht Spermatophoren im engeren Sinne darstellen, ergibt sich aus dem Fehlen einer Hülle; sie für „Spermatophoren“ in Anführungszeichen zu erklären, mag für den Schriftgebrauch angehen, ist aber jedenfalls für den Sprachgebrauch untunlich. Nun hat BALLOWITZ (a, p. 386) für „die eigenartigen bei den Insekten zur Beobachtung kommenden Zusammenjochungen zahlreicher Spermatozoen“ den Namen Spermatozeugma vorgeschlagen, den er später (b, p. 476, Anm.) zu Spermoezeugma zusammengezogen hat. Ich möchte, in Anlehnung an WALDEYER (p. 153), den Umkreis dieses Begriffs etwas erweitern und nenne Spermoezeugma jede nicht von einer Fremdhülle umschlossene Zusammenlagerung von Spermien zu spezifisch angeordneten Gruppen, gleichgiltig, ob die Spermien in gleicher Richtung zur Erhöhung der aktiven Beweglichkeit durch den gemeinschaftlichen Geißelschlag aneinandergekoppelt oder -„gejocht“ sind oder ob, wie hier, die Aneinanderlagerung derart erfolgt, daß zur Erhöhung der passiven Beweglichkeit die harten Teile der Spermien, die Köpfe, die gesamte Oberfläche einnehmen und so eine gewissermaßen zentrifugale Anordnung der Teile vorhanden ist.

Das Vorkommen von Spermoezeugmen bei Fischen war bisher gänzlich unbekannt. In der gesamten Wirbeltierreihe zeigen allenfalls die Urodelen mit ihren sogenannten Spermatophoren eine Parallelerscheinung.

Über das Geschlechtsleben der freilebenden Tiere wissen wir nur, daß der Beginn „der Geschlechtssaison im Frühjahr“ ist, womit v. IHERING (a, p. 482, Anm.) naturgemäß nur den südamerikanischen Frühling meinen kann, dessen Beginn mit dem unseres Herbstes

zusammenfällt. Damit stimmt überein, daß WEYENBERGH (c und a. p. 18) für einen dasselbe Gebiet bewohnenden, ebenfalls viviparen Cyprinodontiden, nämlich *Jenynsia lineata* JENYNS, September bis Januar als Zeit angibt, in der trüchtige Weibchen gefunden werden. „Los fetos se encuentran en las madres . . . desde Setiembre hasta Enero, pero principalmente en Noviembre y Octubre.“ Es ist nun interessant, daß trotz der kurzen Zeit, die seit der Einführung der beiden *Glaridichthys*-Arten nach Europa verflossen ist, diese sich vollkommen unsern Jahreszeiten angepaßt haben, obwohl sie nie im Freien gehalten worden sind. Bei den Männchen tritt dies nicht so deutlich hervor, da diese das ganze Jahr hindurch hinter dem Weibchen herjagen, selbst hinter jungen, deren Oviduct noch gar nicht nach außen durchgebrochen ist, und selbst hinter Angehörigen des eignen Geschlechts. Daß es sich im letztern Falle nicht um spielendes Verfolgen, sondern wirklich um den Versuch eines Geschlechtsakts handelt, geht deutlich aus dem Gebaren der verfolgenden Männchen hervor; sie werfen das Gonopodium nach vorn herum und nähern sich dem andern Männchen genau in derselben Weise von unten und hinten, wie es für die Copulation charakteristisch ist. Häufig schwimmt das agierende Männchen, als ob es einen Irrtum bemerkt hätte, von dem andern fort, langsam das Gonopodium in seine Normalstellung zurückdrehend. Ebenso häufig aber wird der Copulationsversuch bis zu Ende geführt.¹⁾

Während so die Männchen in ihrem Verhalten das ganze Jahr über gleichbleiben, zeigen die Weibchen eine deutliche Ruheperiode, die hier in die Zeit unserer Wintermonate fällt. Diese Ruhezeit zeigt sich nur in der stockenden Ausbildung von Nachzucht, nicht im Verhalten den Männchen gegenüber, denn dieses bleibt das ganze Jahr hindurch gleich abweisend; sie suchen sich stets der Copulation zu entziehen.²⁾ Eins von meinen *decem-maculatus*-Weibchen erreichte dies stets auf eine sehr einfache Weise, indem es sich auf den Boden legte. Da die Männchen die Begattung von unten her vornehmen

1) Das gleiche „perverse“ Verhalten zeigte ein Männchen von *Poecilia amazonica* (M. STRICKER, Ueber die Zucht von *Poecilia amazonica* GARM., in: Wochenschr. Aquarien- Terrarienkunde, Vol. 3, p. 347, 1906).

2) Mit Recht schreibt KROPAČ (in: Blätt. Aqu., Vol. 15, p. 225/226, 1904): „Wer *Gerardinus*- und *Gambusia*-Arten gezüchtet hat, weiß, mit welcher List und Verschlagenheit die Männchen sich den höchsten Genuß erkämpfen müssen, da die Weibchen immer die „Spröde“ spielen und nie zu haben sein wollen.“

müssen, war diese nunmehr unmöglich, und es blieb den 4 im selben Becken befindlichen Männchen nichts weiter übrig, als im Kreise um das Weibchen geschart, mit umgelegtem Gonopodium es unbeweglich zu beobachten.¹⁾

ZOLOTNISKY (p. LXVI) teilt als Daten, an denen er bei *G. januarius* Geburten beobachtete, den 5. Juni, 13. Juli, 29. August und 9. Oktober mit. Ich selbst habe Würfe dieser Species notiert am 25. März, 16., 29., 31. Mai, 11., 12., 15. Juli, 13., 15., 15., 20., 22., 24. August, 29. September, 24. Oktober und 4. November, Würfe bei *G. decem-maculatus* am 28. April, 4., 20. Mai, 1., 9. Juni, 1., 11., 11., 15., 30. Juli, 9., 12. August und 27. September.²⁾ Ein und dasselbe Weibchen wirft mehrmals im Laufe eines Sommers, so stammen z. B. die oben angegebenen 4 Würfe ZOLOTNISKY's alle von demselben Exemplar. Ferner berichtet dieser Autor (p. LXX) eine für ein Wirbeltier im höchsten Grade auffällige Tatsache; ein isoliertes trächtiges Weibchen brachte 5—6 Wochen nach der Geburt eines Wurfes einen zweiten zur Welt und nach abermals 4 Wochen einen dritten. Diese Angabe erschien mir im höchsten Grade unwahrscheinlich. Ich hielt deshalb trächtige Weibchen beider Arten auch, nachdem sie abgeworfen hatten, von den Männchen getrennt und erfuhr nun, daß ZOLOTNISKY's Angabe vollkommen den Tatsachen entspricht. Alle Versuchsweibchen wurden zum zweitenmal trächtig und würden, wie das Verhalten der 2 überlebenden Tiere zeigt, es

1) Genau das gleiche Verhalten gegenüber den fortwährenden Copulationsversuchen des Männchens zeigte ein Weibchen von *Jenynsia lineata* (STEHR, in: Blätt. Aqu., Vol. 16, p. 471, linke Spalte, 1905). — Daß der enorme Geschlechtstrieb der Cyprinodontiden-Männchen der viviparen Arten den Liebhabern nicht entgangen ist, zeigt auch der niedliche Vers LIEBIG's (in: Wochenschr. Aqu., Vol. 3, p. 557, 1906):

Der Kärpfling ist ein rechter Wicht
Und nur auf eins bedacht:
Er übt die eheliche Pflicht
Bei Tage und bei Nacht!
Er lacht die ganze Sippe aus,
Bei ihm wird nicht gelaicht!
Das Junge kommt lebendig raus,
Doch wird es nicht gesäugt.

Ferner schreibt PETER von den Männchen von *Gambusia*: Sie „sind die reinen Don Juans. Jede Fischschöne verfolgen bzw. belästigen sie mit ihren Liebesbeteuerungen“ (in: Blätt. Aqu., Vol. 14, 1903, p. 65/66).

2) Von dieser Species erhielt GERLACH am 4. Mai Nachzucht, in: Blätt. Aqu., Vol. 13, 1902, p. 168.

noch öfter geworden sein, hätte ich sie nicht konservieren müssen. Die nähern Daten gibt die folgende Tabelle:

		1. Wurf	Zwischenzeit	2. Wurf	Zwischenzeit	3. Wurf
<i>G. decem-maculatus</i>	1	20. Mai	42 Tage	1. Juni	46 Tage	27. Sept.
	2	11. Juli	29 Tage	9. Aug.		
	3	11. Juli	32 Tage	12. Aug.		
<i>G. januaris</i>	1	20. od. 22. Aug.	63 od. 65 Tg.	24. Okt.		
	2	20. od. 22. Aug.	74 od. 76 Tg.	4. Nov.		
	3	Mitte Oktober	ca. 160 Tage	25. März		

Die um 2 Tage schwankende Datierung des 1. Wurfs der beiden *G. januaris*-Weibchen erklärt sich so: Um nicht all zu viele Aquarien halten zu müssen, hatte ich die beiden Weibchen, von denen das eine am 20. August, das andere 2 Tage später gejungt hatte, in ein gemeinsames Glas gesetzt und das eine durch Abschneiden eines Stückes der Schwanzflosse gezeichnet. Da aber das abgeschnittene Stück regeneriert wurde, konnte ich beide Tiere später nicht mehr unterscheiden. Jedenfalls aber ergibt sich daraus, daß noch 78 Tage (*decem-maculatus* 3) nach Geburt eines Wurfs das isolierte, aber einmal befruchtete Weibchen Junge hervorbringen kann. Daß dieser Zeitraum aber noch bedeutend anwachsen kann, zeigt das *G. januaris*-Weibchen 3, das, nachdem es den ganzen Winter über isoliert gewesen war, nach einem Zeitraum von 5 Monaten nach der letzten Geburt am 25. März 1905 Junge geworfen hatte.¹⁾ — Wie ich später bei meinen Literaturstudien sah,

1) Auch in der Liebhaberliteratur ist der Fall erwähnt, daß ein Weibchen nach viermonatlicher Isolation Junge gebracht hat (in: Blätt. Aqu., Vol. 16, p. 79). — Damit sind sämtliche Angaben über geglückte Bastardierung von Zahnkarpfen, die in der Liebhaberliteratur so viel Aufsehen gemacht haben, erledigt (in: Blätt. Aqu., Vol. 12, p. 142—143, 256, 1902; Vol. 14, p. 64—66, 1903; Vol. 15, p. 313, 372, 1904; Vol. 16, p. 30, 44—46, 111, 1905). Für alle diese Kreuzungsversuche gilt wörtlich, was PETER (ibid., Vol. 14, p. 65, 1903) sagt: „Die ersten Irrtümer in dieser Beziehung sind wohl darauf zurückzuführen, daß seinerzeit, als die ersten Kreuzungsversuche gemacht wurden, die Wirkung der einmaligen Begattung zur Erzielung zweier oder mehrerer Bruten noch nicht bekannt war. Man setzte also ein *Girardinus*-Weibchen, das einmal von einem *Girardinus*-Männchen befruchtet worden war und auch geboren hatte, zu einem *Gambusia*-Männchen. Man erhielt dann nach einigen Wochen Junge, die man für Bastarde hielt, während es tatsächlich echte *Girardinus* waren.“ Und ebenso hat schon lange BADE (in: Blätt. Aqu.,

ist die Tatsache des mehrfachen Wurfes bei isolierten Cyprinodontidenweibchen bereits vor mehr als 50 Jahren beobachtet worden, aber vollkommen in Vergessenheit geraten. POEY (p. 391) berichtet von den cubanischen Arten *Gambusia punctata*, *G. punctulata*, *Girardinus metallicus*, *Limia cubensis* und *L. vittata* (letztere beiden nach GARMAN Synonyme von *Poecilia vittata*), daß „la femelle peut frayer à plusieurs reprises, de mois en mois, sans le concours du mâle.“¹⁾

Selbstverständlich erregte dies in der gesamten Wirbeltierreihe einzig dastehende Vorkommnis meine Aufmerksamkeit im höchsten Grade. Irgend etwas, das auf Parthenogenesis hin gedeutet werden könnte, fand sich nicht vor; eine Zwitterdrüse fand sich nur pathologischerweise bei einigen wenigen Exemplaren, wie solches ja auch von einer ganzen Anzahl anderer Teleosteer-Arten bekannt ist. Da also auch Selbstbefruchtung ausgeschlossen war, blieb nur übrig, daß das einmal eingebrachte Sperma irgend wo aufgespeichert und bis zu gelegentlicher Verwendung vorrätig gehalten wird. Demgemäß begann ich nach einem Receptaculum seminis zu suchen. Umsonst! In glatter, gleichmäßiger Breite zieht der Oviduct vom Eierstock

Vol. 15, 1904, p. 369) den einzigen sichern Weg zur Züchtung unzweifelhafter Bastarde angegeben, der darin besteht, „daß die eben geborenen Tiere einer Kärpflingsart sofort jedes Tier für sich, in einem besonderen Aquarium aufgezogen und bis zur Geschlechtsreife hier gesondert gehalten werden. Nur wenn in dieser Weise die Jungen der verschiedenen Arten von klein an getrennt einzeln bleiben und nach erfolgter Geschlechtsreife erst mit dem anderen Geschlecht einer zweiten Kärpflingsart vereinigt werden, und dann nach dieser Vereinigung das Weibchen Junge zur Welt bringt, ist die Frage der Kreuzungsfähigkeit praktisch gelöst.“ — Ganz soviel Umstände erfordert es übrigens nicht. Man kann die Jungen eines Wurfes getrost in einem Glase zusammenhalten, muß aber stets die Männchen, sobald sie durch beginnende Differenzierung der Anale ihr Geschlecht verraten, entfernen. Mit den so erzeugten Weibchen kann man dann experimentieren. Dieser Weg ist niemals betreten worden, und so sind sämtliche bisherigen Angaben über geglückte Bastardierung von Zahnkarpfen absolut wertlos.

1) Die ausführliche Textstelle (p. 375) lautet: „Al cabo de un mes, verás como pare segunda vez, si la primera treinta pecesillos, esta vez cincuenta; y esto por su propria virtud, porque si has seguido bien mi consejo, nos has echado en el ultimo traspaso ningun macho en la redomo. Lo mismo sucederá al otro mes.“ — Auch aus den in der vorigen Anmerkung zitierten Stellen PETER's und BADE's geht hervor, daß diese Erscheinung den Liebhabern nicht entgangen ist.

bis zur Genitalpapille, keinerlei Aussackung in seinem Verlaufe aufweisend. Nun blieb noch eine Möglichkeit: Wurde das Sperma nicht in den ausführenden Wegen aufbewahrt, so konnte dies schließlich im Ovar selbst geschehen. Der Fall wäre, wenn auch ungewöhnlich, so doch nicht gänzlich alleinstehend. Gerade ein viviparer, wenn auch zu einer ganz andern Familie gehörender Fisch, der an der Küste Californiens lebende *Cymatogaster aggregatus* GIBBON's aus der Acanthopterygier-Familie der Embiotociden, ist es wiederum, von dem EIGENMANN (c, p. 420 u. 42) in einer äußerst interessanten, aber merkwürdig unbekannt gebliebenen Arbeit nachweist, daß „copulation takes place . . . during June or early July, although the eggs are not fertilized till the following December!“ „On examining a large number of females at this time (July 29) spermatozoa were found in all or nearly all the ovaries, but the spermatozoa were inactive, not showing a particle of their great mobility of December. Sections made through the entire length of the ovaries of this time showed large quantities of spermatozoa. . . . Sections of ovaries of October and November also spermatozoa“. Hier also wird das Sperma $\frac{1}{2}$ Jahr lang aufbewahrt, ehe es in Funktion tritt, ein Fall, der sich übrigens auch bei Fledermäusen findet; immerhin ein ähnliches Verhalten, wenn auch in beiden Fällen das Sperma nicht über eine Geburt hinaus sich hält, wie dies doch bei unsern Cyprinodonten sogar mehrfach geschieht. — Ich suchte also im Ovar. Gänzlich resultatlos! Und nun war ich vorläufig mit meiner Weisheit zu Ende. Erst später, als ich zwecks Untersuchung seines histologischen Aufbaues den Oviduct in Schnitte zerlegte, fand ich plötzlich ungesucht die Lösung des Rätsels. Ich hatte nicht daran gedacht, daß, wenn der Eileiter äußerlich keinerlei Aussackungen etc. aufweist, dies nicht notwendigerweise auch für seine Innenfläche zutreffen muß. Die Schnittbetrachtung zeigte, daß diese zahllose unregelmäßig angeordnete Falten bildet (Fig. 12, 27), und hier, zwischen den Falten, fand ich die Spermien z. T. in unglaublichen Mengen, so daß oft auf den Zellen des Oviductepithels noch eine Reihe von Zellen zu sitzen schien, so dicht lagerte Spermienkopf an Spermienkopf, während die Schwänze ins Lumen des Oviducts hineinragten. Fig. 12 zeigt bei schwacher Vergrößerung einen parallel der Sagittalebene geführten Schnitt, auf dem sich das Oviductepithel auf lange Strecken hin von einem fast ununterbrochenen dunklen Randsaum, und nicht nur in den Vertiefungen, begrenzt zeigt, welcher Saum aus nichts anderm als Spermienköpfen

besteht! Und dieses Präparat stammt nicht etwa von einem kurz nach der Copulation getöteten Tier, sondern von einem Weibchen, das am 29. Mai isoliert und erst am 18. Juni desselben Jahres, also mindestens 20 Tage nach der letzten Copulation, getötet worden war, nachdem es am 1. Juni Junge geworfen hatte! Eine Idee, wie das Bild bei stärkerer Vergrößerung aussieht, gibt Fig. 13, die von einem Weibchen stammt, das während des Gebärens isoliert wurde. Nachdem es alle seine 65 Jungen geboren hatte, wurde es getötet. Auch dieses Präparat stammt also von einem Exemplar, in dem das Sperma zum mindesten über eine Geburt, und zwar von 65 Individuen, zurückbehalten worden war. Bei diesem gleich nach der Geburt getöteten Tier fand es sich nicht in so gleichmäßiger Verteilung an fast dem ganzen Wandumfang des Oviducts, sondern mehr in die Faltentäler hineingedrängt, oft in so schopffartiger Zusammenlagerung, wie es die Figur zeigt. Höchstwahrscheinlich war es hier hineingefegt durch die vorbeipassierenden, den Oviduct durchgleitenden Jungen. Trotz der durch sie veranlaßten gewaltigen Ausweitung des Lumens des Oviducts, die naturgemäß mit einer entsprechenden Verdünnung seiner Wandung Hand in Hand geht, werden die Falten selbst im Moment des höchsten Druckes nicht völlig zum Verstreichen gebracht (Fig. 11c); die Dehnung erfolgt hauptsächlich auf Kosten der dorsalen Partie der Oviductwand, während der ventrale Teil sich weniger stark verdünnt und noch deutliche Einsenkungen aufweist. So wird es verständlich, wie das Sperma über mehrere Geburten hinweg sich im Oviduct erhalten kann. Bei Eintritt der Befruchtungsreife des nächsten Eiersatzes müssen sie dann, wodurch veranlaßt, kann ich nicht sagen, in das Ovar aufwärts wandern. Warum man sie hier — ich spreche natürlich von isolierten Weibchen — trotzdem so überaus selten findet, wird im 4. Kapitel seine volle Aufklärung finden.

Ich sprach nur von Spermien im Oviduct und nicht von Spermiozeugmen; diese Gebilde habe ich hier niemals gesehen. Und doch wird das Sperma in dieser Form ejakuliert! Wann, wie schnell erfolgt die Auflösung der Spermiozeugmen in ihre Komponenten? Um hierüber Gewißheit zu erlangen, mußte ich Tiere haben, bei denen ich genau wußte, wann die Copulation stattgefunden hatte, von der das im Schnitt beobachtete Sperma stammte. Da dieses, wie wir eben gesehen haben, über mehrere Geburten sich im Oviduct erhält, konnte ich nur mit Tieren operieren, bei denen die beobachtete Begattung die erste ihres Lebens war. Demgemäß hatte ich einen

Wurf junger *G. januarius* in einem Glas für sich aufgezogen und jedesmal, wenn ein Individuum durch beginnende Ausziehung der Anale als Männchen kenntlich wurde, dieses sogleich entfernt. So war es mir gelungen, 2 unzweifelhaft jungfräuliche Weibchen aufzuziehen. Bevor ich mit ihnen zu operieren begann, vergewisserte ich mich aber, wie lange sich die Spermoeugmen halten, wenn sie nicht durch die Ausscheidungen des weiblichen Genitaltracts beeinflusst werden. Zu diesem Zweck brachte ich das auf einem Objektträger nach dem oben geschilderten Verfahren aufgefangene Ejakulat in physiologische Kochsalzlösung, in der die Spermoeugmen zu Boden sanken und so unbeweglich liegen blieben, und beobachtete die im Laufe der Zeit auftretenden Veränderungen. Am folgenden Vormittag, 18 Stunden nach der Ejakulation, war die weitaus überwiegende Mehrzahl der Spermoeugmen unverändert, an einem hatte sich ein Büschel von Spermien aus dem Zusammenhang gelöst und ragte an einem Pol weit aus dem sonst unverändert gebliebenen Ellipsoid hervor, mehrere zeigten Oberflächenlockerung, ganz wenige waren ganz zerfallen. Auch am folgenden Tage war die Mehrzahl noch unverändert, viele aber zeigten schon ein verquollenes Aussehen (Fig. 34); doch waren noch am 4. Tage unveränderte zu finden.

Nachdem ich dies festgestellt hatte, setzte ich eins der „Schmaltiere“ in ein Becken, in dem ich seit längerer Zeit mehrere Männchen ohne Weibchen hielt. Es geriet alsbald in ein förmliches Kreuzfeuer copulierender Männchen, von denen ich es, nachdem sie ihren Zweck erfüllt hatten, trennte. 2 Stunden nach der letzten Copulation wurde es getötet. Bei der Prüfung der Schnitte zeigte sich aber leider, daß ich mich um wenige Tage verrechnet hatte. Die Geschlechtsöffnung war noch nicht nach außen durchgebrochen, eine einreihige Zellschicht hielt noch das Lumen des Genitaltracts von der Außenwelt getrennt, und so hatte kein Sperma hineingelangen können. Doch fanden sich Spermien in einer den Grund der Urogenitalpapille umziehenden Furche, und zwar an deren rostraler Seite. Genau an derselben Stelle fanden sie sich bei dem zweiten Versuchstier, einem Wurfgeschwister des ersten, mit dem ich 8 Tage später das gleiche Experiment vornahm; leider erwies es sich als noch weniger entwickelt als das erste. — Damit war vorläufig mein Versuchsmaterial erschöpft. Doch ließ ich den Mut nicht sinken und trachtete, eine andere Methode zur Klärung dieser Frage zu ersinnen, was mir auch schließlich gelang.

Ich verschaffte mir auf die bekannte Weise auf der Mitte eines Objektträgers das Ejakulat eines Männchens, schnitt dann einem schon bereit gehaltenen Weibchen den Kopf ab, präparierte mit möglicher Geschwindigkeit unter Kochsalzlösung den Genitaltract heraus, schnitt das Ovar vom übrigen ab und brachte beide Teile auf den Objektträger, an dessen beiden Enden ich sie zerquetschte und zerzupfte. So zu einem halbflüssigen Brei umgestaltet, schob ich sie zu je einem Teil des Ejakulats. Dann wischte ich meine zum Zerquetschen benutzten Irismesser ab und legte sie in ihren Behälter. Die kurze Zeit, die ich hierzu benötigte, hatte genügt, um das Bild völlig umzugestalten. Über den Spermiozeugmen, soweit sie im Bereich der Ovarialflüssigkeit lagen, flirrte ein zitternder Schein ähnlich dem Flimmern der Luft über einem großen offenen Kohlenfeuer. Und mehr und mehr nahm die Bewegung zu, sich entpuppend als das Schlagen der von der zusammenhaltenden Kittmasse sich lösenden Spermioschwänze, und im selben Grade öffneten sich Lücken in der sonst so festgefügtten Wand der Spermiozeugmen, mehr und immer mehr bröckelte ab. Ich war von der in dieser Schnelligkeit nicht erwarteten Erscheinung so gefesselt, daß ich eine Zeitlang vergaß, die unter dem Einfluß des zerzupften Oviducts befindlichen Spermiozeugmen zu beobachten. Als ich das Versäumte nachholte, erblickte ich genau das gleiche Schauspiel; nur hatte es sich noch rascher zugetragen als am andern Ende des Objektträgers, so daß ich nicht mehr das Abbröckeln der Spermiozeugmen beobachten konnte, sondern sie bereits vollkommen zerfallen antraf. Die Flüssigkeit rings um die Oviductsüberreste wimmelte von lebhaft sich bewegenden Spermien. Das Ganze wirkte um so frappierender, als die nicht von der Ovarial- bzw. Oviductflüssigkeit erreichten Spermiozeugmen in der Mitte zwischen den beiden Zupfhaufen unverändert waren. — Aus diesem Versuch geht hervor, daß die Spermiozeugmen höchstens 6 Minuten, nachdem sie in den Genitaltract gelangt sind, verschwunden sind und sich in ihre Komponenten aufgelöst haben. Das erklärt hinlänglich, warum ich sie hier nie vorgefunden habe, während Spermien in Menge da waren. Es wäre übrigens nicht unmöglich, daß die Spermiozeugmen bereits vor ihrem Eintritt ins Innere des Oviducts zerfließen, zu welchem Zweck das Weibchen nur etwas von der das Lumen seines Genitaltracts erfüllenden Flüssigkeit aus der Genitalöffnung hervortreten zu lassen brauchte.

Nach RYDER's (b, p. 155) Gewährsmann DULY werden die Jungen von *Gambusia patruelis* „expelled in a single mass, consisting of eight to eleven young fishes hat a single effort. This mass as soon as it escapes is seen to be composed of the infant Gambusias, which at once separate and swim away“.

Bei *Jenynsia lineata* hat WEYENBERGH den Geburtsakt beobachtet und in eingehendster Weise mit Berücksichtigung der kleinsten Kleinigkeiten vom Beginn bis zum Schluß in nicht weniger als 3 Sprachen beschrieben. Seine Beobachtungen decken sich genau mit dem, was ich bei den beiden von mir gepflegten *Glaridichthys*-Arten sah. Während er aber die Nächte durchwachen mußte, um bei *Jenynsia* das Wurfgeschäft beobachten zu können, sah ich häufig bei *G. januarius* und einmal bei *G. decem-maculatus* das Hervorkommen der letzten Jungen, wenn ich um 8 Uhr morgens die Becken besichtigte. Meist allerdings war um diese Zeit die Geburt schon zu Ende, in seltenen Fällen zog sie sich bis in die späten Vormittagsstunden hinein. Während der letzten Zeit vor der Geburt fallen die trächtigen Weibchen durch ihr unruhiges Verhalten auf, die Genitalpapille tritt, sich verlängernd, stark hervor wie bei *Jenynsia*, wobei die gelbliche Tönung, die sie sonst aufweist, in intensive Gelbfärbung übergeht. Daß das Muttertier „cherche à se cacher et choisit les endroits les plus sombres de l'aquarium“ (ZOLOTNISKY, p. LXVII), habe ich niemals gesehen. Im Gegenteil, die hochträchtigen Weibchen hielten sich, wenn sie nicht gerade von Männchen gejagt wurden, stets dicht unter der Wasseroberfläche auf. Die Jungen werden nicht, wie es RYDER von *Gambusia*, meiner Ansicht nach fälschlich, angegeben wurde, en masse hervorgeschossen, sondern jedes wird einzeln in Zwischenräumen von wenigen Minuten geboren. ZOLOTNISKY's Angabe, daß „les alevins sortent par paire: l'un sort la tête en avant et l'autre la queue en avant“ ist, wenn sie überhaupt zutrifft, als ungewöhnliche Ausnahme zu betrachten, wie sie nach WEYENBERGH auch bei *Jenynsia* mitunter zum großen Unbehagen des Muttertiers vorkam. Die Lage der Jungen bei der Geburt ist vielmehr in keiner Weise bestimmt; bald kommen sie mit dem Kopf, bald mit dem Schwanz voran zur Welt, seltner mit dem Rücken, wobei sich Kopf und Schwanz des zusammengerollten Jungtiers berühren, das sich dann im Moment des Freiwerdens gerade streckt. Bei Geburten mit dem Schwanz voraus kommt es häufig vor, daß der mit Dotter noch prall gefüllte Bauch dem Herausgleiten Widerstand entgegensetzt, so daß die Alte eine Weile mit

dem halbheraushängenden Jungen herumschwimmt. Die verschiedene Lage der Jungen bei der Geburt erklärt sich ganz einfach so, daß sie, wie Fig. 11 zeigt, selbst noch im Oviduct zur Kugel zusammengerollt liegen, wobei die Schwanzflosse den Kopf noch teilweise überdecken kann; je nach dem Teil des kuglig zusammengewickelten Jungen, der gerade im Moment der Geburt der Genitalöffnung der Alten am nächsten liegt, findet dann eine Kopf-, Schwanz- etc. -Geburt statt. Von einer bestimmten Lagerung der Jungen kann also keine Rede sein. Oft, aber nicht immer, nehmen die Weibchen in den Pausen zwischen den einzelnen Geburten ganz dieselbe charakteristische Stellung ein, die WEYENBERGH bei *Jemysia* sah. Der Kopf wird gesenkt und dementsprechend der Schwanz gehoben, und in dieser schrägen Stellung schwimmt das Tier langsam rückwärts. Während RYDER (b, p. 155) von *Gambusia* berichtet, daß „fright seemed to hasten or precipitate the parturition, which Mr. DULY tells me actually took place under such circumstances“, habe ich bei beiden Arten von *Glaridichthys* die entgegengesetzte Beobachtung gemacht. Um die Vorgänge bei der Geburt besser beobachten zu können, habe ich häufig die werfenden Weibchen in ganz kleine Beobachtungsgläser getan. Die regelmäßige Folge war dann, daß der Geburtsakt auf 4—5 Stunden unterbrochen wurde.¹⁾ Ging er dann aber weiter, so wurden oft unreife Eier des für den nächsten Wurf bestimmten Satzes mit ausgeworfen. Einmal fiel mir beim Übertragen in das Beobachtungsglas das Weibchen zu Boden, wenn also je, war hier gewiß „fright“ erregt, aber auch hier war das Resultat eine mehrstündige Unterbrechung des Wurfes.

ZOLOTNISKY's Angabe, daß das Männchen dem Weibchen bei

1) Als Schulfall kann folgendes Beispiel dienen: In einem mit 2 trächtigen Weibchen besetzten Becken bemerkte ich um $7\frac{3}{4}$ Uhr morgens 5 Neugeborene. Ich fing die beiden Alten heraus, überführte sie in das kleine Beobachtungsglas und wartete. Da sich bis 1 Uhr, also nach $5\frac{1}{4}$ Stunde, immer noch nichts ereignet hatte, erlahmte meine Aufmerksamkeit und wandte sich andern Dingen zu. Bei zufälligem Hinblicken sah ich um $2\frac{1}{4}$ Uhr 12 Junge im Glas, 2,40 Uhr waren es 14. Nunmehr beobachtete ich genau und sah um 2,54 Uhr ein Junges hervorkommen. Dadurch hatte ich erkannt, von welchem der beiden Weibchen der Wurf stammte, und fing das nicht werfende Weibchen und die Jungen heraus. Diese neue Störung hatte abermals eine Unterbrechung des Geburtsaktes von mehr als einer Stunde zur Folge. Erst um 4,4 Uhr erschien das nächste Junge, weiter je 1 um 4,9 und 4,12 Uhr. Dann wurde die Alte konserviert.

der Geburt Hebammendienste leiste, indem es „observe continuellement le ventre de son épouse et le lui pince de temps en temps“, was das Heraustreten der Jungen erleichtern soll, gehört in das Gebiet des Märchens. Sie ist übrigens nicht der einzige Punkt, der zu denken gibt. Wie die Überschrift seiner Arbeit zeigt, hatte ZOLOTNISKY die ihm vorliegenden Tiere als *G. decem-maculatus* bezogen. Es waren aber *G. januarius*, wie aus der Größe der abgebildeten Tiere sowie aus der Beschreibung ihrer Färbung deutlich hervorgeht; wie ihm, ist es übrigens, was ich bereits erwähnt habe, zahlreichen Liebhabern gegangen, denn der ersteingeführte vivipare Cyprinodont, *G. januarius*, war allgemein im Aquarienthandel unter dem falschen Namen *G. decem-maculatus* verbreitet, bis der Import auch dieser Species über den Irrtum Klarheit brachte. Nun hat ZOLOTNISKY den Zwiespalt ganz deutlich empfunden; er sagt: „Mes animaux ainsi que ceux des autres amateurs moscovites n'ont jamais eu qu'une seule tâche. — En serions-nous pas en présence d'une autre espèce de *Girardinus* ou du moins d'une variété?“ Aber er hilft sich über diese Inkongruenz in verblüffend einfacher Weise hinweg, indem er das ihm vorliegende Tier abbildet und ihm dabei die 10 Flecke, die die Speciesdiagnose für *G. decem-maculatus* verlangt, anmalt. Eine Kritik dieses Verfahrens erübrigt sich. — Wenn die Männchen sich überhaupt um das werfende Weibchen kümmern, so hat dies einen ganz andern Grund als den von ZOLOTNISKY angegebenen, nämlich den, die neugeborenen Jungen, die im allgemeinen zunächst regungslos zu Boden sinken, aufzufressen, wobei ihnen übrigens die etwa sonst noch im Becken befindlichen Weibchen getreulich assistieren. Nähert sich die Geburt ihrem Ende, so dreht sich die eigne Mutter jedesmal nach dem Hervorkommen eines Jungen um, um es aufzuschnappen. Will man die Jungen großziehen, so ist es unbedingt notwendig, sie von den Alten zu isolieren. Am besten setzt man das hochträchtige Weibchen in ein sehr dicht bepflanztes Glas, in dem die engstehenden Wasserpflanzen sie an rascher Bewegung hindern, aber genügend Zwischenräume für die Jungen zum Entschlüpfen lassen. Dieses kannibalische Verhalten wird übereinstimmend von sämtlichen bisher beim Werfen beobachteten Cyprinodontiden berichtet. Es läßt sich auch nicht verhindern, wenn man die Tiere überreichlich mit Futter jeder Art versieht.

Infolgedessen läßt sich eine genaue Angabe der Zahl der Jungen eines Wurfs nicht geben, es sei denn, daß man sie aus dem hoch-

trächtigen Ovar herauspräpariert. Eine solche Angabe findet sich bei PERUGIA (p. 653), der bei *G. decem-maculatus* 65 Embryonen fand, eine für diese Art ungewöhnlich hohe Zahl. ZOLOTNISKY gibt für *G. januarius* Würfe von 28, 32, 36 und 43 Jungen an, ich selbst zählte 27, 28, 34, 51, 55, 65 und 95 Junge bei dieser Art, 14, 26, 29 und 49 bei *G. decem-maculatus*; doch sind diesen Zahlen wohl immer einige aufgefressene Exemplare zuzufügen. Junge Weibchen werfen weniger Junge als ausgewachsene Exemplare, eine Tatsache, die WEYENBERGH (a, p. 20) auch für *Jenynsia* angibt. In erstwerfenden Weibchen von *G. januarius* fand ich mehrfach 8—15 Embryonen, in einem solchen von *G. decem-maculatus* 7.¹⁾

Die von mir gemessenen neugeborenen Exemplare hatten bei *G. januarius* eine Länge von 6—7 mm, bei *G. decem-maculatus* eine solche von 6—6,5 mm. Diese Maße gelten, wie auch alle übrigen im Verlauf dieser Arbeit angegebenen, ohne Einrechnung der Schwanzflosse. Über das Wachstum gibt die folgende Tabelle Aufschluß.

Diese Tabelle entstand dadurch, daß ich alle für die Untersuchung der Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane, über die ich später berichten werde, konservierten Tiere vor dem Töten maß, indem ich sie einem Objektträger adhären ließ, unter den ich den Papiermaßstab schob, von dem ich unter der Lupe die Maße abnahm. Infolgedessen enthält die Tabelle kein einziges Exemplar, das äußerlich durch die beginnende Entwicklung des Gonopodiums bereits als Männchen kenntlich war. Trotzdem befindet sich noch unter den 127 Tage alten Tieren ein solches, dessen Geschlecht erst durch die Untersuchung der Gonade als männlich festgestellt wurde. Doch ist dies eine Ausnahme. Im allgemeinen sind bereits, wie GERLACH²⁾ richtig angibt, 4 Wochen alte Männchen von *G. decem-maculatus* von 1,5—2 cm Länge als solche kenntlich, und auch bei *G. januarius* zeigt sich nach v. IHERING (a, p. 482) bei Männchen von 17—18 mm deutlich die charakteristische Verlängerung der Anale. Das größte bisher gemessene Exemplar fand ich bei *G.*

1) WALDEYER's Vermutung (p. 303), daß bei den Teleosteen die Zahl der Eier wohl stets mindestens über 100 betragen wird, trifft für viele vivipare Formen nicht zu. Bei den Embiotociden ist die Zahl der Jungen bei mehreren Arten noch viel weiter reduziert als bei den Cyprinodontiden, indem sie auch bei alten Weibchen nur 8—16 beträgt (EIGENMANN, c).

2) In: Blätt. Aqu., Vol. 13, 1902, p. 168.

Alter in Tagen	Länge in Millimetern						
	<i>Glaridichthys januaris</i>				<i>Glaridichthys decem-maculatus</i>		
	♂	♀	♀	nicht bestimmt	♂	♀	nicht bestimmt
0	7	—	—	6, 6,5, 7	—	—	—
1	—	—	6,5, 7, 7	—	—	—	—
2	—	—	—	—	6, 6, 6, 6, 6, 6, 6,5	6	—
7	—	—	—	—	6,5	—	6
8—9	6,5	—	6, 7	6,5, 6,5 7, 7, 7	—	—	—
13	—	—	—	—	—	7, 7, 7	6,5
14	—	—	—	—	—	—	7,5, 7,5, 8
16	8	—	7,5	8, 8	—	—	—
17	—	—	8, 8, 8,5	8	—	—	—
22	9,5	—	9,5, 10	8	—	—	—
24	—	—	7, 7, 8, 8	—	7,5	8	7, 7, 7, 7,5 8, 8
29	7, 8	—	—	7, 8	—	—	—
31	—	—	—	8, 8,5, 9, 9	10, 10,5	—	—
32	—	—	—	—	—	—	7, 8
36	8, 8,5	—	—	7, 8	—	—	—
39	—	—	—	—	10,5, 11	6,5, 11	6, 6,5, 6,5, 6,5, 11
41	—	—	—	8, 9, 9, 9, 10, 10, 10, 10,5	—	—	—
46	—	—	—	—	7,5, 8,5, 9, 10, 11	10,5	7,9
48	—	—	—	7,5, 8, 8, 8, 8	—	—	—
49	—	—	—	9, 10,5, 10,5, 11,5	—	—	—
54	—	—	—	—	8,5	8	9,9
55	—	—	—	10, 11, 12	—	—	—
56	12	—	—	12	—	—	—
63	11	—	—	11, 11, 11,5, 11,5, 12	—	—	—
65	—	—	—	—	12	11, 12, 12	10,5, 11, 11, 11
70	—	—	—	11, 11, 11, 11,5, 13, 13	—	—	—
75	—	—	—	—	13,5	13	12,5
77	—	—	—	10,5, 11, 11, 11, 11, 12,5	12,5	—	9,5, 13
82	—	—	—	—	11,5	—	11,5, 12,5
86	—	—	—	13, 15, 15, 15,5, 16,5, 17,5	14	12, 13	14
89	—	—	—	—	10	13, 14,5	—
91—92	13	—	—	13,5, 15	—	—	—

Alter in Tagen	L ä n g e i n M i l l i m e t e r n						
	<i>Glaridichthys januarius</i>				<i>Glaridichthys decem-maculatus</i>		
	♂	♀	♀	nicht bestimmt	♂	♀	nicht bestimmt
93	—	—	—	10,5, 12, 15,5	—	—	—
97	—	—	—	—	—	15, 15	—
98	—	—	—	—	—	14,5, 15, 15	—
99	—	—	—	13,5, 14, 14,5, 17, 17, 17	—	—	—
104	—	—	—	—	10,5	15	—
106	—	—	—	11, 14, 14,5, 15, 16, 17,5	—	—	13, 16
111	—	—	—	—	—	14	12,5
113	—	—	—	13, 13, 14,5, 16, 16,5, 17,5	—	—	13, 14, 14,5
115-119	—	—	—	—	14,5	16, 17,5	—
120	—	—	—	13, 15, 15, 16, 17, 20	—	—	15,5, 16,5
127	13,5	15	14	15,5, 16,5, 18	—	—	14, 14,5, 15, 15, 16, 16,5
134	—	—	—	11,5, 12, 12,5, 13, 13, 13,5, 14,5	—	16	14, 15,5 15,5
141	—	—	—	10, 12, 12,5, 12,5, 13, 14	—	—	13, 13, 13, 14, 14, 15
148	—	—	—	—	—	—	12,5, 13, 13,5, 14, 14,5, 20
149	—	—	—	8, 9, 10, 10, 11,5, 12	—	—	—
155	—	—	—	9, 9,5, 9,5, 10,5, 10,5	—	—	—
162	—	—	—	11, 11,5, 12, 12, 12,5, 14	—	—	—
169	—	—	—	10,5, 11, 12,5, 13,5, 13,5 14	—	—	—
175	—	—	11	11, 11,5, 12,5, 13	—	—	—

januarius als ein Weibchen von 4,6 cm Länge, bei *G. decem-maculatus* als ein solches von 2,9 cm; doch findet man bereits Weibchen von *G. januarius* von nur 2,3 cm Länge trächtig.

Nicht zu verwechseln mit der oben erwähnten, mitunter vorkommenden ausnahmsweisen Verzögerung der Ausbildung des Gonopodiums beim jungen Männchen bis zum 4. Monat, während bei fast allen andern, unter gleichen Bedingungen gehaltenen Exemplaren die Anale ihre Umbildung bereits vollendet hat, ist das seltene Auftreten eines Gonopodiums in mehr oder minder vollkommenem Grade der Ausbildung bei durch ihre Größe bereits deutlich als Weibchen charakterisierten Tieren. Dieses Auftreten von Arrhenoidie bei Teleostern habe ich bereits in einer kurzen Notiz publiziert (a).¹⁾ Zurzeit (Dezember 1907) besitze bzw. besaß ich 3 derartige arrhenoide Weibchen von *G. januarius*. Bei zweien davon ist die Anale im Stadium eines halbfertigen Gonopodiums angelangt, das schon die Längsstreckung, aber weder Widerhaken noch Klammerapparat aufweist. Bei einem von diesen Weibchen konnte ich die Umwandlung der Afterflosse, die Mitte Oktober 1904 einsetzte, Schritt für Schritt verfolgen. Seit etwa einem Jahre habe ich keine Veränderung mehr bemerkt. Vor einem halben Jahr ist das Tier gestorben und zeigte, soweit man nach dem bisher bloß makroskopisch untersuchten Befund urteilen kann, ein vollkommenes Fehlen der Gonade bei Vorhandensein eines typischen weiblichen Gonoducts. Das 2. Exemplar lebt noch; es fiel mir am 29. September 1905 zum erstenmal durch seine ganz schwach verlängerte Anale auf, die seitdem ständig, aber sehr langsam, an Länge zugenommen hat. Diese beiden seit lange in meiner Pflege befindlichen Weibchen haben seit den oben angegebenen

1) Diese Notiz ist in den Blätt. Aqu., Vol. 16, 1905 teilweise abgedruckt worden und so zur Kenntnis der Liebhaber gelangt, in deren Köpfen sie eine schreckliche Verwirrung angerichtet hat, indem dort Arrhenoidie andauernd verwechselt wird mit der oben erwähnten, nicht allzuseiten vorkommenden ausnahmsweisen Verzögerung der Ausbildung des Gonopodiums beim Männchen bis zur Erlangung einer Körpergröße, „in der sonst die Geschlechter schon durch den ganzen Habitus deutlich zu erkennen sind“ (in: Blätt. Aqu., Vol. 16, 1905, p. 271). Diese falsche Bezeichnung schlecht entwickelter Männchen als arrhenoid hat nun dazu geführt, daß das einzige wirklich arrhenoide Weibchen von *G. januarius*, von dem in der Liebhaberliteratur die Rede ist (in: Blätt. Aqu., Vol. 16, 1905, p. 330) als Männchen aufgeführt ist!!! Naturgemäß als „Riesemännchen . . ., das seine normalen Altersgenossen an Größe um das dreifache überragt!“ Sapiienti sat.

Daten keine Jungen mehr geworfen, obwohl sie ständig mit Männchen zusammengehalten worden sind; ob sie vorher schon einmal sich fortgepflanzt haben, kann ich nicht sagen. Ich gedenke den Bau der Anale sowie den mikroskopischen Befund der Gonadenuntersuchung dieser Weibchen sowie eines 3. durch die Liebenswürdigkeit Herrn Dr. PAPPENHELM'S¹⁾ in meinen Besitz gelangten arrhenoiden Exemplars in einer besondern Arbeit mitzuteilen. Makroskopisch ließ dieses 3., äußerlich in bezug auf die Größe ganz als Weibchen erscheinende Tier 2 nicht miteinander verschmolzene milchweiße Hoden erkennen, in deren einem 2 dottergelbe große Eier sich befanden und die beide einem typischen Oviduct aufsaßen.

Mehrfach fand ich in Würfen sonst ganz normal ausgebildeter Junger von *G. januarinus* Exemplare, — einmal in einem Wurf deren 5 Stück —, bei denen der Schwanzabschnitt der Wirbelsäule einen eigenartig wellig gekrümmten Verlauf besaß. Diese bei Seitenansicht ungemein auffällige Erscheinung war aber nicht auf die Sagittalebene beschränkt, sondern erwies sich bei genauerer Betrachtung als im Raume vorhanden, so daß die Achse der Wirbelsäule vollkommen Korkzieherwindung aufwies. Die mit dieser Rückgratverkrümmung behafteten Exemplare waren nicht so schneller Bewegung fähig, sonst aber ebenso munter wie ihre normal gebauten Geschwister. Am unglücklichsten war ein Männchen daran, bei dem die Ansatzstelle des Gonopodiums bereits in die 1. von vorn unten dorsal- und caudalwärts aufsteigende Wellenhälfte einbezogen war, so daß das Gonopodium, wenn es zur Vollziehung der Copulation rostralwärts herumgeschlagen wurde, stets schräg nach vorn und zu Boden wies, was die Begattung trotz heißesten Bemühens des Männchens zu einer Unmöglichkeit gestaltete.

1) Demselben Herrn verdanke ich auch den Hinweis darauf, daß das Auftreten von Arrhenoidie bei Teleosteen nicht, wie ich geglaubt hatte, von mir zum ersten Male angegeben worden ist. Vielmehr hat schon HERZENSTEIN von je einem Weibchen der beiden Cyprinidenarten *Gymnocypris potanini* und *Schizopygopsis güntneri* berichtet, daß sie im Bau der Dorsale und besonders der Anale sich dem männlichen Typ näherten, was sich als „Analogon der bei den Vögeln vorkommenden Hahnfedrigkeit deuten liesse“. — S. HERZENSTEIN, Fische, in: Wissenschaftliche Resultate der von N. M. PRZEWALSKI nach Centralasien unternommenen Reisen. Zoologischer Teil, Vol. 3, Abt. 2, St. Petersburg 1891.

3. Kapitel.

Situs viscerum und die seine Abänderungen beim Männchen bedingenden Faktoren.

Beim Weibchen von *G. januarinus* wendet sich der Darmtractus, allmählich vom Ösophagus zum Magen anschwellend, von den Kiemen aus dem linken dorsalen Rand der Leibeshöhle zu, dem er so weit folgt, wie die Leber sich schwanzwärts erstreckt, um dann etwa in der Mitte der Leibeshöhle in halbkreisförmigem, rostral- und ventralwärts konvexem Bogen (Fig. 28 m), dicht der hintern Fläche der Leber eingeschmiegt, zur rechten Seite hinüberzuziehen. Auf diesem Wege verschmälert sich die Magenerweiterung allmählich wieder; fortab hat der Darm bis zum After ein ziemlich gleichmäßiges Lumen, daß etwa $\frac{1}{3}$ der Weite des Magens beträgt. Daß der Ösophagus zunächst nach links sich wendet, führen CUVIER u. VALENCIENNES (p. 131, 154 und 229) auch für *Pocilia sphenops*, *Lebias calaritata* und *Orestias cuvieri* an; es scheint also eine der ganzen Cyprinodontidenfamilie zukommende Eigentümlichkeit zu sein, auf die ich bei der Besprechung des „Ductus pneumaticus“ zurückkommen werde. v. IHERING gibt an und bildet ab (a, p. 477 und fig. 1), daß der Magen sich deutlich vom Ösophagus absetze, ich habe stets nur ein unmerkliches Ineinanderübergehen, nie eine scharfe Grenze gefunden im Einklang mit dem von GARMAN (b, p. 10) für die gesamte Familie aufgestellten Satz, daß „the stomach is an enlargement of the intestine; it is not particularly distinct.“ — Ist der Darm auf der rechten Seite etwas hinter der Mitte der Leibeshöhle angelangt, so ändert er plötzlich seine Richtung, indem er sich in scharfer Biegung wieder kopfwärts wendet, bis er, konzentrisch zu dem eben beschriebenen Bogen verlaufend, die Mittellinie erreicht, wo er eine dem Boden der Leibeshöhle anliegende Spirale bildet, deren Windungszahl individuellen Schwankungen unterworfen ist. Vom Bauche aus gesehen verläuft sie zunächst in der Richtung der Urzeigerdrehung, dann in der entgegengesetzten; diese spiraligen Windungen werden bei der mit der Trächtigkeit verbundenen Vergrößerung des Ovars mehr und mehr rostral verschoben und aufgerichtet, so daß sie, statt der Bauchwand anzuliegen, im rechten Winkel zu ihr stehen können. Von der Spirale aus verläuft der Darm ziemlich geradlinig, je nach dem Entwicklungszustand des Ovars mehr oder weniger der Bauchwand angedrückt, zum After. Etwas, was an die von GARMAN (b,

p. 77, tab. 7, fig. 5 und 16) bei einem Exemplar von *Anableps anableps* gefundene eigenartige Einstülpung eines dünnern in einen dickern Darmteil erinnert hätte, habe ich nicht gefunden.

Die leicht rötlich gefärbte Leber (Fig. 28 u. 29, l) nimmt ungefähr das vorderste Drittel der Leibeshöhle ein, soweit es nicht von Ösophagus- und Magenerweiterung in Anspruch genommen ist. Sie zeigt, namentlich auf ihrer schwanzwärts gekehrten Fläche, tiefe Abdrücke der benachbarten Organe, insbesondere des nicht selten zu $\frac{3}{4}$ seines Umfanges in sie eingelagerten Darms. Eine Lappung habe ich nicht beobachtet. Aus der ungemein großen Gallenblase (Fig. 29, 30 g) wird der dunkelgrüngelb gefärbte Inhalt durch einen kurzen Ausführgang in den vordersten Teil des Magens geleitet. Hinter der Rückfläche der Leber liegt, mit der Längsachse im großen und ganzen der des Körpers parallel, ziemlich am Dache der Leibeshöhle, die tiefblutrot gefärbte Milz, an Größe kaum die Gallenblase erreichend (Fig. 29 mi). Daß der Darm durch ein Mesenterium befestigt wird, würde ich nicht besonders erwähnen, wenn nicht v. IHERING (a, p. 472) die Angabe machte, daß er „frei, ohne Befestigung durch ein Mesenterium“ läge, ein, wenn er den Tatsachen entspräche, in der gesamten Wirbeltierreihe einzig dastehender Fall. Fig. 26 und 28 lassen das Mesenterium deutlich erkennen. An dieses lagert sich Fettgewebe derart an, daß jederseits von ihm in seiner ganzen Länge Fettmassen von zunächst keulenförmigem Querschnitt frei ins Lumen der Leibeshöhle hineinhängen (Fig. 26 f); meist aber entwickeln sich diese Massen zu solcher Ausdehnung, daß die von den einzelnen Mesenterialabschnitten entspringenden Partien, sich aneinander und an den die Leibeshöhle erfüllenden Organen abplattend, den ganzen freien Raum des Cöloms einnehmen. Auch außerhalb der Leibeshöhle finden sich beträchtliche Fettansammlungen, so zieht jederseits vom vordern dorsalen Rand der Schwimmblase nach unten und hinten ein breiter Strang von Fettgewebe. Auch die Ursprungsstelle der Analflosse ist förmlich von Fetttropfen durchsetzt, wovon man sich schon bei Lupenbetrachtung des lebenden Tieres leicht überzeugen kann. Man ist leicht versucht, diese massenhafte Anhäufung von Reservematerial mit der intraovarialen Ausbildung der Jungen in Zusammenhang zu bringen, zumal da KOROTNEFF von dem ebenfalls viviparen *Comphorus* angibt (p. 30): „Trächtige Weibchen ernähren sich auf Kosten einer reichlichen, die Eingeweide umgebenden Fettmasse“ bei gleichzeitiger Atrophie des Darms. Doch warnt einmal der in gleicher

Weise wie bei den Weibchen auch bei den Männchen ausgebildete Fettreichtum zur Vorsicht im Ziehen von Schlußfolgerungen und ferner auch die Tatsache, daß bei den Weibchen während des ganzen Jahres sowohl während der Ruhe- wie während der Tätigkeitsperiode des Ovars, die Fettmassen in gleicher Mächtigkeit sich zeigen. Sie sind bei dem zur selben Familie gehörenden *Cyprinodon moseas* (= *Lebias calaritana* vide GARMAN) schon CUVIER u. VALENCIENNES (p. 169) aufgefallen: „Il y avait une masse considérable de graisse dans les épiploons: elle grossissait tellement l'abdomen, que je croyais ouvrir des femelles prêtes à frayer.“ — Das Pancreas tritt in der den Teleosteern eigentümlichen diffusen Form auf, ist aber nicht nur dem Mesenterium eingelagert, sondern auch im ausgedehntesten Maße den von ihm entspringenden Fettmassen eingefügt (Fig. 26).

Das Ovar, oder richtiger gesagt, der Ovarialsack ist in der bei unpaaren Teleosteereierstöcken üblichen Weise dem Mesenterium eingefügt, das somit zugleich als Mesovar fungiert. Das zwischen Ovar und Rectum ausgespannte Stück erscheint auf Schnitten infolge enormer Fetteinlagerung sehr unendlich, während die zwischen Ovar und dorsaler Leibeshöhlenwand befindliche, verschwindend kleine Partie nichts Ungewöhnliches darbietet. Die Verschmelzung der beiderseitigen Ovarialanlagen ist eine so vollkommene, daß am Eierstock des erwachsenen Tieres nicht die geringste Spur seiner Entstehung aus zwei getrennten Teilen zu erkennen ist. Er liegt symmetrisch zur Sagittalebene des Körpers, je nach seinem Entwicklungszustand (Fig. 28 u. 29) die hintern zwei Drittel der Leibeshöhle mehr oder weniger vollständig ausfüllend und demgemäß die Darmspirale verschiebend (s. o.). Er hat im großen und ganzen die Gestalt eines länglichen Ellipsoids. Die Dorsalfläche ist entsprechend der Form des Daches der Leibeshöhle zu einer Ebene abgeflacht oder sogar muldenförmig eingebogen. Durch die dünne farblose Wand des Ovars „sieht man deutlich die Eier bzw. Embryonen hindurchschimmern, und das erste, was dem Auge auffällt, sind die schwarzen Punkte, welche sich als Augen der Fischchen ergeben“, genau wie es DYBOWSKY von trächtigen Ovarien des *Comephorus baicalensis* PALLAS angibt (p. 480). An den noch wenig Eier enthaltenden Eierstöcken erst kürzlich geschlechtsreif gewordener Weibchen baucht jedes einzelne voll ausgebildete Ei die Wand des Ovars weit vor und kann so den Anschein einer asymmetrischen Ausbildung dieses Organs vortäuschen. — Der Oviduct entspringt

nicht so, daß er als Verlängerung der großen Achse des Eierstocks von diesem zur Genitalöffnung zieht, sondern er ist mehr dorsal inseriert und muß, wenn das Ovar gefüllt ist, um dessen caudalen Rand in nach vorn konkavem Bogen, dicht der hintern Abgrenzung der Leibeshöhle folgend, zur Genitalöffnung herabsteigen, in welchem Verlauf er nicht selten aus der Medianebene seitlich herausgedrängt wird, eine Tatsache, die sehr erschwert, übersichtliche Längsschnitte zu erhalten; hingegen ist während der Ruhezeit des Ovars sein Verlauf zwischen Anfangs- und Endpunkt ein ziemlich geradliniger (Fig. 29 od).

Von andern Cyprinodontiden besitzen genau den gleichen Genitaltract wie *Glaridichthys*, soweit Lage und Form in Betracht kommen, *Characodon lateralis*¹⁾ und *Poecilia surinamensis*²⁾ (= *P. vivipara*)³⁾, Unpaarigkeit des Ovars ist ferner direkt angegeben oder folgt aus den Mitteilungen oder Abbildungen der betreffenden Autoren für *Poecilia sphenops*⁴⁾, *P. dominicensis*⁵⁾, *Lebias calaritana*⁶⁾, *L. lineatopunctata*⁷⁾, (= *L. calaritana*)³⁾, *L. lineata*⁸⁾ (= *dispar*)³⁾, *Cyprinodon moseas*⁹⁾ und *C. hammonis*¹⁰⁾ (beide = *Lebias calaritana*)³⁾, *Fundulus coeniculus*¹¹⁾ (= *F. heteroclitus*)³⁾, *Orestias cuvieri*¹²⁾, (*Gambusia patruelis*¹³⁾ (= *G. holbrockii*)³⁾ und *Poecilia multilineata*¹⁴⁾ (= *Mollienisia latipinna*)³⁾. Anders aber verhalten sich *Anableps* und *Jenynsia* (Textfig. C und D). Beiden ist gemeinsam, daß äußerlich keinerlei Grenze zwischen Ovar und Oviduct zu erkennen ist, sondern der Genitaltract sich in allmählicher, gleichmäßiger Verschmälerung bis zur Geschlechtsöffnung hinzieht. Bei *Xiphophorus heckelii* (= *Jenynsia lineata*)³⁾ zeigt sich ferner nach WEYENBERGH (a, p. 13)

1) Nach eignen Beobachtungen.

2) DUVERNOY (p. 328 u. fig. 1) und CUVIER et VALENCIENNES 124).

3) fide GARMAN.

4) CUVIER et VALENCIENNES, p. 131.

5) CUVIER et VALENCIENNES, p. 131.

6) Ibid., p. 154 und JUNGENSEN, p. 215.

7) WAGNER, fig. 6.

8) CUVIER et VALENCIENNES, p. 16.

9) Ibid., p. 169.

10) Ibid., p. 170.

11) Ibid., p. 188.

12) Ibid., p. 229.

13) RYDER, p. 110 und 144.

15) DOWLER, p. 135.

„una traza de division en dos partes desiguales, do las quales la mas grande sobressale a la otra“, woraus folgt, daß (p. 14) „el organo impar no ha nacido por la falta del desarrollo del otro ovario o su estado rudimentario, . . . pero al contrario por la reunion de los dos ovarios como en *Anableps*.“ Mit dieser Vereinigung der beiden Ovarien bei *Anableps* ist es aber eine eigne Sache. VALENCIENNES' Exemplare hatten 2 völlig getrennte Ovarien (p. 264); ein Irrtum seinerseits ist völlig ausgeschlossen, da er diese Tatsache als auffällig noch einmal (p. 112) ausdrücklich hervorhebt. Ebenso schreibt HYRTL (p. 399): „Die Eierstücke sind entschieden paarig und liegen symmetrisch zu beiden Seiten der Wirbelsäule unter den Nieren, jeder durch ein besonderes kurzes Aufhängeband befestigt. . . . Beide vereinigen sich zu einem . . . Kanal, welcher . . . zwei Linien



Fig. C.

Genitaltract von *Jenynsia lineata*. ♀.
Nach WEYENBERGH.

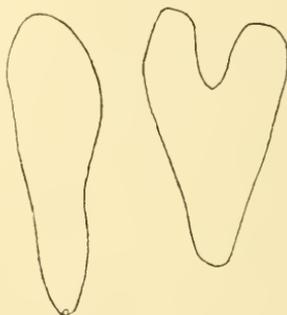


Fig. D.

Genitaltract von *Anableps anableps* aus GARMAN'S Figuren.

hinter dem After . . . mündet.“ Dagegen fand GARMAN, dem eine große Anzahl von Tieren zur Verfügung stand (b, p. 77), daß „in different females the ovaries vary greatly: in some cases one side is the larger, in other specimens it is the other side, and occasionally the ovary appears to be single. Fig. 5 (meine Textfig. D rechts) . . . was taken from a female in which both sides of the ovary were well developed“. wohingegen seine Fig. 4 (Textfig. D links) meiner Ansicht nach nichts anderes darstellt als ein Weibchen mit vollkommen verschmolzenen Ovarien. GARMAN'S Deutung, daß es sich hier um einen enorm vergrößerten rechten Eierstock „without any indication of a left side or of a doubled ovary“ handele, halte ich für einen Fehlgriff.

Das Peritoneum ist auf der der Leibeshöhle zugekehrten Fläche tiefschwarz pigmentiert (Fig. 28, 29, 30 p), ganz besonders stark in

seinen dorsalen Partien. Auf der Außenseite ist es silberglänzend, ohne eine Spur des Pigments ahnen zu lassen (Fig. 29 p_1). Pigment findet sich auch reichlich in der Wand der Blutgefäße, so daß bei einem Fisch, bei dem die Muskulatur der einen Seite abpräpariert ist, die Processus spinosi superiores und inferiores infolge der an ihnen entlang ziehenden Gefäße als schwarze Striche sich von der weißen Muskulatur der stehen gebliebenen Seite abheben. Der merkwürdige Kontrast in der Färbung der beiden Flächen des Peritoneums scheint eine der gesamten Familie zukommende Eigentümlichkeit zu sein: CUVIER u. VALENCIENNES erwähnen sie (p. 125) bei *Poecilia vivipara* (= *surinamensis*)¹⁾, *P. sphenops* (p. 131), *Mollienisia latipinna* (p. 143), *Lebias calaritana* (p. 155/156) und *Fundulus heteroclitus* (p. 188) und WEYENBERGH bei *Jenynsia lineata* (a, p. 13); ich selbst fand sie außer bei den beiden hier abgehandelten Formen gelegentlich anderer Untersuchungen bei *Gambusia patruelis*, *Orestias agasizii*, *Lebias calaritana*, *Fundulus diaphanus* und *F. majalis*. Bei letzterm verhielt sich das Pigment insofern anders, als es nach dem Bauche zu an Dichte verlor und bei durchschimmerndem silberigem Untergrund einen rötlichen Ton annahm, genau so wie es CUVIER u. VALENCIENNES für *F. heteroclitus* beschrieben haben. — Ein ähnliches Verhalten des Peritoneums fand ich noch bei außerhalb der Cyprinodontiden-Familie stehenden Teleostern von RATHKE beschrieben: „Bei einigen Fischen z. B. den *Gasterosteus aculeatus*, *Cottus gobio* und *C. scorpius* ist das Bauchfell schwarz gesprenkelt, und daher haben auch die Geschlechtsteile dieser Fische ein graues oder schwärzliches Aussehen, obschon, auffallend genug, dieses der Fall nicht ist an der Darmröhre derselben. Dehnen sich die Geschlechtsteile stark aus, so werden sie lichter, weil dann die Flecken weiter auseinander rücken. — Sehr stark ist diese Farbenveränderung bei den weiblichen Stichlingen.“

Außerhalb der Leibeshöhle liegen die Schwimmblasen und das uropoetische System. Die Lage der Schwimmblase ist schon am lebenden Tier deutlich zu erkennen, da sie als helle Stelle durch die dünnen Körperwände hindurchscheint; sie hat ihren Platz dorsal von der Leibeshöhle (Fig. 29 s) und beginnt etwas über deren Mitte und ragt caudalwärts etwas über sie hinaus, so daß sie eine schwache von dem vordersten Analflossenträger herrührende Einbuchtung auf der Unterseite des hintersten Teils aufweisen kann,

1) fide GARMAN.

die beim Herauspräparieren infolge des in der Blase herrschenden Gasdrucks sogleich verschwindet. Abgesehen von dieser kleinen Abweichung ist der Querschnitt der Schwimmblase im großen und ganzen kreisförmig. Ihre Gestalt ist die eines Rotationsellipsoids, dessen Länge etwa das Dreifache der Höhe beträgt (Textfig. Ea). Sie ist ungeteilt. Soweit sie über der Leibeshöhle liegt, wird sie auf ihrer Ventralfläche vom Peritoneum überzogen, jedoch ohne daß es zu einer festen Verbindung käme. Die Wandung ist im allgemeinen durchsichtig und äußerst dünn, so daß es fast unmöglich ist, die Schwimmblase unbeschädigt herauszupräparieren. Nur nach vorn hin wird sie allmählich dicker und erhält eine rötliche Färbung

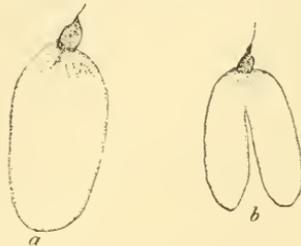


Fig. E.

Schwimmblase von *G. januarius*. 6:1. a vom ♀. b vom ♂.

infolge der Einlagerung des „roten Organs“. Nach v. IHERING (a, p. 472) setzt sich „nach vorn hin . . . an diesen durch Luft prall ausgespannten Sack (die Schwimmblase) ein mehr dickwandiges birnenförmiges Stück an, das durch seine rötliche Färbung leicht in die Augen fällt und dessen verdicktes Ende in dem Luftsack befestigt ist, indes das andere Ende in eine feine Röhre übergeht, welche, von dem dunklen Pigment des Peritoneums umgeben, nur schwierig zu verfolgen ist und nahe der Cardia in die Speiseröhre einmündet. Es gelang nicht, Luft aus dem Luftsack in die andere Abteilung zu drängen.“ Warum das nicht gelang, erklärt der mikroskopische Befund. Dieser zeigt, daß die von v. IHERING in Form und Farbe richtig geschilderte und abgebildete „vordere Abteilung“ nichts anderes ist als das mächtig entwickelte rote Organ, ein fast nur aus Blutgefäßen bestehendes und daher seine charakteristische Färbung erhaltendes, nicht nur „dickwandiges“, sondern völlig massives Stück, das in seiner der Schwimmblase ansitzenden Basis die Gasdrüse enthält.

Beim Durchmustern meiner Serien fiel es mir auf, daß es mir

nicht gelang, den von v. IHERING geschilderten Ductus pneumaticus aufzufinden. Ich präparierte daher mehrfach die Schwimmblase mit-samt dem roten Organ und der davon ausgehenden „feinen Röhre“ sowie dem Ösophagusstück, das deren „Einmündung“ enthielt, im Zusammenhang heraus. Dann zeigte sich nach der Zerlegung in Schnitte, daß diese „Röhre“, die (Fig. 31 *ly*) in der Medianebene des Körpers vom roten Organ zum Ösophagus zieht und diesen, da er, wie oben geschildert, sich sogleich der linken Körperseite zuwendet, nicht genau von oben, sondern etwas nach rechts verschoben trifft, nichts anderes ist, als ein solider ligamentöser Bindegewebsstrang. Je mehr er sich dem Ösophagus nähert, um so schwieriger ist er zu verfolgen, da er sich mehr und mehr von oben her dem Peritoneum einschmiegt und genau das gleiche von unten her Mesenterialzüge tun, die von dem rostralen Ende des Ovars aus derselben Stelle, nämlich dem Eintritt des Verdauungstracts in die Leibeshöhle, zustreben. Wenn nun aber v. IHERING'S „vordere Abteilung“ sich als Hauptmasse des roten Organs und die davon ausgehende „feine Röhre“ als Bindegewebsstrang entpuppen, wo ist dann der Ductus pneumaticus?

Wie auf so viele Fragen, gibt auch auf diese die Entwicklungsgeschichte die Antwort. Beim Neugeborenen zieht tatsächlich noch statt des Bindegewebsstranges von der Schwimmblase aus, das rote Organ durchsetzend, eine „feine Röhre“ zum Ösophagus, ausgekleidet mit einschichtigem Epithel. Aber genauere Prüfung zeigt auch schon beim neugeborenen Tier in der ganz überwiegenden Mehrzahl der Fälle aufs deutlichste, daß wir es mit einem ephemeren Organ zu tun haben. Verfolgt man nämlich Schnitt für Schnitt den mit weitem Lumen (Fig. 32b) in den Ösophagus ausmündenden Ductus pneumaticus schwimmblasenwärts, so sieht man, wie die Lichtung sich mehr und mehr verengert, schließlich auf eine kurze Strecke ganz verschwindet, dann endlich wieder auftritt und in gleichmäßiger, aber bedeutend reduzierter Weite zur Schwimmblase führt. Ebenso wie das Lumen des Ductus pneumaticus verändert sich auch der Charakter des ihn auskleidenden Epithels; während es nämlich in seinem ösophagealen, weit offenen Teil aus Zellen mit gleichmäßig dicht tingiblem Plasma und basalständigen Kernen (Fig. 32 *ep*₁) besteht, machen diese kurz vor dem Verschwinden des Lumens allmählich solchen Platz, die, aufs Haar den Zellen der Gasdrüse gleichend, mittelständige Kerne und ein eigenartig blasig hyalines, kaum färbbares Plasma aufweisen, das in dem zwischen Kern und

freiem Zellrand gelegenen Teil zahlreiche Körnchen enthält (Fig. 33 ep₁). Der mit diesen Zellen ausgekleidete Teil des Schwimmblasengangs bleibt als Teil der Gasdrüse bestehen, während seine außerhalb des roten Organs zum Ösophagus ziehende Partie sich in wenigen Tagen so zurückbildet, daß nur noch ein Bindegewebsstrang Zeugnis von ihrem frühern Dasein ablegt.

Die Cyprinodontiden sind also physoclist. Da sich mit der Feststellung dieser Tatsache die bisherige Einreihung der gesamten Familie in das System als eine falsche erweist, ist es vielleicht nicht ohne Interesse, einmal zu verfolgen, auf welche Befunde hin diese Einstellung bei den Physostomen erfolgt ist.

Im Jahre 1828 wurden die Cyprinodontiden von WAGNER als eine eigne Familie aufgestellt. Vorher waren die wenigen bis dahin bekannten Mitglieder der Familie als Cypriniden angesehen worden, eine Zusammengehörigkeit, die auch noch einige Jahrzehnte nach WAGNER'S Publikation von vielen Autoren als zu Recht bestehend erklärt worden ist. Da nun bei den Cypriniden das Vorhandensein des Schwimmblasengangs bekannt war, so setzte man ihn auch bei den Cyprinodontiden als dieser Familie zugehörig oder doch sehr nahe stehend ganz selbstverständlich als vorhanden voraus, und WAGNER'S Befund selbst an *Lebias lineato-punctata* (= *L. calaritano* fide GARMAN) schien dies zu bestätigen. Er schrieb: „Die Schwimmblaste ist groß, einfach und öffnet sich deutlich mit einem ziemlich langen Ausführungsgang in den Oesophagus.“ — Unter diesen Umständen war es nur natürlich, daß JOH. MÜLLER (a, p. 131 und b, p. 59, 67/68 und 86) bei Aufstellung der Teleosteerordnung der Physostomen in ihr auch den Cyprinodontiden ihren Platz anwies, einen Platz, an dem sie bisher unangezweifelt geblieben sind, trotz einer zum Nachdenken anregenden, aber, wie es scheint, bisher gänzlich unbeachtet gebliebenen Stelle in CUVIER u. VALENCIENNES' großem Fischwerke (p. 258/259). Hier heißt es von der Schwimmblaste von *Anableps gronovii* (= *A. anableps* fide GARMAN): „Elle ne communique pas dans l'adulte avec le canal digestif“, während sie bei Embryonen von 2 Zoll 3 Linien Länge (p. 262) „a son canal de communication de l'état foetal; ce canal s'obstrue ensuite dans l'adulte.“ Es ist merkwürdig, daß VALENCIENNES keine Konsequenzen aus dieser Beobachtung gezogen hat, um so mehr, da ihm auch bei *Poecilia surinamensis* (= *P. vivipara* fide GARMAN) die Existenz eines Ductus pneumaticus zweifelhaft wird (p. 126): „La vessie aérienne . . . ne communique pas je crois avec l'intestin; cependant je ne suis

pas sur du contraire“. Bei demselben Fisch hat auch DUVERNOY (a, p. 354-355, fig. 11, 12 und b, p. 71) die Schwimmblase in den Kreis seiner Beobachtungen einbezogen. Während sie beim Foetus „au moyen d'un canal très court“ mit dem Darmtractus zusammenhängt, zeigt sie beim Erwachsenen am Vorderende etwas wie „un tubercule auquel semble tenir un reste de l'ancien canal de communication avec le canal alimentaire mais qui me semble réduit à un ligament“. Dieser Befund deckt sich vollkommen mit meinen oben geschilderten, durch Schnittpräparate erhärteten Beobachtungen an den beiden *Glaridichthys*-Arten: das „Höckerchen“ ist nichts anderes als das im Alkohol geschrumpfte und farblos gewordene rote Organ.

Neuerdings hat ROWNTREE den Schwimmblasengang der Teleosteer spezielle Aufmerksamkeit gewidmet. Von Cyprinodontiden standen ihm *Cyprinodon calaritanus* (= *Lebias calaritana* fide GARMAN), *Orestias oweni*, *Fundulus robustus* (= *F. parvipinnis* fide GARMAN) und *Goodea atripinna* zur Verfügung und zwar in mindestens je 2 Exemplaren. „Diminutive size here presented an obstacle, in most cases, to satisfactory observation, but in *Orestias* the duct was clearly made out to be situated far to the right of the mid-dorsal line. Apparently this was also the condition existing in *Fundulus* and *Cyprinodon*. The specimens of *Goodea* were not in sufficiently good condition for a satisfactory observation“ (p. 69). Gemäß diesem Befunde werden dann (p. 70) die Cyprinodontidae unter den Familien aufgeführt, deren Schwimmblasengangsoffnung nach der rechten Seite des Darms hin hinabgerutscht ist.

Hiermit sind die mir bekannt gewordenen Untersuchungen über den Ductus pneumaticus der Cyprinodontiden erschöpft. Sämtlichen Arbeiten ist gemeinsam, daß sie ihre Schlußfolgerungen aus dem makroskopischen Befund ziehen, und der beweist eben nichts weiter, als daß von der Schwimmblase aus ein weißes, möglicherweise röhrig-hohles Gebilde zum Ösophagus zieht; der einzige, der dieses Gebilde wirklich als eine Röhre nachzuweisen versuchte, war VALENCIENNES, und das Resultat seiner Bemühungen deckt sich genau mit meinen Befunden: Vorhandensein des Schwimmblasenganges beim Embryo, Fehlen beim Erwachsenen. Hätte ich nicht Schnittpräparate angefertigt, so hätte ich mich ROWNTREE ohne weiteres angeschlossen, denn das makroskopische Bild entspricht genau dem, was er schildert, wie ich. außer an *Glaridichthys*, an zahl-

gegenkommen zur Verfügung gestellten Arten feststellen konnte.¹⁾ Die Verschiebung der Anheftung des im großen und ganzen in der Sagittalebene verlaufenden „Ductus pneumaticus“ nach der rechten Darmseite hin erklärt sich ungezwungen aus dem der Familie eignen Verlauf des Verdauungstractes, der sich sogleich beim Eintritt in die Leibeshöhle der linken Seite zuwendet (s. o.).

Es handelt sich nun darum, der Familie der Cyprinodontiden den richtigen Platz im System anzuweisen, nachdem sich gezeigt hat, daß sie nur fälschlich zu den Physostomen gezählt wird. Für ihre Abtrennung von dieser Gruppe hatte bereits v. IHERING (b, p. 509) plaidiert und zwar merkwürdigerweise, obwohl er an das Vorhandensein des Ductus pneumaticus glaubte; er war zu diesem Vorgehen durch vergleichende Studien an dem Gehörknöchelchen veranlaßt worden. Doch hat er den rechten Platz für sie nicht gefunden. Sie müssen nunmehr statt den Haplomi den Heteromi zugezählt werden, welche beiden Abteilungen ja im wesentlichen nur durch das Vorhandensein oder Fehlen des Schwimmblasenganges sich unterscheiden (BOULENGER d. p. 621: c, p. 170 u. 206).

Ich fürchte, daß bei Schnittuntersuchung noch so manches bisher als Schwimmblasengang gedeutete Gebilde sich ähnlich, wie ich es bei den Zahnkarpfen gefunden habe, zeigen wird.

Die Lage und Gestalt der im Leben tief blutroten, dicht hinter dem Kopf liegenden und nach hinten allmählich sich verschmälernden und in die Ureteren übergehenden, nirgends miteinander verschmolzenen Nieren hat v. IHERING (a, p. 473) richtig geschildert. Sie ziehen dicht beieinander, aber stets getrennt, in parallelem Verlauf unterhalb der Aorta über die Schwimmblase hin, um schließlich, deren Wölbung folgend, in kopfwärts konkavem Bogen vor der ersten Caudalwirbelhämapophyse und den Flossenträgern der Anale nach unten und vorn zu ziehen und in die Rückwand der Harnblase einzutreten, von deren Boden aus in geradem Verlauf die — *sit venia verbo* — Urethra nach unten zur Urogenitalpapille zieht, auf

1) Für mikroskopische Forschung erwies sich leider dieses Material infolge des zum Teil jahrzehntelangen Lagerens im Alkohol als ungeeignet. Immerhin ergab auch die makroskopische Durchmusterung ein interessantes, gänzlich unerwartetes Resultat, nämlich die Tatsache, daß schon unter denjenigen Cyprinodontiden, bei denen die Anale des Männchens noch nicht zu einem Gonopodium umgewandelt ist, eine vivipare Art sich findet (PHILIPPI, c).

deren Rückseite sie nach außen mündet, während die Vorderseite die Mündung des Oviducts trägt.

Beim Weibchen von *G. decem-maculatus* sind mir in bezug auf Lage und Gestalt der innern Organe keine Unterschiede von dem bei *G. januaris* geschilderten Befund aufgefallen.

Anders aber verhalten sich zueinander die Männchen beider Arten, deren gesamter Körperbau, ganz abgesehen von der bedeutend geringern Größe, von dem der Weibchen in einer Weise abweicht und sich auf fast alle Organe erstreckende tertiäre Sexualcharaktere aufweist, wie wir es so tiefgreifend bisher noch von keinem Wirbeltier kennen. Und obwohl bei diesen Abweichungen deutlich das gleiche Leitmotiv durchklingt, nämlich Ermöglichung der die innere Befruchtung gewährleistenden Copulation, zeigt es sich doch in den einzelnen Details von einer überraschenden Verschiedenheit bei den Männchen beider Arten, deren Weibchen einander, wie bereits oben gesagt, im innern Bau vollkommen gleichen.

Gelegentlich der Beschreibung des Copulationsakts im vorhergehenden Kapitel habe ich bereits die Umbildung der Anale des Männchens zum Gonopodium und dessen je nach der Art verschiedenes Aussehen in den größten Umrissen kurz geschildert. Aber nicht nur die Form, sondern auch der Ort der Anheftung dieser Flosse ändert sich, indem sie im Lauf der postembryonalen Entwicklung vorwärts wandert, bis sie beim geschlechtsreifen Tier etwa die Hälfte der sie ursprünglich vom untern Rand der Kiemendecke trennenden Entfernung zurückgelegt hat, so daß sie sich nunmehr etwa gleich weit von diesen und dem Vorderrand der Dorsale befindet, während sie beim Neugeborenen ebenso wie beim Weibchen unterhalb dieser Flosse ihren Platz hat. Zugleich mit der Anale wandern auch die Ausführungsöffnungen des Darms, der Harn- und der Geschlechtsorgane kopfwärts¹⁾, die Leibeshöhle wird verkürzt, und dementsprechend werden alle in ihrem Innern befindlichen Organe zu mehr oder minder bedeutender Umlagerung gezwungen (Fig. 30). Der für eine Fischflosse ganz ungewöhnlichen Beweglichkeit des Gonopodiums entspricht eine mächtige Ausbildung der sie

1) Eine annähernde Parallele zu dieser kopfwärts vorschreitenden Verlagerung findet sich bei *Aphredoderros sayanus* (Familie Aphredoderidae), indem hier der Anus vorwärts wandert, bis er direkt jugular steht. Doch werden bei dieser Wanderung weder die Afterflosse noch die Mündungen der Harn- und Geschlechtsorgane mitgenommen. Auch findet sie sich bei beiden Geschlechtern (JORDAN u. EVERMANN, p. 786).

ermöglichenden Muskulatur, die, hauptsächlich um die Flossenträger herum sitzend, bei ihrem große Ansprüche an Druck- und Zugfestigkeit erfordernden, stets sehr plötzlichen Funktionieren starker Ansatz- und Fixierungspunkte bedarf. Und so sind bei beiden Arten „the basal spines, to which the anterior anal rays are articulated, . . . much broadened“, was GARMAN (a, p. 10) von *G. januarius* bereits bekannt war. Aber mit dieser, nebenbei bemerkt, recht bedeutenden Verbreiterung des 1. Analflossenträgers, der meist noch mit dem folgenden mehr oder weniger verschmilzt, ist es nicht abgetan. Noch weitere Skeletteile werden zur Festlegung des Drehapparats herangezogen, und in der Art und Weise, wie dies geschieht, zeigen sich beträchtliche Unterschiede.

GARMAN (a, p. 9) schreibt hinsichtlich der gesamten Familie der Cyprinodontiden: „A peculiar modification of several of the vertebrae is to be noticed on males of some species, in which the anal fin is modified and carried forward; an inferior process from the centra of two or more of the vertebrae over the hinder portion of the body cavity is sent down to furnish support for the base of the transformed fin. In *Poecilia* there are two of these stays. In *Gambusia* there are two in one species, and three, with more or less modification, in other; and in *Heterandria*, *Glaridodon* [älterer bereits vorgegenommener Name für *Glaridichthys*, s. 1. Kapitel], and *Girardinus* there are three. In addition lateral processes are prominent in some: while in other the inferior stay alone is to be discovered“. Weitere Angaben über diese eigenartigen Subvertebralfortsätze macht GARMAN nicht.

Betrachtet man die untern Wirbelfortsätze von *G. januarius* ♂ (Fig. 6, 35, 36 und 39), so sieht man, daß sie an den Schwanzwirbeln in der Gestalt von Hämapophysen von dem bei Fischen typischen Aussehen auftreten, die sich von denen der Weibchen (Fig. 37, 38), abgesehen von der geringern Größe in keiner Weise unterscheiden. Ebenso gleichen sich die Rumpfwirbel beider Geschlechter; bedeutende Unterschiede aber treten in der Übergangszone auf. Bei den Weibchen unterscheiden sich die Caudal- von den Präcaudalwirbeln in der üblichen Weise, daß statt der 2 den Hämaldorn tragenden Bogenstücke 2 lateral- und ventralwärts verlaufende, Rippen tragende Parapophysen vorhanden sind. Der Gegensatz ist aber kein unvermittelter. So tritt fast stets vor dem 1. mit Hämapophyse versehenen und dadurch als Caudalwirbel charakterisierten Wirbel ein solcher auf (Fig. 37, 38b), bei dem die beiden Parapo-

physen etwa in der Mitte ihrer Länge durch ein in der Transversalrichtung des Tieres verlaufendes queres Knochenstück verbunden sind. Dieses Stück zeigt fast immer asymmetrische Bildung, indem es an der einen Parapophyse relativ breit beginnt und sich dann in dem Maße verschmälert, wie es sich der andern Parapophyse nähert. Dies kann so weit gehen, daß es sie gar nicht erreicht. Wird so beim letzten Präcaudalwirbel schon eine Verbindung beider Parapophysen in mehr oder minder vollkommener Weise erreicht, so zeigt der 1. Caudalwirbel mit typischem Hämalfortsatz (Fig. 37, 38c) noch Anklänge an Parapophysen, indem in der Höhe der Vereinigung beider Bogen Ausziehungen auftreten, die, wie in der Lage, so in der Form und Richtung die Parapophysen kopieren. Die ersten Hämalbogen und -dornen zeichnen sich fast stets, wenn nicht immer, durch Asymmetrien aus.

Sind schon beim Weibchen die Wirbel der Übergangszone durch auffällige Merkmale charakterisiert, so ist das in noch höherm Grade beim Männchen der Fall. Bei ihm gehen den typischen Caudalwirbeln solche voran, bei denen die Hämaldornen in steigendem Maße, je mehr man kopfwärts vorschreitet, stark, oft fast bis zum Verschwinden (Fig. 35 und 36e und f. 39cd) verkürzt sind, wobei sie in der rudimentären Organen eignen Weise aufs mannigfachste variieren. Die seltsamste Gestalt, die ich unter ihnen auffand, ein Endigen in einen dicken Kugelknopf mit 2 caudalwärts gerichteten Sporen, ist in Fig. 39c abgebildet. Man sollte nun erwarten, bei weiterm Vorschreiten die typischen Rumpfwirbel auftreten zu sehen, aber zwischen diese und die eben geschilderten Übergangsgebilde schieben sich die von GARMAN entdeckten Wirbel, welche die von ihm mit dem neutralen Namen Subvertebralfortsätze bezeichneten, höchst charakteristisch gestalteten Gebilde tragen; ihre Anzahl ist aber nicht fest auf 3 fixiert, sondern in etwa 20% der von mir untersuchten Fälle waren deren 4 vorhanden.

Während alle übrigen unpaaren obern und untern Wirbelfortsätze schräg caudalwärts verlaufen, ziehen diese von einem normal gestalteten Bogen aus ventral- und rostralwärts etwa im rechten Winkel zur Richtung der normalen untern Processus spinosi; doch ziehen sie nicht parallel zueinander, sondern so, daß die Spitzen der ungemein starken und oft mit einer plattenartigen, in der Querrichtung des Tieres liegenden Kompression endigenden Fortsätze (Fig. 35b und c) dicht hintereinander liegen. Auf Fig. 6 tritt dies nicht in der wünschenswerten Weise hervor, weil infolge der als

Kunstprodukt eingetretenen Krümmung der Wirbelsäule die untern Fortsätze auseinandergespreizt sind. Auf ihnen sitzen die Anal-flossenträger (Fig. 7), eingehüllt von der starken Muskulatur des Gonopodiums. Sind diese eigenartigen Subvertebralfortsätze an sich schon stark und kräftig ausgebildet, so wird ihre Zug- und Druckfestigkeit noch bedeutend vermehrt durch eine Einrichtung, die funktionell stark an die Processus uncinati der Vögel erinnert, welche bekanntlich den auf eine Rippe ausgeübten Druck auf alle folgenden verteilen. Es treten nämlich dicht vor der Vereinigung der beiden Bogenhälften miteinander die von GARMAN erwähnten „Lateral processes“ auf, paarige Fortsätze, die caudal- und ein wenig lateral- und ventralwärts ziehen, mindestens so weit, daß sie mit ihren Spitzen der Ursprungsstelle der entsprechenden Gebilde des nächstfolgenden Wirbels aufliegen, an welchem sie demgemäß etwas tiefer entspringen, was durch eine entsprechende Ausziehung der Bogen erzielt wird. Die vordersten dieser Fortsätze sind die kürzesten, die hintersten die längsten. Oft sind sie asymmetrisch ausgebildet (Fig. 35b). Ich gebe ihnen den Namen Processus uncinatoidei und bezeichne den gesamten untern, als Stütze der Gonopodiumflossenträger dienenden, ventral- und rostralwärts verlaufenden Wirbelfortsatz als Gonapophyse. Es fragt sich nun, ob es sich in diesen Gonapophysen um Bildungen sui generis handelt oder ob sie spezialisierte Hämapophysen sind. Die Entwicklungsgeschichte entscheidet für letzteres. Bei Untersuchung halb erwachsener Männchen kann man nach dem jeweiligen Stand der kopfwärts vorrückenden und sich zum Gonopodium umwandelnden Anale alle Stadien der Durchbiegung der 3 bzw. 4 zu ihr ziehenden Subvertebralfortsätze finden (Textfig. F).

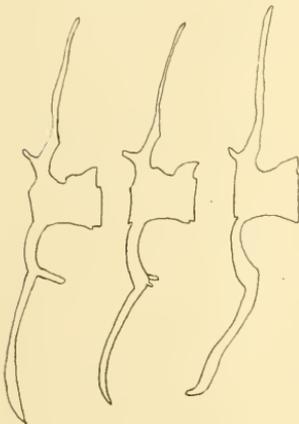


Fig. F.

Die 3 Gonapophysen tragenden Wirbel eines *G. januarius* ♂ juv. 20:1. Die Gonapophysen sind kaum rostralwärts durchgebogen.

Die Gonapophysen durchziehen einen Raum, den beim Weibchen wie beim neugeborenen Männchen die Schwimmblase einnimmt (Fig. 7). Demgemäß wird auch sie affiziert, was schon GARMAN bekannt war, wie aus folgendem Satz (a, p. 11) hervorgeht: „In males of those species in which the anal fin is much carried forward the stays from the vertebrae and the

supports of the anal divide the air bladder into separate chambers.“ Das entspricht aber den Tatsachen keineswegs. Die Umformung erfolgt vielmehr in der Weise, daß die Schwimmblase von ihrem Caudalende her mehr und mehr durch die vorrückenden Flossenträger des Gonopodiums und die sich durchbiegenden Gonapophysen in der Medianebene eingeschnürt wird, so daß ihre ursprünglich ellipsoide Gestalt mehr und mehr einer solchen weicht, die sich am besten mit der einer Wäscheklammer vergleichen läßt, indem von einem vordern unpaaren Teil dicht beieinander in symmetrischer Ausbildung zwei Fortsätze schwanzwärts ziehen (Textfig. Eb). Das Lumen des ganzen Gebildes bleibt aber einheitlich; eine Kammerbildung findet in keiner Weise statt. Die Wand der Schwimmblase, mit Ausnahme des vordersten die Gasdrüse beherbergenden Teils ist hauchdünn, was die Präparation einer unverletzten Schwimmblase bei ihrem allseitigen Umfaßtsein durch Skeletteile fast zur Unmöglichkeit macht. Immerhin ist mir der 18. Versuch gelungen. Wie die Wäscheklammer auf dem Strick, so sitzt die Schwimmblase mit ihrer Kimme auf einem Skeletstab (Fig. 7a), dessen Existenz bisher unbekannt geblieben ist, da er, ohne Zusammenhang mit dem übrigen Knochengerüst, beim Präparieren regelmäßig verloren geht, wenn ihm nicht ganz besondere Aufmerksamkeit gewidmet wird. Wahrscheinlich handelt es sich um einen Sehnenknochen; er hat kein Homologon beim Weibchen.

Bei dem Männchen von *G. decem-maculatus* zeigt sich zunächst das gleiche Bild wie bei dem der vorbesprochenen Art: Umwandlung der Anale zum Gonopodium, Vorrücken kopfwärts unter Verkürzung der Leibeshöhle und wäscheklammerartige Einschnürung der Schwimmblase durch die vorrückenden Analflossenträger (Fig. 30 s). Nun aber ändert sich das Bild. Es findet sich keine Spur von Gonapophysen, ebenso fehlt der Skeletstab in der Kimme der Schwimmblase. Die Analflossenträger haben bei ihrem Vorrücken die Verbindung mit dem übrigen Skelet völlig gelöst. Nur eine dünne und locker gespannte Ligamentverbindung zieht von ihnen dorsalwärts zu den über ihnen befindlichen Rumpfwirbeln. Wie beim Weibchen stehen diese nicht schroff den Schwanzwirbeln gegenüber, sondern es finden sich zwischen den typisch ausgebildeten Exemplaren beider Sorten solche, bei denen die Parapophysen durch einen mehr oder minder umfangreichen Querbalken verbunden sind, etwa entsprechend Fig. 38b. In seltenen Fällen — im ganzen habe ich es 3mal gesehen — sitzt an einem dieser Übergangswirbel auf der die Parapophysen ver-

bindenden Querstange, doch nicht in ihrer Mitte, sondern asymmetrisch etwas seitlich davon, ein die Länge des Wirbelkörpers kopfwärts überragendes, stabartiges Skeletstück, das rostralwärts und sehr wenig lateralwärts verläuft. In den beiden abgebildeten Fällen (Festfig. G) fand es sich am vorletzten Präcaudalwirbel, den

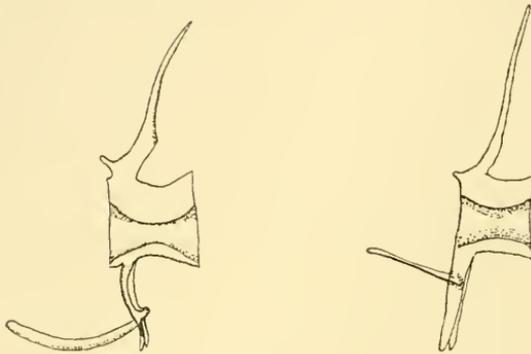


Fig. G.

Ungewöhnlich gestaltete Wirbel von 2 Exemplaren von *G. decem-maculatus*-♂ aus der Übergangsregion von Rumpf und Schwanz. 24:1.

dritten Fall habe ich leider nicht aufbewahrt, so daß ich nichts Spezielleres darüber angeben kann. Der allgemeinen Variabilität der Skeletteile dieser Körpergegend entspricht auch das der hier eben besprochenen eigenartigen Stäbe, von denen wahrscheinlich die Ligamentverbindung zu den Analflossenträgern mit der sie umgebenden, starken Muskulatur zieht. Daß dieser Art die Gonapophysen fehlen, war schon GARMAN aufgefallen, doch hat er nur ein Exemplar daraufhin untersucht und daher dies ausdrücklich angegeben (b, p. 43/44). Da er nun tatsächlich ein subadultes Exemplar vor sich hatte, wie aus der Klammerlosigkeit des Gonopodiums hervorgeht (s. o.), so lag der Verdacht nahe, daß dieser Mangel nur ein Jugendfehler sei, zumal da alle Verwandten (*Gambusia*, *Heterandria*, *Pseudoxiphophorus*, *Poecilia*, *Mollienisia*, *Girardinus* sowie *Glaridichthys unnotatus* und *Glaridichthys januaris*) Gonapophysen besitzen und *G. decem-maculatus* fast alle genannten an Länge des Gonopodiums übertrifft, also erst recht einer Sicherung des Leibeshöhleninhalts gegen Druck und Zug, der ja stets sehr plötzlich erfolgenden Kontraktionen der das Copulationsorgan bedienenden Muskulatur bedarf.

Daran, daß eine solche Sicherung vorhanden sei, zweifelte ich keinen Augenblick. Da nun Gonapophysen fehlen, mußte sie ent-

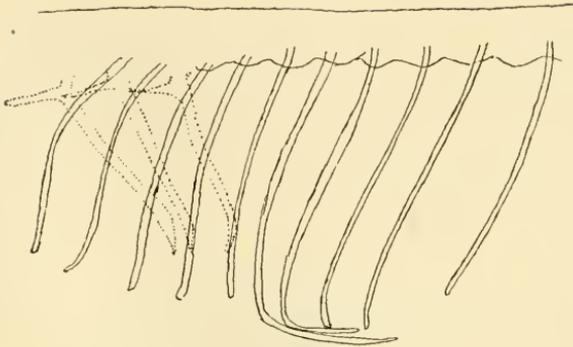


Fig. H.

Die letzten Rippen der rechten Seite und die ersten Subvertebralfortsätze von *G. januarius*-♂. 10:1.
Rippen ausgezogen, Subvertebralfortsätze punktiert.

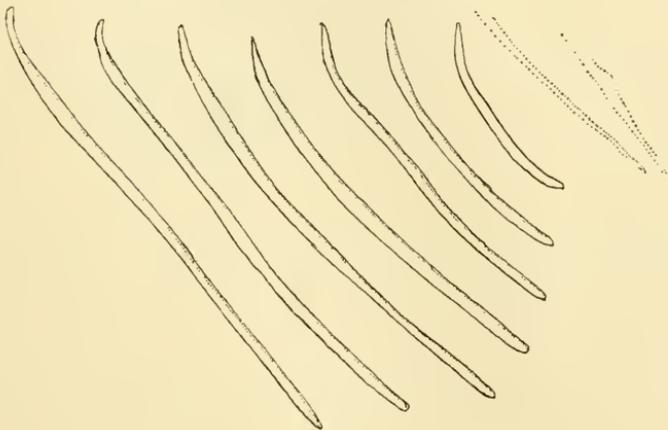


Fig. J.

Die letzten Rippen der linken Seite und die ersten Subvertebralfortsätze von *G. januarius*-♀. 10:1.

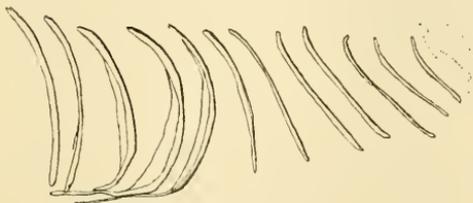


Fig. K.

Die letzten Rippen der linken Seite und die ersten Subvertebralfortsätze von *G. decem-maculatus*-♂. 10:1.

weder durch Skeletstücke *sui generis* oder aber durch die Rippen als den einzigen in der Nähe befindlichen Hartgebilden vollzogen werden. Das letztere erwies sich als tatsächlich richtig. Von diesem Befund bei *G. decem-maculatus* in rückgreifender Vergleichung *G. januarius* untersuchend, fand ich dann, daß auch bei dem Männchen dieser Art in Anfängen besteht, was ich bei der keine Gonapophysen besitzenden Species in so hoher Ausbildung vorfand. Während sonst die Rippen der Fische einen im großen und ganzen parallelen Verlauf zeigen, was auch für die Weibchen der beiden hier vorliegenden Arten zutrifft (Textfig. J), werden bei den Männchen die in der Nähe der Genitalöffnung bzw. der Basis des Gonopodiums endenden Rippen bei der allgemeinen Kopfwärtswanderung dieser Bauchgegend mit ergriffen, indem ihre freien Enden in geringerem oder höherem Grade kopfwärts weisen. Zu gleicher Zeit erfahren 2 oder 3 der dicht vor der Genitalöffnung sitzenden Rippen eine so bedeutende Verlängerung, daß sie die Partner der andern Seite beinahe in der Medianebene erreichen und unter den freien Enden der vor ihnen befindlichen Rippen ein nicht unbedeutendes Stück kopfwärts vorragen. Dabei liegen die Verlängerungen der aufeinanderfolgenden Rippen bis zur Berührung dicht aneinander (Textfig. H und K), so jedem von hinten, d. h. von der Gonopodiummuskulatur ausgehenden Zug eine ganz bedeutende Festigkeit entgegensetzend. Diese Widerstandsfähigkeit der Rippen ist nun, wie zu erwarten war, bei *G. decem-maculatus*, bei welcher Art sie ja nicht durch Gonapophysen in ihrer Arbeitsleistung unterstützt werden, bedeutend erhöht, und zwar dadurch, daß sie nicht nur, und in noch höherem Grade als bei *G. januarius* verlängert, sondern auch noch stark verbreitert sind, und zwar stets so, daß diese Verbreiterung den von vorn her offenen Bogen, den die Rippe durchläuft, mehr oder weniger ausfüllt. Wahrscheinlich geschieht dies durch teilweise Verknöcherung der die Rippen verbindenden Fascie; in ihrer Ausdehnung ist diese Neubildung bei verschiedenen Exemplaren bedeutenden Schwankungen unterworfen; wahrscheinlich nimmt sie mit dem Alter zu.

4. Kapitel.

Bau des weiblichen Genitaltracts.

Lage und äußere Erscheinung des weiblichen Genitaltracts sind bereits im 3. Kapitel im Zusammenhang mit dem allgemeinen Situs

viscerum beschrieben worden. Schnitte zeigen, daß der Ovarialsack in seiner ganzen Länge von einem in Weite und Gestalt je nach dem Entwicklungszustand der Eier bzw. Embryonen ungemein variierenden Lumen durchzogen wird, das, in der Medianebene gelegen, kopfwärts blind endigt und caudalwärts sich kontinuierlich in das des Oviducts fortsetzt (Textfig. L). Dorsal von seiner mittlern

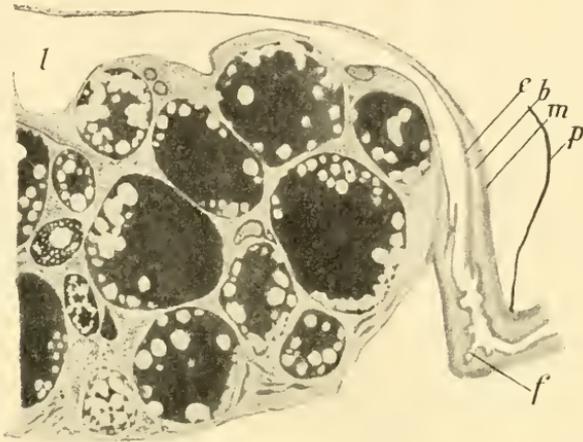


Fig. L.

Hintere Partie des Ovars mit Oviductansatz im Sagittalschnitt.

b Bindegewebsschicht, *c* Epithel, *f* Faltenbildungen, *m* Muscularis des Oviducts, *l* Lumen des Ovarialsacks, *p* Peritoneaum.

Partie findet keine Eibildung statt, während sie sonst ringsum vor sich geht. Aus diesem Umstand folgt die exzentrische Lage des Ovarialkanals, dessen Hauptmasse sich dicht unter der Dorsalfäche des Ovarialsacks hinzieht (Fig. 14. 15). Aus dieser sonst bei Teleosteen meines Wissens noch nicht beschriebenen Lage des Eierstockslumens erklärt sich auch der ungewöhnliche Ursprung des Oviducts in gleicher Höhe mit der Dorsalfäche des Eierstocks und nicht in der Verlängerung seiner Mittelachse. Von dem dorsalen Hauptkanal zieht sich das Lumen jederseits in Gestalt je eines lateral- und ventralwärts verlaufenden Schlitzes tief in die Maße des Eierstocks hinein. Diese beiden Schlitze bilden bei jungen Weibchen einen sehr stumpfen, bei ältern einen spitzen Winkel, indem hier mehr und mehr der ventrale Verlauf überwiegt. Bei jungen Weibchen sind sie weiter als bei alten, bei denen ihre Ränder oft bis zur Berührung genähert sind. Sie können mehrfach

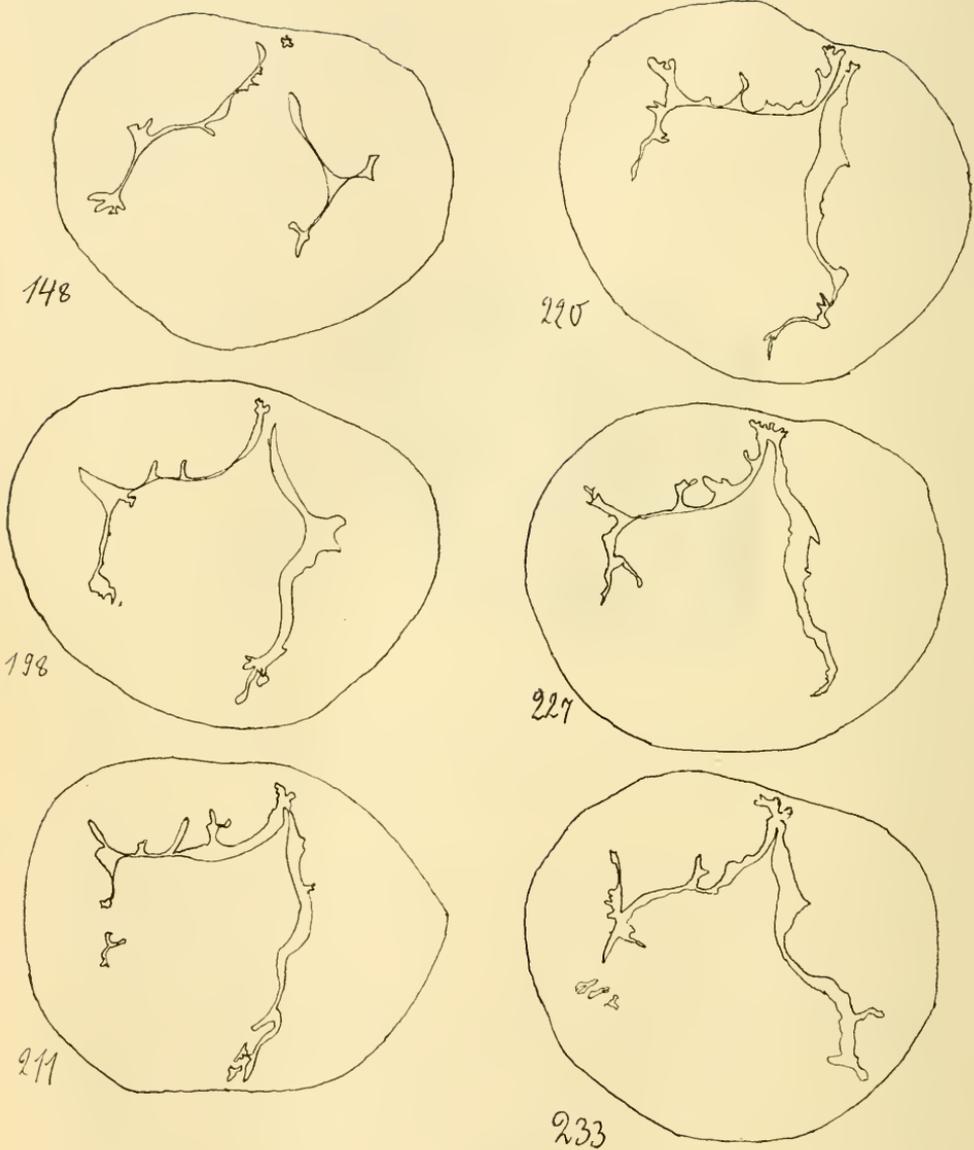


Fig. M.

Transversalschnitte durch den rostralen Teil des Ovarialsacks von *G. januaris*.

verästelt sein und zeigen sich durchaus nicht immer in symmetrischer Ausbildung. Je weiter man caudalwärts vorschreitet, um so mehr sieht man den medianen Hauptkanal überwiegen, während kopfwärts

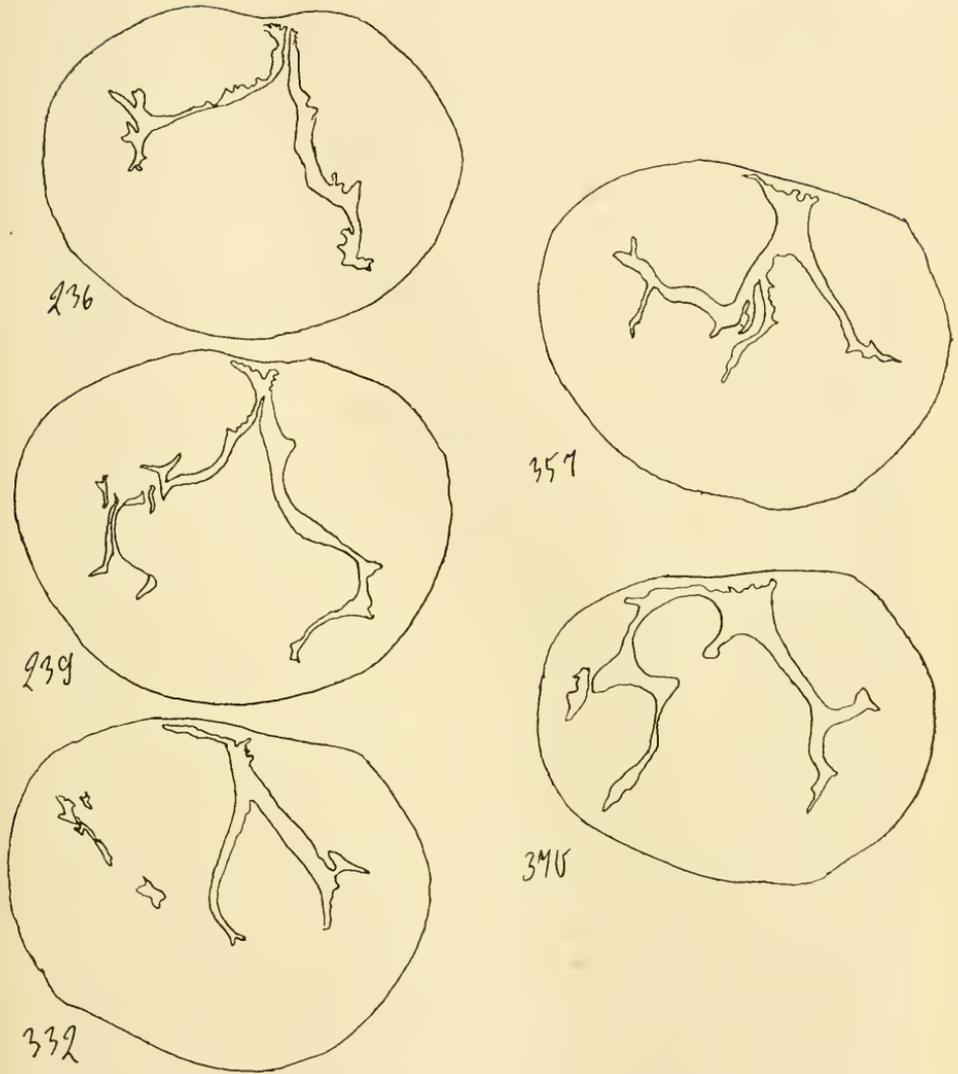


Fig. M.

Transversalschnitte durch den rostralen Teil des Ovarialsacks von *G. januarius*.

die Schenkel prävalieren, von denen erst einer und dann der andere, erst vorübergehend und dann dauernd (Textfig. M), von dem immer mehr sich verengenden Mittelteil sich ablösen, der eine halskrausen-

artig gefältelte Wand aufweist, welche Fältelung sich, zum mindesten in der Mitte der dorsalen Wand, durch die ganze Länge des Eierstocks erhält. An ihr findet sich, wie wir weiter unten sehen werden, ein von der übrigen Auskleidung des Lumens abweichendes, sehr ungewöhnlich entwickeltes Epithel. — Die Weite des Lumens ist, wie ich bereits erwähnte, großen Schwankungen ausgesetzt. Bei trächtigen Tieren ist es kaum sichtbar (Fig. 17), wohingegen es während der Geburt eine ungeheure Ausweitung erfährt (Fig. 18).

Die Masse des Ovarialsacks selbst besteht aus den üblichen drei Bestandteilen, dem das Lumen austapezierenden Epithel, dem bindegewebigen Stroma mitsamt den in ihren Follikeln sitzenden Eiern bzw. Embryonen und schließlich dem cölo-malen Plattenepithel als äußerem Überzug.

Das den Hohlraum des Eierstockes einfassende, einschichtige Epithel tritt im allgemeinen als kubisches (Fig. 40/41) bis cylindrisches (Fig. 42) Epithel auf, das an Stellen, die durch die darunter befindlichen Eier stark vorgewölbt sind, sich fast bis zum Plattenepithel verdünnt. Sowohl gegen das unter ihm befindliche Bindegewebe, dem es mit einer zarten Membrana propria aufsitzt, wie gegen das Lumen grenzt es mit glatten Konturen (Fig. 22, 24, 40, 41). Nur an einer Stelle findet sich fast immer eine Ausnahme von diesem glatten Verlauf des freien Randes, nämlich dort, wo dorsal vom Lumen das Stroma von Eiern frei bleibt und jene oben beschriebenen Fältelungen ins Lumen vortreibt. Hier nämlich zeigt bei Anwendung schwacher Vergrößerungen das Epithel einen eigenartig unscharfen Rand, eine Erscheinung, die, wie stärkere Systeme zeigen, daher rührt, daß von den hier kubischen Epithelzellen plasmatische Fortsätze frei ins Lumen hineinragen (Fig. 20, 21). Diese Fortsätze zeigen keinerlei bestimmte Gestalt; selten fehlend, mitunter nur kurz, können sie die Höhe ihrer Stammzelle um das Vierfache und noch mehr übertreffen, sie können breit, sie können spitz enden oder in der Mitte die größte Dicke aufweisen, sie können glatten Rand haben oder faserig verästelt sein, sie können vereinzelt bleiben oder auch mit Fortsätzen benachbarter oder gegenüberliegender Zellen anastomosieren. Kurz es handelt sich um die merkwürdige Erscheinung eines Pseudopodienepithels. Im rostralen Teile des Ovarialsacks, da, wo die seitlichen Schenkel des Lumens sich bereits von dem sehr eng gewordenen Mittelteil abgetrennt haben, ist dieser letztere ringsum mit diesem eigenartigen Epithel ausgefüttert, während es sich im übrigen Eierstock, wie bereits oben erwähnt, nur an der gefältelten

Dorsalwand findet. Daß es sich wirklich um ein Pseudopodienepithel handelt, folgt aber nicht nur aus der eigenartigen amöboiden Formwandlungsfähigkeit der Fortsätze, sondern auch aufs deutlichste aus ihrer Funktion, die in nichts anderm besteht, als der Beseitigung der überschüssigen, ins Ovarium eingedrungenen Spermien.

Die Spermien schwimmen im allgemeinen nicht frei im Hohlraum des Ovarialsacks herum, sondern finden sich fast stets derart angeordnet, daß sie mit dem Vorderende ihres Kopfteils gegen den Rand des Epithels anstoßen (Fig. 16, 19), während der geißelnde Schwanz meist schief ins Lumen hineinragt. Die Folge dieses Entlanggleitens an den Wänden ist naturgemäß eine ungemeine Anhäufung der Spermien in Aushöhlungen, blinden Divertikeln u. dgl., insbesondere in den weiter unten zu besprechenden Dellen. Alle diese Gebilde zeigen sich bei Weibchen, die mit Männchen zusammengehalten werden, oft geradezu vollgepfropft mit Spermien, deren Massen in gar keinem Verhältnis zu der geringen Zahl der zu befruchtenden Eier stehen, während es mir bei längere Zeit isoliert gehaltenen Weibchen fast niemals gelungen ist, Spermien im Ovar aufzufinden, eine Tatsache, von der ich bereits im 2. Kapitel gesprochen habe. Was ist aus der Unmenge von Spermien geworden? Die Antwort auf diese Frage ist bereits gegeben worden. Man kann alle Stadien der Umschließung der Spermien durch die pseudopodoiden Fortsätze der Epithelzellen finden, oft 6—10 Köpfe — die Schwanzfäden sind sehr bald unsichtbar — in einer einzigen Zelle, in deren vorgequollenem Plasma sie häufig in einer reihenweisen Anordnung liegen, die lebhaft an die sogenannte Geldrollenbildung der Erythrocyten im gerinnenden Blute erinnert. Bald sind sie von einer hellen Zone umsäumt, dem ersten Anfang einer richtigen Nährvacuole. Diese nimmt stark an Größe zu: ihr Durchmesser kann die Breite der zugehörigen Epithelzelle übertreffen, so daß die Pseudopodoidfortsätze der Nachbarzellen zur Seite gedrängt werden. In dem Maße, als sie größer und schärfer begrenzt wird, wird der sichtbare Rest des Spermienkopfes kleiner, um schließlich ganz zu verschwinden. Fig. 20 zeigt dicht beieinander 3 Nährvacuolen mit den Resten je eines Spermiums, Fig. 21 eine solche am Ende ihrer verdauenden Tätigkeit. Was wird nun aus dem Inhalt der Vacuole? Zwei Möglichkeiten liegen vor: entweder könnte er unter allmählicher Verkleinerung ihres Umfanges resorbiert, oder er könnte durch Platzen der Vacuole ins Lumen entleert werden. Träfe das erstere zu, würde der Inhalt der Vacuole nach vollendeter Verdauung

des Spermiums resorbiert, so müßte diese, frei von festen Spermienbestandteilen, allmählich immer kleiner und schließlich völlig unsichtbar werden. Nun findet man zwar kleine Vacuolen, aber sie alle enthalten Reste des Spermienkopfes und zwar um so umfangreichere, je kleiner sie sind; kleine Vacuolen frei von solchen findet man niemals, d. h. nur am Beginn, nicht am Ende ihrer Tätigkeit sind die Vacuolen klein, eine Resorption ihres Inhalts kann demnach nicht stattfinden, dieser muß also durch Platzen des ganzen Gebildes entleert werden. — Während aller Formwandlungen, die das Plasma der Zellen des Pseudopodienepithels darbietet, bleibt der Kern unverändert, sowohl was seine Gestalt, als was seine Lage anbetrifft, mag das Plasma auch noch so weit vorquellen. — Ich sagte oben, daß man das Epithel am Dache des Lumens, zum mindesten soweit es an den Fältelungen aufsitzt, immer im Zustande des Pseudopodienepithels antrifft, eine Tatsache, die, selbstverständlich unabhängig von der Art der angewandten Fixierung, schon bei Weibchen, deren Genitaltract noch nicht nach außen durchgebrochen ist, aufs deutlichste sich demonstrieren läßt, hier natürlich, ohne daß man Vacuolen vorfindet. Außerdem kann gelegentlich auch an andern Stellen das Epithel unter dem von den Spermien ausgeübten Druckreiz zur Bildung der Pseudopodien etc. veranlaßt werden, wenigstens habe ich es bei einem Weibchen auf einen Teil der medianen Wand eines der vom Hauptlumen ausgehenden lateralen Schenkel in diesem Zustande gefunden. — Die schönsten Bilder zur Demonstration dieser intracellulären Verdauung der Spermien durch die Zellen des Pseudopodienepithels habe ich mit Hilfe der VAN GIESON'schen Färbung erzielt, bei deren Anwendung der Kern der Epithelzelle in seiner lichtbläulichen Tönung scharf mit dem intensiv dunkelblau, fast schwarz tingierten Spermienkopfstrest kontrastiert, welche beide sich gleichdeutlich von dem gelb gefärbten Plasma abheben.

Bei der weitaus überwiegenden Mehrzahl der Teleosteer gelangen die Spermien gar nicht in das Innere der weiblichen Genitalwege, da die Eier erst nach dem Ablachen befruchtet werden; was bei den wenigen lebendgebärenden Arten aus den überschüssigen Spermien wird, wissen wir sonst nur noch bei einer einzigen Art, dem bereits öfter erwähnten, von EIGENMANN (c) untersuchten *Cymatogaster aggregatus*. Die Art und Weise ihrer Beseitigung ist hier, was bei der weit von den Cyprinodontiden entfernten Stellung der Embiotociden nicht weiter verwunderlich ist, eine gänzlich andere, wenn auch nicht minder eigentümliche: „Those spermatozoa not

utilised in fertilization remain in the ovary for several weeks. . . . They are finally eaten by the larvae when the digestive tract of the latter has been sufficiently developed.“ Das ist hier möglich, weil sich die Embryonen frei im Lumen des Ovars befinden, während sie bei *Glaridichthys* bis zu ihrer Geburt in ihrem Follikel eingeschlossen bleiben.

Beim Durchmustern der Schnitte mit schwächeren Systemen erblickt man hier und da zerstreut, aber gar nicht selten, hellere Stellen, die sich bei Anwendung stärkerer Vergrößerungen als Zellen entpuppen, die sich nicht nur durch geringere Färbbarkeit, sondern auch durch größeres Volumen auszeichnen (Textfig. N), so daß sie die benachbarten Zellen zwingen, sich ihrer Form anzuschmiegen. Eine deutliche Grenze zwischen Kern und Plasma fehlt ihnen, das Chromatin zeigt sich zu einem intensiv gefärbten kugligen Klumpen mit zackigen Vorsprüngen zusammengeballt. Zwischen diesen und gewöhnlichen Epithelzellen finden sich alle Übergänge in Größe, Gestalt und Färbbarkeit, so daß kein Zweifel bestehen kann, daß sie durch Umbildung jener entstehen. Wie stark der Farbenkontrast bei einer gewissen Größe sein kann, zeigt Photogramm Fig. 24 von einem Schnitte, der so glücklich verläuft, daß er zwischen seine beiden Flächen gerade eine derartige Zelle ohne darauf oder darunter liegende, das Bild im wahrsten Sinne des Wortes verdunkelnde gewöhnliche Epithelzelle faßt. Dieses Photogramm zeigt noch eine

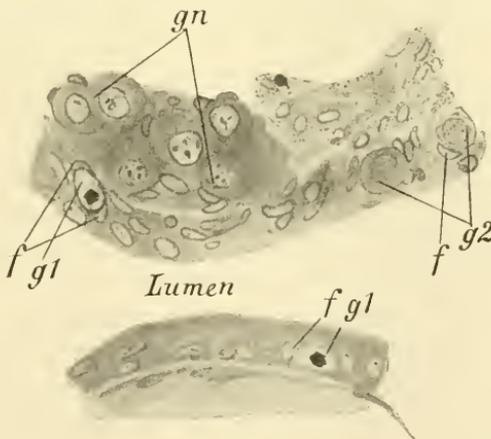


Fig. N.

Aus einem Transversalschnitt durch ein Ovar von *G. januaris*. 810:1.
g1 kleinere, *g2* größere Genitalzellen im Epithel. *gn* Genitalzellennest unterhalb des Epithels. *f* Follikelzellen.

Eigenschaft dieser Zellen sehr deutlich, die aber auch in Textfig. N zutage tritt, nämlich die, daß mit ihrer Volumvermehrung und der Annahme einer mehr oder minder deutlich ausgeprägten Kugelgestalt eine Verkürzung der Höhe Hand in Hand geht. Sie ziehen sich vom freien Rande des Epithels zurück und erreichen ihn auch bei der spätern Größenzunahme niemals wieder (Fig. 42). In diesem Punkte ist IHERING's (a) fig. 5, die die gleichen Zellen darstellen soll, unrichtig. — In diesen Zellen handelt es sich um nichts anderes als Urgeschlechtszellen, die also hier ganz zweifellos de novo aus gewöhnlichen Epithelzellen des Ovariallumens hervorgehen, das ja bekanntlich bei Teleostern einen abgeschnürten Teil des Cöloms darstellt.

Die Umbildung von Genital- zu Cölomzellen ist ein zu fundamental wichtiger Punkt, als daß ich nicht noch einige Worte darüber sagen müßte. NUSSBAUM hatte aus seinen Untersuchungen an Batrachiern und Teleostern geschlossen (p. 111), daß „der embryonale Zustand der Geschlechtszellen es sicher macht, daß sie nicht von solchen Geschlechtszellen abstammen, die schon den embryonalen Charakter abgelegt und vielleicht schon irgend welche Gewebsformation gebildet haben.“ Geschlechts- und Somazellen (p. 112) „und ihre Abkömmlinge vermehren sich . . . durchaus unabhängig voneinander, sodass die Geschlechtszellen an dem Aufbau der Gewebe des Individuums keinen Anteil haben, und aus dem Zellenmaterial des Individuums keine einzige Samen- und Eizelle hervorgeht.“ Soweit Untersuchungen an Teleosteergonaden angestellt worden sind, haben sich die meisten Autoren NUSSBAUM angeschlossen; sie sind, wie FELIX (p. 649) sagt, „zu der Ansicht gelangt, dass nachgebildete Genitalzellen nur aus den primären Genitalzellen hervorgehen können, sie leugnen eine Abstammung derselben vom Coelomepithel.“ Immerhin gibt es doch einige wenige Forscher, die an dem Dogma rütteln. Es sind dies BROCK, v. IHERING, HOFFMANN, STUHLMANN, WALLACE und BÖHL. Für BROCK war es nach seinen Untersuchungen an Muränoiden (p. 476) „Thatsache, dass bei den Teleostiern . . . unzweifelhafte Einwanderungen von Geschlechtszellen aus dem Keimepithel in das Stroma stattfinden.“ v. IHERING konnte bei *Glavidichthys januarius* (a, p. 476) „deutlich verfolgen, wie die Eier im Innern des Ovariums vom Keimepithel ihren Ursprung nehmen“. HOFFMANN schreibt, auf den Lachs bezüglich (p. 629): „Auf zweierlei Wegen vermehren sich nun die Eier, nämlich durch Theilung und Umbildung neuer bevorzugter Peritonealzellen in Ur-

eier.“ Für *Zoarces viviparus* hat STUHLMANN angegeben, daß sich im Ovarium erwachsener Tiere die Eier (p. 17) „in ganz gleicher Weise wie beim Foetus aus der inneren Epithellage“ bilden. Besonders eingehend erörtert WALLACE die Neuentstehung von Genitalzellen, indem er Befunde an *Zoarces viviparus* beschreibt, die aufs Vollkommenste mit dem übereinstimmen, was ich oben für *Glaridichthys* berichtet habe. Er schreibt (p. 170): „In post-embryonic ovaries of *Zoarces* oogonia are found either singly in the epithelium or collected into ‘nests’ just below the epithelium.“ „Where oogonia occur singly, they are always found in the epithelium intercalated between the ordinary cells of this layer. At this stage the sex cells do not differ, so far as could be made out, from the epithelial cells, except in being slightly larger and rounded. The fact that the youngest sex cells (oogonia) when they occur singly, are never or rarely found anywhere but in the epithelium appears significant. On the hypothesis that the sex cells are formed once for all in the embryo, and never de novo in the ovary, one would expect occasionally to find single oogonia in the subjacent stroma, since, if these special cells are simply stored up in the ovary, there is no apparent reason, why they should always be confined to the epithelium.“ — Am schlagendsten hat BÖHI durch geduldige exakte Zählungen der Genitalzellen an Lachsen von ihrem ersten Auftreten bis zu ihrem Verhalten bei mehrere Monate alten Tieren nachgewiesen, daß bei ihnen plötzlich beim etwa 3 Monate alten Tier eine lebhaftere Neubildung von Geschlechtszellen erfolgt, und zwar durch Umbildung der Zellen des die Gonade überziehenden Cölomepithels (p. 378). „Es gelingt aus allen Serien dieses Zeitabschnitts, Uebergänge zwischen einfach vergrößerten Coelom- und Genitalzellen aufzufinden. . . . Meist finden sie sich in größerer Zahl beisammen. Ihr Auftreten scheint jedoch nur ein ephemeres zu sein und vermochte ich sie in der Genitalfalte eines jungen Lachses vom 227. Tage nicht mehr in der beschriebenen Weise nachzuweisen.“ Sehr richtig bemerkt FELIX (p. 650), daß die Tatsache des zeitlich eng begrenzten Auftretens dieser Neubildungen von Genital- aus Cölomzellen „ohne weiteres die zahlreichen negativen Befunde erklärt.“ Wahrscheinlich findet eine solche Neubildung auch bei anderen und bei erwachsenen Fischen statt, entsprechend dem einmaligen jährlichen Abbläuen möglicherweise nur einmal jährlich, so daß, wenn man nicht gerade diesen Zeitpunkt erwischt, man nichts von ihr wahrnimmt. Daß diese Neubildung gerade bei *Glaridichthys* so häufig ist, daß sie bei

Untersuchung nur einiger weniger Ovarien kaum übersehen werden kann, schreibe ich dem Umstande zu, daß er anders als alle bisher hinsichtlich des Ovars histologisch untersuchten Fische nicht nur einmal jährlich laicht, sondern alle 4—6 Wochen innerhalb eines 7—8monatigen Zeitraums. Demgemäß muß bei ihm auch ein viel häufigerer Nachschub in der Bildung von Genitalzellen stattfinden. Meine eignen Untersuchungen und die der oben zitierten Autoren geben mir das Recht, mich mit allem Nachdruck FELIX (p. 649/650) anzuschließen in dem Satze, daß ein Teil der nachgebildeten Genitalzellen unzweifelhaft aus dem Cölomepithel, bzw. bei Teleosteen mit einem Ovarialkanal aus seinem Abkömmling; eben dem diesen Kanal auskleidenden Epithel, entsteht.

Die aus Epithelzellen neu entstehenden Genitalzellen zwingen durch den mit ihrer Volumzunahme verbundenen, auf die Nachbarzellen ausgeübten Druck diese, sich ihrer Form anzuschmiegen (Textfig. N, Fig. 42f). Genau wie BÖHM (p. 377) es beim jungen Lachs schildert, sind „zwar . . . die Konturen des Protoplasmas nicht deutlich erkennbar, dagegen sieht man, wie sich die . . . Kerne eng an die Genitalzellen oder Genitalzellgruppen anzuschmiegen und anzupassen suchen,“ so den Grund zur Bildung des Follikels legend. „Aus dieser Darstellung geht hervor, dass die Follikelzellen keine histologisch umgewandelten Coelomzellen repräsentieren, sondern durch Druck veränderte Zellen.“ Beide, Eizellen und Follikelzellen, in ihrer endgültigen Gestalt so verschieden, gehen aus voneinander ununterscheidbaren Elementen, den das Ovariallumen auskleidenden Epithelzellen hervor. Eine Entstehung von Follikelzellen aus der Eizelle findet nicht statt.

Bei weiterer Größenzunahme (Textfig. N, Fig. 42) erhalten die Genitalzellen ein etwas anderes Aussehen. Sie werden rein kuglig, haben einen ungemein großen, deutlich vom Plasma abgegrenzten Kern mit ziemlich gleichmäßig verteiltem Chromatingerüst, in dem fast immer ein großer Nucleolus von glatter Kontur und bei weitem nicht der intensiven Färbung, die der kuglige, aufgerauhte Chromatinklumpen in den kleinern Zellen darbietet, auftritt. Diese kleinern Zellen scheinen ihrem ganzen Aussehen nach in Vorbereitung zur Mitose begriffen zu sein. Damit würde gut übereinstimmen, daß man die im Ruhezustand befindlichen größern Zellen mitunter zu 2 nebeneinanderliegend findet, und zwar entweder in gleicher Höhe (Fig. 42) oder aber so, daß die eine von ihnen, während eine Vor-

wölbung gegen das Lumen zu niemals vorkommt, in das bindegewebige Stroma hineinragt.

Dieses Bindegewebe tritt in 2 Varietäten auf. Unter dem Epithel befindet sich, rings das Lumen umkränzend, eine dünne Schicht eines sehr zarten, ungemein feinmaschigen und viele Kerne aufweisenden Gewebes (Fig. 22a), in dem dicht unter dem Epithel zahllose feinste Blutgefäße dicht beieinander verlaufen (letztere in der Abbildung noch nicht erkennbar). Es tritt in sehr wechselnder Ausdehnung auf und kann selbst ganz fehlen. Bald mehr bald minder deutlich setzt sich von ihm die Masse des übrigen Stromas ab (Fig. 22b), aus äußerst grobsträhnigen Bindegewebsbalken bestehend, die große Lymphlücken zwischen sich lassen. Hier findet die weitere Entwicklung der Eier statt.

„When we do find oogonia in the stroma they are aggregated into roundish balls, ‘nests’, . . . of cells, in direct connection with the epithelium. From their compact rounded form the balls of oogonia have evidently been produced by the repeated division of a single mother cell. Further, the mother cell must have been situated in or just under the epithelium. One may, in fact, find all stages, from a single oogonium dividing into two whilst in the epithelium, to subepithelial collections of such, the ‘nests’ just mentioned.“ Diese von WALLACE (p. 171) gegebene Beschreibung seiner Befunde an *Zoarces* paßt so vollkommen für das, was ich bei *Glaridichthys* gesehen habe, daß ich es unmöglich besser schildern konnte, als indem ich die Worte des englischen Autors hierhersetzte. Textfig. N zeigt ein solches direkt unter dem Epithel liegendes Nest, undentlich ist ein solches auch in Fig. 24 zu sehen. — Die Cytologie des Ovarialeies im einzelnen zu verfolgen, hatte ich mir nicht zur Aufgabe gestellt, würde sie doch den Rahmen dieser Arbeit bei weitem überschreiten. Nur auf wenige besonders markante Punkte möchte ich noch die Aufmerksamkeit lenken.

Bei dem weitem Größenwachstum des Eies treten die üblichen Einschlüsse in der üblichen Reihenfolge auf, erst die Ölkugeln, die eine beträchtliche Größe erzielen, sich aber nicht zu einer einzigen vereinigen und im Schnitt, der ja immer durch Alkohol und Xylol ausgelaugt ist, als Löcher imponieren, und dann der Dotter, der lange Zeit, bis das Ei seine volle Größe erreicht hat, den äußersten Rand des Eies frei läßt (Fig. 43). Auffällig ist, wenn ein Paradoxon gestattet ist, daß bei dieser gesamten Entwicklung gar nichts Auffälliges sich zeigt. Es findet, was man doch von vornherein zu er-

warten geneigt ist. keinerlei Verminderung der Reservestoffe und damit auch keine Größenabnahme des Eies im Vergleich zu oviparen Teleosteen statt. Das Nährmaterial in ihm ist so reichlich bemessen, daß es während der Entwicklung im Ei nicht verbraucht wird und noch beim neugeborenen Tier die gesamte Leibeshöhle prall anfüllt, meist derart, daß es den Bauch dick vortreibt. Mit dieser Fülle von Nährstoffen im Ei hängt es zusammen, daß wir keinerlei akzessorische Ernährungsvorrichtungen auftreten sehen, wie sie sich bei andern viviparen Teleosteerfamilien und auch schon bei dem Genus *Anableps* in derselben Familie finden, Einrichtungen, auf die ich noch kurz zurückkommen werde.

Bemerkt man somit an dem Zellkörper des Eies nichts, was darauf hindeutete, daß es einem viviparen Tier angehört, so ändert sich das Bild schon, sobald wir die Eihüllen betrachten. Die oviparen Mitglieder dieser Familie haben dicke Eischalen, die sogar mit großen Filamentfortsätzen versehen sein können. RYDER (c) fand sie bei *Fundulus heteroclitus*, bei dieser Art und *F. diaphanus* hat EIGENMANN (a) ihre Entstehung verfolgt, und LEPORI tat das gleiche bei *Lebias calaritana*. Drückt man „l'addome di una lebias che abbia le uova già mature, le quali se vedramo uscire dal poro genitale unite in forma di grappolo o di rosario per mezzo di fili arriciati“ (p. 486). Im Gegensatz zu dieser starken Entwicklung der Eischalen bei den oviparen Cyprinodontiden-Formen zeigt *Glaridichthys* ein absolutes Fehlen derselben. Kein Zonoidlager, keine Zona radiata, kurz keine Spur von irgend etwas, was man als Eihülle bezeichnen könnte; vollständig nackt liegt das Ei in seinem Follikel, eine Tatsache, die schon v. IHERING auffiel (p. 474). Auch von *Gambusia* gibt RYDER (b, p. 145) an und hebt es durch Kursivdruck hervor, daß „there is no trace whatever in the egg follicles of *Gambusia* of an independent egg membrane“. Ein Schutz des Eies gegen äußere Unbilden ist hier ja auch nicht nötig. Dagegen macht sich selbstverständlich ein lebhaftes Sauerstoffdiffusions-Bedürfnis geltend, dem Genüge zu tun durch dicke Eihüllen nicht erleichtert werden würde. Auch wird das Eindringen des Spermatozoons in das Ei selbstverständlich bei Fehlen einer Eihülle bedeutend erleichtert; denn im Follikel wird das Ei befruchtet, im Follikel vollendet der Embryo seine gesamte Entwicklung (Fig. 17), und erst unmittelbar vor der Geburt gelangt er in das Lumen des Ovars.

Ich sagte eben, daß das Ei der Hüllen entbehre. Nicht so der Embryo. Ihn umgibt eine winzig dünne, vollständig strukturlose,

kernfreie, fast unfärbbare Membran, die sehr leicht übersehen wird. In Fig. 17 wird sie an einer kurzen Stelle, an der das Epithel des Ovariallumens im Schnitt ausgefallen ist, deutlich sichtbar. Ich glaube, daß es sich in diesem kern- und strukturlosen Gebilde um die nach dem Eindringen des Spermatozoons abgeschiedene Eihaut handelt. So dünn sie ist, besitzt sie doch eine ziemliche Festigkeit. Man kann den Embryo, der zusammengerollt in ihr liegt, mitsamt dieser Hülle, ohne sie zu verletzen, unter physiologischer Kochsalzlösung aus dem Follikel herauspräparieren. Natürlich gehört Geduld und Übung dazu. Auch zerreißt sie nicht bei der Ausstoßung des Embryos aus dem Follikel in das Ovariallumen, wie Schnitte durch ein gebärendes Weibchen zeigen (Fig. 18c). Daher kommt es, daß der Embryo immer noch seine zusammengerollte Stellung beibehält, wenn er in den Eileiter gelangt, worauf ich bereits im 2. Kapitel hingewiesen habe (Fig. 11). Erst in der drangvoll fürchterlichen Enge des Oviducts zerreißt die Hülle, denn das Junge kommt stets frei zur Welt.

Das Fehlen aller Eihüllen — denn die abgehobene Dotterhaut ist kein Äquivalent dessen, was man sonst mit diesem Namen bezeichnet — hat MARK bereits vorausgeahnt. Er bemerkt gelegentlich der Besprechung der Eihüllen der Teleosteer (p. 67): „Besides the wall of the follicle with its epithelium, the granulosa, there is perhaps only one investment of the egg, which is universally present, the zona radiata, and even this may be wanting, or at least wholly disappear in the case of certain viviparous fishes.“

Im Verlauf der Embryonalentwicklung dehnt sich die Eihaut nicht unbeträchtlich aus, so daß sie sich vielfach frei von dem Embryo abhebt, der in keiner Weise mit ihr zusammenhängt oder an ihr befestigt ist. Den von ihm freigelassenen Raum erfüllt eine lymphoide, wasserklare Flüssigkeit, aus der sich beim Fixieren mitunter minimale Mengen von Gerinnsel niederschlagen. Ganz andere Verhältnisse in dieser Hinsicht fand GARMAN (b, p. 72—75) bei *Anableps*. Hier wird der Dottervorrat lange Zeit vor der Geburt erschöpft, doch wird darum der Dottersack nicht zurückgebildet. Vielmehr zeigen sich auf ihm zahlreiche Papillen, die dem Verlauf der Dottersackblutgefäße gemäß in Reihen angeordnet sind. Die naheliegende Vermutung, daß wir es hier mit den Anfängen einer Dottersackplacenta entspricht, erweist sich aber als irrig. Die Papillen passen nicht etwa in entsprechende Vertiefungen der Um-

gebung, denn „few if any of them come in contact with the investing membrane . . . The embryo has freedom of movement, it is not attached to the egg coverings“. Die Aufgabe der Papillen besteht vielmehr darin, das im Ei aufgestapelte, akzessorische Nährmaterial zu absorbieren, das (am Spiritusmaterial?) in Gestalt großer Eiweißklumpen dem Embryo aufsitzt, deren Masse sich konform dem Wachstum des Fötus vermindert. Von alledem findet sich noch keine Spur bei *Glaridichthys*, der ja auch hinsichtlich der Bildung des Gonopodiums eine viel niedrigere Stufe einnimmt als *Anableps*, bei welchem Genus das Vas deferens auf der Vorderkante des Copulationsorgans bis zur distalen Spitze entlang läuft, so daß bei der Begattung eine direkte Berührung der Genitalöffnungen beider Geschlechter stattfinden kann. Ganz wie *Glaridichthys* verhalten sich *Poecilia* und *Gambusia*, wie aus DUVERNOY'S (a, p. 333, 335) und RYDER'S (b, p. 147/148 und p. 154) Angaben hervorgeht.

Dem Ei bzw. der abgehobenen Eihülle liegt unmittelbar das Follikelepithel auf, dessen Ursprung bereits oben abgehandelt wurde. Solange das Eiplasma noch von Einschlüssen frei ist, zeigt es sich als ganz dünner Überzug, gewissermaßen als Plattenepithel, in dem die Kerne als Verdickungen auffallen. Mit dem Auftreten der ersten Ölkugeln ändert es seinen Charakter; es wird höher, seine Kerne erhalten einen eigenartig unscharfen, verwaschenen Umriß, und es ist sehr schwer, stellenweise unmöglich, die Grenze zwischen ihm und der Eioberfläche zu bestimmen (Fig. 48), um so schwieriger, als es vielfach Vorsprünge ins Ei hineinsendet, die auf Schnitten (s. auch Fig. 25) wie Papillen aussehen. Genauere Serienbetrachtung zeigt aber, daß diese Vorsprünge die Form lang hinstreichender Falten haben, die in das Ei hineinhängen; vielfach, namentlich mit der weitem Größenzunahme der Eier, treten sie in größerer Anzahl auf, parallel nebeneinander gleich Ackerfurchen auf einem Teil der Eifläche hinziehend. Sie finden sich immer nur an einem Teil des Eiumfanges. Den extremsten Fall einer solchen Falte habe ich in Fig. 48 abgebildet. Wenn man die unscharfe Grenze des freien Randes dieser Falte betrachtet und die augenfällige Körnchenströmung, die von ihr ausgeht, und dann die Gleichzeitigkeit ihres ersten Auftretens mit dem der ersten Einschlüsse im Eiplasma in Betracht zieht, so wird man unweigerlich zu der Annahme gedrängt, daß dem Follikelepithel nutritorische Funktion zukommt. — Bei weiterem Wachstum des Eies zeigt sich wieder eine scharfe Grenzlinie zwischen ihm und dem Follikelepithel (Fig. 43, 47), ver-

anlaßt durch die Ausbildung einer deutlichen Membran; ihre intensive Färbung mit Orcein (Fig. 25) zeigt, daß sie aus elastischer Substanz besteht. Auch die Falten verstreichen allmählich und sind mit Beginn der Dotterbildung verschwunden. Nur kurz vor diesem Punkt habe ich Mitosen im Follikel gefunden und auch dann nicht oft. Sind sie aber vorhanden, dann treten sie gleich in großer Anzahl auf. So wird es verständlich, daß das Epithel trotz der durch den Druck des Eies erfahrenen Dehnung an Dicke eher zu- als abnimmt und oft geradezu kubisch erscheint, welche Form es im allgemeinen bis ziemlich zur Befruchtung des Eies beibehält. Zugleich beginnen sich weite Intercellularlücken auszubilden, die speziell im Flächenschnitt (Fig. 44) ganz außerordentlich auffallen. Eine Parallele hierzu habe ich nirgends erwähnt gefunden. Bei der Besprechung der Befruchtung des Eies komme ich auf sie zurück. Im Flächenschnitt tritt auch sehr deutlich die polygonale Gestalt der Zellen zutage.

Der Follikel wird von einer dünnen Bindegewebshülle umgeben, der Theca folliculi (Fig. 46, 47, 49 *th*), die nur den kleinsten Eiern fehlt. In ihr verlaufen zahlreiche, das Ei umspinnende Capillaren. Außen wird sie von der Lymphe umspült.

Wenn man die Figg. 14 und 15 oder Textfig. L betrachtet, erhält man den Eindruck, als ob das gesamte Stroma des Eierstocks regellos mit Eiern erfüllt sei; als einziger ordnender Punkt tritt der hervor, daß die kleinsten dem Lumen am nächsten, die größten von ihm abgerückt und dicht an der Peripherie gelagert erscheinen. So wird es auch von v. IHERING angegeben (a, p. 474). Die Schwierigkeit, mir auszudenken, wie bei dieser unpraktischen Anordnung die Befruchtung der Eier möglich sein sollte und wie die zu gebärenden Jungen in die Lichtung des Eierstocks gelangen könnten, veranlaßte mich, wieder einmal den zwar langweiligen, aber untrüglichen Weg der Serienbetrachtung zu betreten. Ich hatte es nicht zu bereuen. Er zeigte mir, daß zwar, wie v. IHERING will, die größten Eier der Peripherie des Ovars am meisten nahe kommen, daß sie sich aber keineswegs weiter vom Lumen entfernen, sondern bei ihrem großen Durchmesser das den Ovarialkanal auskleidende Epithel, ihren Mutterboden, ausnahmslos erreichen; sei es auch nur an einer Verästelung der vom Hauptlumen ausgehenden lateral-ventral gerichteten Schlitze; aber sie erreichen es. Und unter dem Einfluß dieser Nähe des Eies tritt eine eigenartige Bildung im Epithel auf, die Delle.

Diese Bezeichnung stammt von STUHLMANN (p. 75). Er fand, daß im Ovar von *Zoarces* jedes Ei in einer in die Eierstockslichtung hineinragenden Zotte enthalten ist, deren Oberfläche von dem das Ovariallumen auskleidenden Epithel überzogen wird. An dem distalen Pole der Zotte berührt das in seinem Follikel ruhende Ei von innen her das Epithel, und an dieser Berührungsstelle findet eine kleine kreisförmige Eintiefung der Zottenoberfläche statt, der er den Namen „Delle“ gibt. „Diese dünne Stelle ist es ohne Zweifel, an welcher die Eihüllen aufreißen und das Ei ausgestoßen wird.“

Eine ganz ebenso beschaffene Delle bildet das Epithel auch bei *Glaridichthys* über jedem Ei, nur daß sie, da hier keine Zottenbildung stattfindet, au niveau der Wandbegrenzung des Lumens liegt. Sie findet sich bereits über ganz jungen Eiern, die noch nicht einmal Ölkugeln, geschweige denn Dotter enthalten. In dem Maße, wie das Ei größer wird und der Peripherie des Eierstocks zustrebt, vertieft sich die Delle. Bei den mehr dorsalliegenden und daher dicht am Hauptlumen verbleibenden Eiern kann diese Vertiefung ziemlich gering bleiben (Fig. 14), so daß die Lichtung der Delle in der Form etwa von einem der runden, beim Damenbrettspiel benutzten Steine gleichkommt. Im allgemeinen aber ist die Vertiefung viel bedeutender, so daß die Tiefenausdehnung den Durchmesser der Delle mehrfach übertreffen kann (Fig. 46, 48). Zugleich mit der zunehmenden Vertiefung tritt eine zweifache Weiterbildung auf. Die eine davon besteht darin, daß die Wand der Delle nicht glatt bleibt, sondern unregelmäßige Längsleisten vorspringen läßt, so daß ihr kreisförmiger Querschnitt einem solchen von der Gestalt eines vielzackigen Sternes Platz macht (Textfig. O). Eine Folge dieser eigenartigen Relieferung ist, daß fast stets das Wandepithel der Delle auf Schnitten mehrschichtig erscheint, während es in Wahrheit nur einschichtig ist. Auf Transversalschnitten durch den Eierstock trifft man die Dellen fast nie quer, desto häufiger aber geschieht dies auf Sagittalschnitten, denen die überall auftauchenden, ungemein auffälligen, vielzackigen Sterne ein äußerst eigenartiges, höchst charakteristisches Gepräge geben. Die fernere Weiterbildung der Form der Delle findet an ihrem Grunde statt. Hier, dicht über dem Ei, erfährt der Durchmesser der Delle, der sonst durch ihre ganze Tiefe unverändert bleibt, plötzlich eine rapide Größenzunahme bis zum Doppelten und mehr des Ursprünglichen (Fig. 46, Textfig. P u. Q). Während die Seitenwand der

Fig. O.

Querschnitt durch eine Delle.

460 : 1.

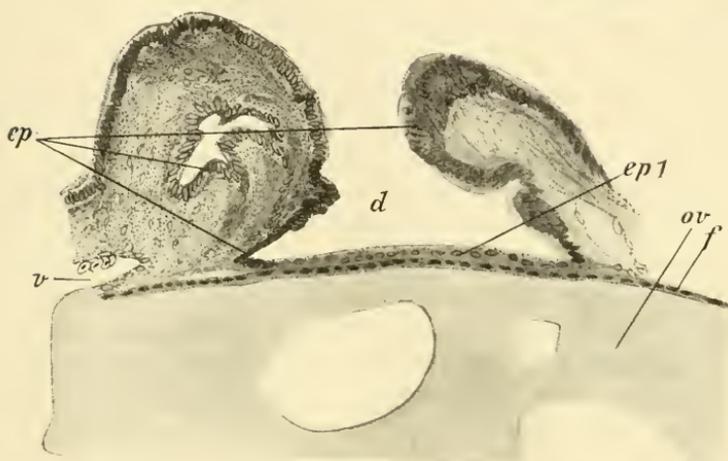
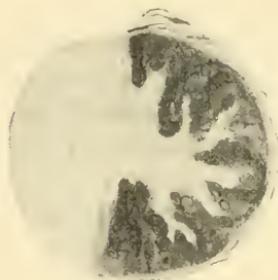


Fig. P. Delle. 200 : 1.

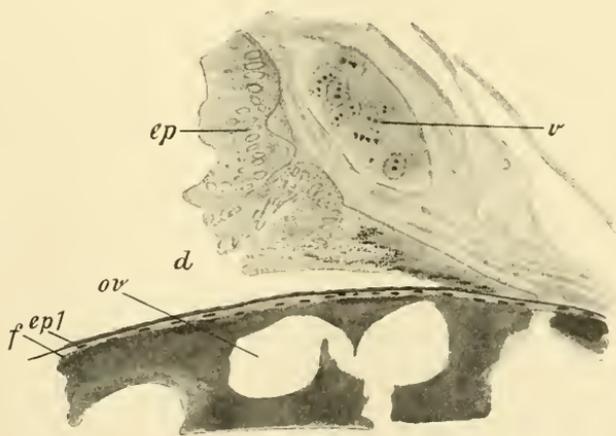
d Lumen der Delle. *ep* Epithel. *ep1* Epithel am Grunde der Delle.
f Follikelepithel. *ov* Ei vom Blutgefäß.

Fig. Q.

Delle, etwas vorge-
 schritteneres Stadium
 als Fig. P.

200 : 1.

Bezeichnungen
 wie Fig. P.



Delle während der ganzen Dauer ihres Bestandes mit unverändert bleibendem, ziemlich hohem Epithel ausgekleidet ist, flacht es sich am Grunde, wo es konzentrisch zu der darunter liegenden Ei- bzw. Follikelfläche verläuft, mehr und mehr ab, bis es schließlich (Textfig. Q) fast zum Plattenepithel herabgesunken ist, während es bei jungen Eiern oft noch zottenförmig in die Lichtung der Delle hineinragt (Fig. 48).

Ich habe bereits oben auseinandergesetzt, daß sich die Spermien bei ihrem Aufwärtswandern in diesen Dellen fangen, oft in solchen Unmassen, daß sie sie vollkommen ausfüllen; wenn sie dann durch den Einfluß — wörtlich wie bildlich genommen — der Fixierungsflüssigkeit aus ihnen herausgehoben werden, so gibt der ganze Klumpen ein getreues Negativ der Delle, in der er zuvor gesteckt hatte. Solch ein Bild zeigt Fig. 14. Daß es sich in der großen Spermienmasse gegenüber der Delle nicht etwa um ein im Lumen des Ovars frei schwimmendes Bündel handelt, folgt daraus, daß sich von allen Dellen dieses Ovars das gleiche Bild wiederholt.

Eine ganz ähnliche Ausbildung der Delle erwähnt LANE (p. 45 und Fig. 7) bei *Stygicola dentatus* und *Lucifuga subterraneus*, zwei blinden Höhlenfischen aus Cuba, die zur Familie der *Brotulidae* gehören und charakteristischerweise auch lebende Junge gebären. Die Bedeutung dieser eigenartigen Bildung erörtert er nicht. Es kann aber wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie darin besteht, die Spermien an die Eier heranzuführen.

Wie aber ist die Befruchtung möglich? Denn noch sind Ei und Spermien durch das den Boden der Delle bedeckende Ovariallumenepithel, durch die zu einer dünnen Membran ausgedehnte Theca folliculi und durch das Follikel-epithel getrennt. Ich bin so glücklich gewesen, in der großen Fülle von untersuchtem Material im ganzen 4 Präparate zu finden, in denen Schnittdicke, Schnitt-richtung und all die vielen andern unberechenbaren Zufälligkeiten sich so günstig vereint haben, daß ich auch diese Frage beantworten kann. 3 dieser Schnitte zeigen ein nahezu gleiches Bild (Fig. 49). Ungefähr in der Mitte des Grundes der Delle zeigen einige Epithelzellen, undeutlich gegen das Lumen hin, scharf umgrenzt an der Basis, wo eine deutliche Vacuole auftritt, beginnende Verflüssigung. Die Vacuole am Grunde hat auch die Theca folliculi durchbohrt, und die betroffenen Epithelzellen sind gegen das Lumen hin vorge-drängt. Wohin dieser Prozeß bei weiterm Fortschreiten führt, zeigt Fig. 47. Der kleine Epithelzellenkomplex ist völlig verflüssigt,

so daß am Grunde der Delle ein Loch von der 5—6fachen Breite eines Spermienkopfes entstanden ist, welches die Theca folliculi durchsetzt, so daß das Follikel-epithel frei zutage tritt, das Follikel-epithel, das so große Intercellularlücken aufweist, daß ein Spermienkopf bequem hindurchschlüpfen kann. Der Schnitt ist so dick, 10μ , daß die ganze Umrandung des Loches, dem ich den Namen Propyle beilege, in ihn gefallen ist. Je nachdem man die Mikrometerschraube benutzt, kann man den vordern oder den hintern Rand scharf einstellen.

Während der Embryonalentwicklung werden Follikel und Theca folliculi so gedehnt und verdünnt, daß man sie nicht mehr voneinander abgrenzen kann. Das Gegenteil tritt nach der Ausstoßung des Jungen in das Lumen des Eierstocks ein. Dann schnurrt die Follikelwandung zusammen, und in dem Maße, wie sie sich zusammengezogen hat, ist sie dicker geworden, dicker, als sie je vorher gewesen ist (Fig. 23, 45). In ihrem eigentümlich viel gebogenen Umriß gleichen die entleerten Follikel ganz denen der Scholle und des Felchens des Züricher Sees, *Coregonus haeglingus*, wie sie von CUNNINGHAM (Fig. 17) und BÜHLER (p. 409) abgebildet worden sind. Detailstudien zeigen aber einen ganz charakteristischen Unterschied. Bei *Glaridichthys* nämlich sind die nunmehr infolge der Zusammenziehung ihrer Basis hochcyllindrischen Follikelzellen gleich den Fransen einer Decke nur an der Basis fest, sonst allseitig frei. zweifellos eine Folge der Ausbildung der zur Erzielung der Befruchtung unbedingt notwendigen Intercellularlücken; bei *Coregonus* dagegen werden sie zwar auch hochcyllindrisch (BÜHLER, fig. 11), bleiben aber trotzdem bis zu ihrer Verflüssigung in tadellos anständigem Epithelverband.

Muskelfasern habe ich im Ovarialsack nicht gefunden außer an einer Stelle, nämlich in der dünnen, dorsalen, genitalzellfreien Wand des Ovariakanals. Meist finden sie sich auch hier nur im caudalen Teil, ihre Menge nimmt zu, je näher man dem Oviduct kommt, in dessen Muskulatur sie kontinuierlich übergehen (Fig. 41, Textfig. L).

Das gesamte Ovar wird von außen von dem ungemein dünnen cölomalen Plattenepithel überzogen. ebenso wie der Oviduct, soweit er die Leibeshöhle durchzieht.

Die Lage des Oviducts ist bereits beschrieben. Seine histologische Schilderung ist in wenigen Worten erledigt. Das Auffälligste an ihm ist das Vorhandensein einer Muscularis (Fig. 27, Textfig. L), die, aus glatten Muskelfasern bestehend, die des Darmes

an Dicke nicht unbeträchtlich übertrifft, ohne daß aber eine Scheidung in verschiedene Längs- bzw. Querlagen erkennbar würde. Dieser bisher einzig bekannte Fall einer Muscularis an einem Teleosteeroviduct ist natürlich nur im Zusammenhang mit der Viviparität, mit der zum Hinausschaffen der Jungen nötigen Arbeitsleistung, verständlich. Auf die Muscularis folgt eine bindegewebige Schicht, die, gegen das Lumen zu von niedrigem Epithel bedeckt, in ihrer Struktur der oben erwähnten feinmaschigen Varietät des Ovarialstromas gleicht und sich in zahlreichen, unregelmäßigen Längsfalten in das Lumen des Oviducts hinein erhebt. Daß sich zwischen diesen Falten die Spermien über mehrere Geburten, selbst über den Winter hinweg erhalten können, habe ich bereits in dem das lebende Tier behandelnden Kapitel erwähnt. Merkwürdig ist, daß sie sich fast stets nur in der dem Ovar anliegenden Hälfte des Eileiters finden, während sie in seinem distalen Teil kaum je gefunden werden. Ich spreche natürlich nur von einige Zeit isolierten Weibchen; bei den andauernd mit Männchen zusammengehaltenen kann man natürlich den gesamten Genitaltract mit Sperma erfüllt finden. Hand in Hand mit dieser ungleichartigen Verteilung der Spermien geht ein feiner Unterschied in der Form der Falten, der aber nicht durchgreifend ist und darin besteht, daß in der proximalen Eileiterpartie die Falten weiche, abgerundete Konturen zeigen — der Querschnitt der einzelnen Falte würde etwa der Kontur einer runden Bergkuppe gleichen — während in dem spermienfreien, der Genitalpapille nahen Teil eine eigentümliche Rigidität Platz greift — hier gemahnt der Querschnitt der Falte mehr an das Profil des Tafelberges mit der fast rechtwinklig zu den Wänden angebrachten, dem Lumen zugekehrten Gipfelplatte. Das Verhalten der ganzen Falte spiegelt sich im kleinen in dem sie bedeckenden Epithel wieder, auf den „Tafelbergen“ scharf gegen das Lumen abgegrenzt, zeigt es in dem als Spermienreservoir dienenden Teil des Eileiters einen weichen, ich möchte sagen, plastischen Rand. Man hat oft das Gefühl, als ob die Spermien mit dem Vorderende ihres Kopfes sich etwas in das Epithel hineindrückten, ohne daß man es doch mit Sicherheit konstatieren könnte. — Schon beim Anblick des ungefärbten Präparats fallen in hohem Maße dicke, schwarze, nicht verästelte Pigmentklumpen in der Oviductwand auf, die am dichtesten an der Stelle des Durchtritts durch das Peritoneum angehäuft liegen, um, je näher man dem Ovar kommt, um so seltener zu werden. Sie finden sich in der Muskulatur, im Bindegewebe und in zerbröckelndem

Zustande, in dem sie mehr braun als schwarz erscheinen, im Lumen des Oviducts. Ohne über ihre Bedeutung und Entstehung etwas Sicheres angeben zu können, scheint es mir doch, als ob sie in der Muscularis ihren Ursprung hätten und allmählich nach dem Lumen zu vorrückten.

Der weibliche Genitaltract von *G. januarius* ist bereits von v. IHERING in der mehrfach zitierten Arbeit (a) einer kurzen histologischen Untersuchung unterworfen worden. Da er aber der technischen Schwierigkeit wegen nur das Ovar junger Tiere geschnitten hat, sind ihm naturgemäß gerade all die zahlreichen, so interessanten, nur im Zusammenhange mit der Viviparität des Tieres verständlichen Besonderheiten entgangen, mit Ausnahme der Nacktheit des Eies. Eine histologische Untersuchung eines Cyprinodontidenovars liegt ferner in RYDER'S *Gambusia*-Untersuchungen (a und b) vor. Das Zutreffende daraus habe ich jedesmal an der passenden Stelle zitiert. Daß diese Arbeit „außer interessanten und unzweifelhaft richtigen Beobachtungen . . . sonderbare Behauptungen und unzweifelhafte Mißverständnisse“ enthält, hat schon JUNGENSEN (p. 104) erkannt. Wodurch diese Mißverständnisse hervorgerufen sind, kann ich jetzt nach der genauen Untersuchung an dem nahe verwandten *Glaridichthys* und einer flüchtigen morphologischen an *Gambusia* selbst genau angeben. RYDER ist nämlich beim Herauspräparieren des Ovars die dünne Dorsalwand des Lumens und der anschließende Oviduct verloren gegangen. Das läßt sich deutlich aus seiner fig. 11, die den Eierstock von oben gesehen darstellt, erkennen, und erklärt die folgenden, natürlich absolut unzutreffenden Angaben (p. 148), daß „the ovary itself seems to have no exterior investment, so that the follicles lie directly within the abdominal cavity; the young fishes upon the completion of their development rupture them and escape into the latter, and from thence through an abdominal pore into the outer world.“ Die Delle ist ihm nicht entgangen, doch deutet er sie als ein Loch in der Follikelwand, durch das „the cavity in which the embryo lies is brought in direct communication with the cavity of the abdomen.“ Man sieht, JUNGENSEN'S Beurteilung ist nicht ungerechtfertigt, namentlich wenn man liest, daß „the milt is probably introduced into the abdominal cavity by the male“. Die zutreffenden Beobachtungen, namentlich in bezug auf die Nacktheit des Eies, habe ich an den gehörigen Stellen zitiert, ebenso wie GARMAN'S Angaben über *Anableps* und

WEYENBERGH'S über *Jenynsia*, von der ich noch nachzutragen habe, daß sie ebenfalls im Oviduct gewaltige Längsfalten aufweist.

Zusammenfassung.

1. Für die zum Copulationsorgan umgewandelte Afterflosse der männlichen Cyprinodontiden wird der Name Gonopodium, für die starken rostral- und ventralwärts zu den Flossenträgern des Gonopodiums ziehenden Subvertebralfortsätze der Name Gonapophyse eingeführt.

2. Bei neugeborenen Männchen stimmt die Anale in Stellung und Bau mit der des Weibchens überein.

3. Das Gonopodium von *Glaridichthys* endigt in einen Klammerapparat, der erst bei erwachsenen, dicht vor der Geschlechtsreife stehenden Männchen auftritt und bei *G. januarius* aus 3, bei *G. decemmaculatus* aus 2 Fingern besteht.

4. Das 2 Arten enthaltende Genus *Cnesterodon* GARMAN ist auf Grund eines subadulten Tieres ohne Klammerapparat aufgestellt worden. *C. decem-maculatus* ist ein *Glaridichthys*, *C. scalpridens* bleibt nachzuprüfen.

5. Das Genus *Phalloptychus* EIGENMANN mit der einzigen Art *P. januarius* ist einzuziehen. *P. januarius* ist ein subadulter *Glaridichthys januarius*. Das Genus *Phalloceros* EIGENMANN mit der einzigen Art *P. caudi-maculatus* ist einzuziehen, da die von *Glaridichthys* angeblich abweichenden Merkmale nicht durchgreifen. *P. caudi-maculatus* ist mit dem erwachsenen *G. januarius* identisch.

6. Die Copulation wird durch momentanes Ansetzen des Klammerapparats an die Genitalpapille des Weibchens bei rostral- und etwas dorsal- und lateralwärts gerichtetem Gonopodium vollzogen. Die Drehung des Gonopodiums nach vorn kann nur an einer Körperseite vollzogen werden, bei *G. januarius* an der linken, bei *G. decemmaculatus* an der rechten. Seltne Ausnahmen von dieser Regel kommen vor.

7. *G. januarius* besitzt 3—4 Gonapophysen, an deren jeder zwei symmetrisch caudal- und etwas lateralwärts verlaufende Fortsätze, Processus uncinatoidei, denen der folgenden Gonapophyse druckverteilend aufliegen. Die Gonapophysen dienen zur Verankerung der mächtigen, um die Flossenträger des Gonopodiums herumsitzenden, seine plötzlichen Bewegungen regulierenden Muskulatur.

8. Die Gonapophysen entstehen durch Umbildung der vordersten Hämapophysen.

9. Die ursprünglich der ovoiden Schwimmblase des Weibchens gleichende des Männchens wird von hinten her gabelig eingeschnürt. Zwischen den beiden Zinken der Gabel ziehen die Gonapophysen hindurch.

10. *G. decem-maculatus* besitzt keine Gonapophysen.

11. Statt der fehlenden Gonapophysen wird bei *G. decem-maculatus* die Verankerung des Gonopodiums durch die in der Nähe seiner Ansatzstelle endenden Rippen besorgt, die ungemein verbreitert und stark verlängert sind. Die Verlängerungen ziehen dicht nebeneinander in der Bauchwand unter den freien Enden der nächsten Rippen nach vorn. Bei *G. januarius* sind die entsprechenden Rippen des Männchens nur verlängert, aber nicht verbreitert.

12. Das bisher als Schwimmblasengang betrachtete Gebilde der Cyprinodontiden ist ein solider Bindegewebsstrang. Der Ductus pneumaticus beginnt bereits beim 24 Stunden alten Tier zu obliterieren. Die Cyprinodontiden müssen also aus der Physostomengruppe der Haplomi entfernt und den Heteromi eingereiht werden.

13. Die Ejakulation des Spermas erfolgt in Form von Spermzeugmen, die die Gestalt eines hohlen Rotationsellipsoids haben, dessen Wand aus radiär angeordneten Spermienköpfen besteht, während im Innern die Schwänze spiralgig zusammengerollt liegen. Das ganze, keiner aktiven Bewegung fähige Gebilde wird von einer klebrigen Kittmasse zusammengehalten und klebt am ersten erreichten Gegenstand, normaliter der weiblichen Genitalpapille, fest.

14. Die Kittmasse des in physiologischer Kochsalzlösung mehrere Tage unverändert bleibenden Spermzeugmas löst sich unter dem Einfluß der Ovarialflüssigkeit binnen weniger Minuten auf, worauf die Spermien in lebhafter Bewegung aneinanderschwirren.

15. Das Weibchen wirft in der wärmern Jahreszeit durch einen 7—8monatigen Zeitraum hindurch alle 4—6 Wochen Junge, deren Zahl von 7—15 beim ersten Wurf auf 65 bei *G. decem-maculatus*, auf 95 bei *G. januarius* steigen kann.

16. Einmal befruchtete und dann isolierte Weibchen können ganz wie die mit Männchen zusammengehaltenen mehrere Würfe von Jungen produzieren, selbst von neuem nach Ablauf des Winters, währenddessen die Tätigkeit des Ovars ruht.

17. Alle Nachrichten über gelungene Bastardierung bei Cyprinodontiden sind mit Außerachtlassung dieser Tatsache gegeben und daher vollkommen wertlos.

18. Ovar und Oviduct sind unpaar. Das Lumen des Ovars liegt

exzentrisch dicht unter seiner dorsalen Oberfläche und demgemäß auch der Ursprung des Eileiters dorsal.

19. Es findet Eibildung *de novo* durch Umwandlung von gewöhnlichen Epithelzellen des Eierstocklumens statt.

20. Der Druck der sich zur Genitalzelle umbildenden Epithelzelle zwingt die benachbarten Zellen, sich ihrer Form anzuschmiegen und abzuplatten. So entsteht noch im Epithel der Follikel des Eies. Eizelle und Follikelzelle, in ihrer endgültigen Ausbildung so verschieden, entstehen durch Umbildung benachbarter, ursprünglich voneinander und von den andern Ovariallumenepithelzellen absolut nicht unterscheidbaren Zellen und sinken gemeinsam in das Stroma des Eierstocks ein.

21. Das große Ei liegt hüllenlos im Follikel; infolgedessen ist naturgemäß auch keine Micropyle vorhanden. Es enthält so viel Dotter, daß während des ganzen Verlaufs der Embryonalentwicklung keinerlei akzessorische Nutritionsvorrichtung auftritt.

22. Die Lage der Eier ist ausnahmslos derart, daß ihr Follikel an einem Punkt die Basis des Ovariallumenepithels berührt, das an dieser Stelle eine Delle bildet, die in ihrer vollen Ausgestaltung als ein Rohr von sternförmigem Querschnitt erscheint, das dicht am Follikel sich plötzlich stark ausweitet. Das Epithel am Grund der Delle ist meist sehr niedrig.

23. Kurz vor der Befruchtung des Eies verflüssigen sich etwa in der Mitte des Grundes der Delle einige wenige Zellen und der unter ihnen liegende Teil der bindegewebigen Theca folliculi, so daß das Follikelepithel direkt an das Ovariallumen stößt. Die so entstandene Öffnung von etwa der 5–6fachen Breite eines Spermienkopfes nenne ich Propyle.

24. Der Follikel des reifen Eies weist sehr weite Interzellularlücken auf. Durch die unter der Propyle liegenden können die Spermien in das Ei eindringen.

25. Das befruchtete Ei scheidet eine strukturlose Membran ab, innerhalb deren sich die gesamte Embryonalentwicklung abspielt. Erst unmittelbar vor der Geburt platzt der Follikel, und so gelangt das Junge in das Lumen des Ovars und den Oviduct, bei dessen Passierung die membranöse Hülle zerreißt.

26. Der Oviduct besitzt eine mächtige Muscularis.

27. Der Oviduct bildet auf seiner Innenfläche zahlreiche hohe Längsfalten. Zwischen diesen Falten verbleibt ein großer Teil der bei der Begattung eingeführten Spermien zu gelegentlicher Ver-

wendung zurück, so die mehrfachen Geburten isolierter Weibchen ermöglichend, während die übrigen Spermien in das Ovar einwandern.

28. Die Dorsalwand des Ovariallumens ist von einem Pseudopodienepithel ausgekleidet. Die ins Ovar eingedrungenen, überschüssigen Spermien werden von den amöboid formveränderlichen Fortsätzen der Zellen dieses Epithels umfaßt und unter Ausbildung einer typischen Verdauungsvacuole aufgelöst. Infolgedessen findet man die Ovarien isolierter Weibchen fast stets frei von Spermien, wengleich die als Aufbewahrungsstätte fungierenden Oviductfalten noch reiche Vorräte enthalten. Ausnahmsweise findet sich auch an andern Stellen als an der Dorsalwand Pseudopodienepithel.

Literaturverzeichnis.

- AGASSIZ, L., a) in: Amer. Journ. Sc. Arts (2), Vol. 16, p. 134, 1853.
 —, b) *ibid.*, Vol. 19, 1855.
- BALLOWITZ, EMIL, a) Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen, zugleich ein Beitrag zur Lehre vom feineren Bau der kontraktile Elemente. Die Spermatozoen der Insecten (I. Coleopteren), in: Z. wiss. Zool., Vol. 50, 1890.
 —, b) Die Doppelspermatozoen der Dytisciden, *ibid.*, Vol. 60, 1895.
- BERG, CARLOS, Contribuciones al conocimiento de los peces sudamericanos, in: Anales Mus. nacion. Buenos Ayres, Vol. 5, 1897.
- BLEEKER, Ordo Cyprini Karpers, in: Acta Soc. Sc. indo-neerlandicae, Vol. 7, 1860.
- BÖHL, U., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Leibeshöhle und der Genitalanlage bei den Salmoniden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 32, 1904.
- BOULENGER, G. A., a) Descriptions of a new snake and two new fishes obtained by Dr. H. VON IHERING in Brazil, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 4, 1889.
 —, b) Viaggio del Dott. BORELLI nel Chaco boliviano e nella Republica Argentina. III. Poissons, in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Torino, Vol. 11, 1897.
 —, c) Übersicht der Unterordnungen und Familien der Teleostee (Teleostean Fishes). Übersetzt von Dr. F. HILGENDORF, in: Arch. Naturg., Jg. 70, Bd. 1, 1904.
 —, d) Fishes (Systematic account of Teleostei), in: HARMER, HERDMAN, BRIDGE, BOULENGER, Fishes, Ascidians etc. (Cambridge Natural History, Vol. 7, 1904).
- BRANDES, Ein neuer viviparer Fisch, in: Ztschr. Naturwiss., Vol. 73, 1900.
- BROCK, J., Untersuchung über die Geschlechtsorgane einiger Muränoiden, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 2, 1881.

- BÜHLER, A., Rückbildung der Eifollikel bei Wirbeltieren. I. Fische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 30, 1902.
- COPE, E. D., On the fishes obtained by the Naturalist Expedition in Rio Grande do Sul, in: Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 33, 1894.
- CUNNINGHAM, J. T., a) Sexual dimorphism in animal kingdom, London 1900.
- , b) On the histology of the ovary and of the ovarian ova in certain marine fishes, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, 1898.
- CUVIER et VALENCIENNES, M. A., Histoire naturelle des poissons, Vol. 18, Paris 1844.
- DOWLER, B., Discovery of viviparous fish in Louisiana, in: Amer. Journ. Sc. Arts (2), Vol. 19, 1855.
- DUVERNOY, M., a) Observations pour servir à la connaissance du développement de la Poecilie de Surinam (*Poecilia surinamensis*), in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 1, 1844.
- , b) Ueber die Eientwicklung der *Poecilia surinamensis* VAL., in: Neue Notizen aus dem Gebiete der Natur und Heilkunde, Vol. 32, Weimar 1844. (Deutsche Uebersetzung des vorigen.)
- DYBOWSKY, BENEDICT, Ueber *Comephorus baicalensis* PALL, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 23, 1873.
- EIGENMANN, CARL H., a) On the egg membranes and micropyle of some osseous fishes, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 19, 1890.
- , b) Notes on some South American Fishes. B. Notes on fishes collected by Dr. H. VON IHERING at Rio Grande do Sul, in: Ann. New York Acad. Sc., Vol. 7, 1892—94.
- , c) On the viviparous fishes of the Pacific coast of North America, in: Bull. U. S. Fish Comm., Vol. 12 for 1892, 1894.
- , d) The fresh-water fishes of Western Cuba, *ibid.*, Vol. 22 for 1902, 1904.
- , e) The Poeciliid fishes of Rio Grande do Sul and the la Plata Basin, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 22, 1907.
- EIGENMANN, CARL H. and ROSA S. EIGENMANN, A catalogue of the fresh-water fishes of South-America, *ibid.*, Vol. 14, 1891.
- EIGENMANN, CARL H., WALDO L. MCATEE and DAVID PERKINS WARD, On further collections of fishes from Paraguay, in: Ann. Carnegie Mus., Vol. 4, 1907.
- EIGENMANN, CARL H. et ALLEN A. NORRIS, Sobre algunas peixes de S. Paulo, Brazil, in: Revista Mus. Paulista, Vol. 4, 1900.
- EVERMANN, BARTON WARREN, and WILLIAM CONVERSE KENDALL, Notes on a collection of fishes from Argentina, South America, with descriptions of three new species, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 31, 1906.

- FELIX, W., und A. BÜHLER, Die Entwicklung der Harn- und Geschlechtsorgane, in: O. HERTWIG's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 3, 1906.
- GARMAN, S., a) Sexual rights and lefts, in: Amer. Naturalist, Vol. 29, 1895.
- , b) The Cyprinodonts, in: Mem. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 19, 1895.
- , c) Cross fertilisation and sexual rights and lefts among vertebrates, in: Amer. Naturalist., Vol. 30, 1896.
- GÜNTHER, ALBERT, Catalogue of the fishes in the British Museum, Vol. 6, London 1866.
- HENSEL, R., a) Beiträge zur Kenntnis der Wirbeltiere Südbrasilien, in: Arch. Naturgesch., Jg. 34, 1868.
- , b) Dsgl., *ibid.*, Jg. 36, 1870.
- HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Urogenitalorgane bei den Anamnia, in: Z. wiss. Zool., Vol. 44, 1886.
- HYRTL, JOSEPH, Beiträge zur Morphologie der Urogenitalorgane der Fische, in: Denkschr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., Vol. 1, 1850.
- V. IHERING, HERMANN, a) Zur Kenntnis der Gattung Girardinus, in: Z. wiss. Zool., Vol. 38, 1883.
- , b) Ueber die zoologisch-systematische Bedeutung der Gehörorgane der Teleostier, *ibid.*, Vol. 52, 1891.
- , c) Die Süßwasserfische von Rio Grande do Sul. — (Vielleicht in: KOSEVITZ, Deutscher Volkskalender für Brasilien, Porto Alegre 1894?).
- JENYNS, LEONARD, in: The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle. 4. Fish., London 1842.
- JORDAN, DAVID STARR, and BARTON WARREN EVERMANN, The fishes of North and Middle America, I., in: Bull. U. S. nation. Mus., No. 47, 1896.
- JUNGERSEN, HECTOR F. E., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Geschlechtsorgane bei den Knochenfischen, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 9, 1889.
- KOROTNEFF, Die Comephoriden des Baical-Sees, in: Wissenschaftliche Ergebnisse einer zoologischen Expedition nach dem Baikal-See, Lief. 2, 1905.
- LAHILLE, F., Lista de los pescados recogidos en los alrededores de La Plata (Provincia Buenos Aires), in: Revista Mus. La Plata, Vol. 6, 1895.
- LANE, HENRY H., The ovarian structures of the viviparous blind fishes, Lucifuga and Stygicola, in: Biol. Bull., Vol. 6, 1904.
- LEPORI, CESARE, Osservazione sull' nuovo della Lebias calaritana, in: Atti Accad. Lincei, Vol. 278 (Serie terza), Mem. Cl. Sc. fis. mat. nat., Vol. 9, 1881.
- MARK, E. L., Studies on Lepidosteus, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 19, 1890.

- MÜLLER, JOH., a) Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, in: Arch. Naturgesch., Jg. 11, Bd. 1, 1845.
- , b) Dsgl., Berlin 1846.
- NUSSBAUM, MORITZ, Zur Differenzierung des Geschlechts im Thierreich, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 18, 1880.
- PERUGIA, A., Appunti sopra alcuni pesci sud-americani conservati nel Museo Civico di Storia naturale di Genova, in: Ann. Mus. Civ. Stor. nat. Genova (2), Vol. 10 (Vol. 30), 1890/91.
- PHILIPPI, ERICH, a) Ein neuer Fall von Arrhenoidie, in: SB. Ges. naturf. Freunde Berlin, Jg. 1904.
- , b) Kurzer Beitrag zur Kenntnis der Teleostiergenera Glaridichthys GARMAN und Chesterodon GARMAN (Familie Cyprinodontidae s. Poeciliidae), *ibid.*, Jg. 1906.
- , c) Ein neuer, descendenztheoretisch interessanter Fall von Viviparität bei einem Teleostier, *ibid.*, Jg. 1906.
- , d) „Spermatophoren“ bei Fischen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., Vol. 17, 1907.
- POEY, FELIPE, Memorias sobre la Historia Natural de la Isla de Cuba, Vol. 1, Habana 1851.
- RATHKE, HEINRICH, Ueber den Darmkanal und die Zeugungsorgane der Fische, in: Neueste Schr. naturf. Ges. Danzig, Vol. 1, 1824.
- ROWNTREE, WALTER S., On some points in the visceral anatomy of the Characinidae with an enquiry into the relations of the Ductus pneumaticus in the Physostomi generally, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Zool., Vol. 9, 1903.
- RYDER, JOHN A., a) Structure and ovarian incubation of *Gambusia patruelis*, a top-minnow, in: Amer. Naturalist., Vol. 16, 1882.
- , b) On the development of viviparous osseous fishes, in: Proc. U. S. nation. Mus., Vol. 8 (1885), 1886.
- , c) The development of *Fundulus heteroclitus*, in: Amer. Naturalist, 1886.
- SCHREINER, CARLOS, e ALIPIO DE MIRANDA RIBEIRO, A collecao de peixes do Museu Nacional do Rio de Janeiro, in: Arch. Mus. nation. Rio de Janeiro, Vol. 12, 1903.
- STEINDACHNER, FRANZ, Ueber einige Fischarten aus dem Flusse Cubataõ im Staate Santa Catharina bei Theresopolis (Brasilien), in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 116, 1907.
- STUHLMANN, FRANZ, Zur Kenntnis des Ovariums der Aalmutter (*Zoarces viviparus* CUV.), in: Abh. naturw. Ver. Hamburg, Vol. 10, 1887.
- WAGNER, RUDOLF, Beyträge zur Kenntnis der Gattung *Lebias* CUVIER und der verwandten Gattungen, nebst Beschreibung zweier neuen in Sardinien entdeckten Arten, in: Isis, Vol. 11, 1828.
- WALDEYER, W., Die Geschlechtszellen, in: O. HERTWIG's Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Vol. 1, 1. Teil, 1906.

- WALLACE, WILLIAM, Observations on ovarian ova and follicles in certain Teleostean and Elasmobranch fishes, in: Quart. J. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 47, 1904.
- WEYENBERGH, H., a) Contribucion al conocimiento del genero Xiphophorus HECK., in: Periodico zoologico. Organo de la Sociedad zoologica Argentina, Vol. 2, 1875.
- , b) L'enfantement des poecilies, ibid.
- , c) Bijdrage tot de kennis van het visschengeslacht Xiphophorus HECK., in: Versl. Mededeel. Akad. Wetensch. Amsterdam, Natuurk. (2), Vol. 7, 1874 (Holländische Übersetzung von a).
- ZOLOTNISKY, N., Les mœurs du Girardinus, poisson vivipare, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 9, 1901.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 1.

- Fig. 1. Klammerapparat des Gonopodiums von *G. januarivus*. 108:1.
- Fig. 2. Klammerapparat des Gonopodiums von *G. decem-maculatus*. 108:1.
- Fig. 3. Unvollständig ausgebildetes Gonopodium eines subadulten Männchens von *G. januarivus*, ohne Klammerapparat (Phalloptychus-Stadium). 9,5:1.
- Fig. 4. Vollständig ausgebildetes Gonopodium von *G. januarivus*. 9,5:1.
- Fig. 5. Wirbelsäule (mit Ausnahme der vordersten Wirbel) von *G. decem-maculatus* ♂, von der rechten Seite gesehen. Die Chorda ist zum Teil lufthaltig und erscheint daher schwarz. 4,3:1.
- Fig. 6. Wirbelsäule (mit Ausnahme der vordersten Wirbel) von *G. januarivus* ♂, von der linken Seite gesehen, mit Gonapophysen. 4,3:1.
- Fig. 7. Gonopodium und Schwimmblase (rot umrandet) von *G. januarivus* in ihren Beziehungen zum Achsenskelet. 3,6:1.
- G* Gonapophysen, *a* Skeletstab in der Kimme der Schwimmblase.

Tafel 2.

- Fig. 8. Ejakulat von *G. decem-maculatus*. Hämatoxylin-Eosin. 58:1.
- Fig. 9. Sagittalschnitt durch den distalen Teil des Hodens von *G. decem-maculatus*. Hämatoxylin-Pikrinsäure. 58:1.
- a* Außenwand des Hodens, *b* Innenwand des Hodens, *c* Inhalt des Hodenlumens: Spermoeugmen, von der Kittmasse umgeben,

die sich beim Fixieren teilweise von der Innenwand des Hodens zurückgezogen hat, *d* ein vorgequollener Pfropf der Kittmasse.

Fig. 10. Schnitt durch Spermiozeugmen von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 677:1.

a Randschicht der radiär gestellten Spermienköpfe, *b* Zone der Halsstücke, *c* die spiralig zusammengestrudelten Schwänze, *d* verirrte Spermienköpfe zwischen den Schwänzen.

Fig. 11. Transversalschnitt durch den Oviduct eines gebärenden Weibchens von *G. decem-maculatus*. Boraxkarmin-Bleu de Lyon-Bismarckbraun. 25:1.

a Außenwand des Oviducts, *b* Innenwand des Oviducts (rot umrandet), *c* nicht verstreichende Falten der innern Oviductwand.

Fig. 12. Sagittaler Schnitt durch den Oviduct eines am 18. Juni getöteten Weibchens von *G. januarius*, das seit dem 29. Mai isoliert gehalten war und am 1. Juni Junge geworfen hatte. Färbung nach VAN GIESON. 58:1.

m Muscularis des Oviducts, *b* Innenwand des Oviducts, *c* ins Lumen hinein hängende Falten der Seitenwand.

Zwischen den Falten zahllose Spermien, oft einen fast kontinuierlichen Randsaum bildend.

Fig. 13. Spermienbündel im Grunde einer Falte des Oviducts eines Weibchens von *G. januarius*, das während des Gebärens isoliert und unmittelbar nach der Geburt von 65 Jungen getötet wurde. Färbung nach VAN GIESON. 507:1.

Tafel 3.

Fig. 14. Transversalschnitt durch ein Ovar von *G. januarius*. (Das Lumen rot umrandet.) Gegenüber der Delle *d* im Lumen ein Spermienklumpen, der sich beim Fixieren aus ihr herausgehoben hat. VAN GIESON. 40:1.

Fig. 15. Ein anderer Querschnitt durch dasselbe Ovar, um die Wandlungsfähigkeit der Gestalt des Lumens zu zeigen. VAN GIESON. 40:1.

Fig. 16. Das punktiert umrandete Stück aus Fig. 15 bei stärkerer Vergrößerung. Zahlreiche Spermien in dem Lumendivertikel. VAN GIESON. 300:1.

v Blutgefäß.

Fig. 17. Querschnitt durch das Ovar eines trächtigen Weibchens von *G. januarius* (Lumen rot umrandet). Bei *e* wird ein Stück der Dotterhaut sichtbar infolge des als Kunstprodukt eingetretenen Ausfallens eines Teils des das Lumen auskleidenden Epithels. Bismarckbraun-Bleu de Lyon. 15:1.

Fig. 18. Transversalschnitt durch das Ovar eines gebärenden Weibchens von *G. decem-maculatus* (Lumen und die entleerten zusammengeschnurrten Follikel rot umrandet), bei *e* sind die Eihäute deutlich sichtbar. Hämatoxylin-Eosin. 15:1.

Fig. 19. Spermien im Ovar eines Weibchens von *G. januarius* (Lumen rot umrandet). Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 300:1.

Tafel 4.

Fig. 20. Aus einem Transversalschnitt durch den dorsalen Teil des Ovars eines am 1. März 1905 getöteten Weibchens, das seit dem 13. August 1904 isoliert gehalten worden war (Lumen, in das hinein zahlreiche Pseudopodien ausgestreckt sind, rot umrandet. VAN GIESON. 440:1.

*sp*₁ vom Plasma der Epithelzellen umschlossene Spermienköpfe, *v* Verdauungsvacuolen mit dem letzten noch nicht verflüssigten Rest je eines Spermienkopfes *sp*₂.

Fig. 21. Aus einem andern Querschnitt durch dasselbe Ovar. VAN GIESON. 440:1.

v eine Vacuole am Ende der Verdauung (ohne Einschluß).

Fig. 22. Aus einem Transversalschnitt durch den dorsalen Teil eines Ovars von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 90:1.

a feinmaschiges Bindegewebe, *b* grobsträhniges Bindegewebe.

Fig. 23. Entleerter Follikel mit zusammengeschnurrter und demgemäß verdickter Wand. Aus einem Querschnitt durch ein Ovar von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 50:1.

Fig. 24. Genitalzelle im Epithel eines Ovars von *G. januarius*. VAN GIESON. 450:1.

Fig. 25. Ein noch dotterloses Ei mit in seine Oberfläche eindringenden Follikelfalten (rechts oben). Aus einem Querschnitt durch ein Ovar von *G. januarius*. Eosin-Orcein. 90:1.

Fig. 26. Ventraler Teil eines Querschnittes durch ein 36 Tage altes Männchen von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eosin. 80:1.

d Darm, *f* vom Mesenterium entspringende Fettmassen mit eingestreuten Pancreaskomplexen, *h* Hoden, *mes* Mesenterium, *p* Peritoneum.

Tafel 5.

Fig. 27. Querschnitt durch den Oviduct von *G. januarius*. Im Lumen (rot umrandet) viele Spermien. VAN GIESON. 155:1.

m Muscularis.

Fig. 28. Leibeshöhleninhalt eines Weibchens von *G. januarius* nach Entfernung der Bauchdecke. 5:1.

a Anus, *d* Darm, *f* Fettmassen, *l* Leber, *m* Magen, *mes* Mesenterium, *o* Eierstock, *p* Peritoneum.

Fig. 29. Leibeshöhleninhalt eines Weibchens von *G. januarius* nach Entfernung der Bauchdecke; Darm zur Seite geschlagen und Peritoneum teilweise entfernt. 6,5:1.

a Anus, *g* Gallenblase, *l* Leber, *mi* Milz, *o* Eierstock, *od* Eileiter, *p* Peritoneum, bei *p*₁ eingerissen und zusammengerollt, so

daß der Kontrast in der Färbung beider Seiten sichtbar wird, *s* Schwimmblase.

Fig. 30. Eingeweide eines Männchens von *G. decem-maculatus* nach Entfernung der Muskulatur, der Rippen und des Peritoneums der linken Seite. 6,5 : 1.

a Anus, *d* Darm, *g* Gallenblase, *gp* Gonopodium, *h* Hoden, *l* Leber, *m* Magen, *mu* Muskulatur des Gonopodiums, soweit sie um die Flossenträger herumsitzt, *s* gegabelte Schwimmblase.

Fig. 31. Verbindung zwischen Schwimmblase und Ösophagus bei einem Weibchen von *G. januarius*. 6,5 : 1.

lg das bisher für einen Ductus pneumaticus gehaltene solide Bindegewebsligament, das vom roten Organ, *ro*, der Schwimmblase, *s*, zur Eintrittsstelle des Ösophagus in die Leibeshöhle zieht, *o* Eierstock, *p* Peritoneum.

Fig. 32. Schnitt durch den Ductus pneumaticus eines neugeborenen *G. januarius* beim Eintritt in die Darmwandung. Hämatoxylin-Eosin. 410 : 1.

*ep*₁ Epithel des Ductus pneumaticus, *ep*₂ Epithel des Darmes, *l* Lumen des Ductus pneumaticus, *m* Muscularis des Darmes.

Fig. 33. Schnitt durch den Ductus pneumaticus desselben Exemplars unweit der Einmündung in die Schwimmblase. Hämatoxylin-Eosin. 410 : 1.

*ep*₁ Epithel des Ductus pneumaticus, *l* Lumen des Ductus pneumaticus, *r. o* fast nur aus Blutgefäßen bestehendes rotes Organ.

Fig. 34. 2 Tage altes Spermoeugma von *G. januarius*, in physiologischer Kochsalzlösung verquollen. 366 : 1.

Fig. 35. Die Wirbel eines Männchens von *G. januarius* aus der Übergangsregion vom Rumpf zum Schwanz, von vorn gesehen. 35 : 1.

unc Processus uncinatoidei.

Fig. 36. Dieselben Wirbel desselben Exemplars, von der linken Seite gesehen. 35 : 1.

Fig. 37. Die entsprechenden Wirbel eines Weibchens derselben Art, von der linken Seite gesehen. 35 : 1.

Fig. 38. Dieselben Wirbel desselben Exemplars, von vorn gesehen. 35 : 1.

Fig. 39. 4 Wirbel der gleichen Gegend von einem andern Männchen von *G. januarius*. 16 : 1.

Fig. 40. Lateraler Teil der dorsal vom Lumen befindlichen Ovarialwand von *G. januarius*. Aus einem Querschnitt. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 410 : 1.

ep Epithel, *bg* lockeres Bindegewebe, *p* Peritonealepithel.

Fig. 41. Die gleiche Partie aus einem andern Ovar, aus einem mehr caudal geführten Schnitt. VAN GIESON. 410 : 1.

ep Epithel, *bg* lockeres Bindegewebe, *m* Muscularis.

Fig. 42. Aus dem Epithel des Ovariallumens eines Weibchens von *G. januarius*. VAN GIESON. 900 : 1.

f Follikelzellen, *g* Genitalzellen.

Fig. 43. Schnitt durch die Peripherie eines nahezu reifen Eies von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 660 : 1.

f Follikelepithel, *o* noch dotterfreie Randzone des Eies, *th* Theca folliculi.

Fig. 44. Flächenschnitt durch den Follikel eines reifen Eies von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 800 : 1.

Fig. 45. Stück der zusammengeschnurrten Wand eines entleerten Follikels von *G. januarius*. Hämatoxylin-Eisenlack nach HEIDENHAIN. 660 : 1.

Fig. 46. Delle aus dem Ovar von *G. decem-maculatus*. VAN GIESON. 395 : 1.

bg Bindegewebszüge, *d* Einmündung der Delle in das allgemeine Ovariallumen, *f* Follikel, *o* Ei, *th* Theca folliculi, *v* Blutgefäß.

Fig. 47. 2 Schnitte weiter als Fig. 46, bei stärkerer Vergrößerung. Der verbreiterte Basalteil der Delle ist noch angeschnitten. VAN GIESON. 782 : 1.

d Basalteil der Delle, *ep* Epithel der Delle, *f* Follikel, *pr* Propyle, *sp* Spermienköpfe, *th* Theca folliculi.

Fig. 48. Schnitt durch die Delle eines jungen, noch dotterfreien Eies. Hämatoxylin-Eosin. 380 : 1.

bg Bindegewebsstrang, *d* Delle, *ep* Epithel der Delle, *f* Follikel, *ff* Follikelfalte, *th* Theca folliculi.

Fig. 49. Schnitt durch die Basis der Delle eines reifen Eies mit beginnender Bildung der Propyle. 1800 : 1.

f Follikel, *th* Theca folliculi, *ep* Epithel des Dellengrundes.

Die Schlundknochenmuskulatur der Cyprinoiden und ihre Funktion.

Von

Dr. O. Haempel.

(Aus der Kgl. Bayr. Biolog. Versuchsstation für Fischerei in München.)

Mit Tafel 8.

Im Anschlusse an meine frühere Arbeit „Ueber die sog. Kauplatte der Cyprinoiden“ (3) unternahm ich es, auch die Schlundknochenmuskulatur unserer karpfenähnlichen Fische einer Untersuchung zu unterziehen, ist es doch diese, welche die äußerst mannigfachen Bewegungen der untern Schlundzähne gegen die Kauplatte während des Kauaktes bewirkt. Ich fand zwar in der ichtthyologischen Literatur bei einem und dem andern Autor darüber einige Aufzeichnungen vor, doch entbehren dieselben der Vollständigkeit. So erwähnt CUVIER (1) in seiner vortrefflichen Monographie der Fische einige Muskelpaare; ihm schließt sich später HEINCKE (4) an, der schon 5 Muskelpaare aufzählt, ohne dieselben jedoch mit einer Nomenklatur festzulegen. Auch gibt derselbe 2 Abbildungen des Kauapparats von *Leuciscus rutilus*, die aber seine Ausführungen kaum verdeutlichen. Die vollständigste Aufzählung mit gleichzeitiger Benennung der Paare gibt VETTER (7) in seiner grundlegenden Arbeit „Ueber die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische“.

Bevor ich an dieser Stelle meine eignen Untersuchungen wiedergebe, muß ich auf diese Arbeit noch etwas zurückkommen. Sie zerfällt in zwei Abschnitte, von denen der erste Teil Untersuchungen über die Kiemen- und Kiefermuskulatur der Selachier zum Gegenstand hat, während der zweite Teil solche über *Chimaera*, *Acipenser*

und einige Knochenfische enthält. Von den Cyprinoiden sind nur Karpfen und Barbe einer vergleichenden Untersuchung mit *Esox* und den Perciden unterzogen worden. Mein Hauptinteresse richtete sich natürlich auf die Untersuchungen VETTER's über die Schlundknochenmuskulatur der Cyprinoiden, und ich fand, daß diese etwas stiefmütterlich behandelt ist, indem in knappester Form wohl Verlauf der Muskelpaare geschildert wird, über die Funktion derselben indes jede Aufzeichnung fehlt. Auch vermisste ich eine Abbildung, in der gerade diese Verhältnisse klar zur Anschauung kommen, weshalb ich es für notwendig hielt, eine solche anzufertigen.

Aus VETTER's Werke wurden die Bezeichnungen der Muskelpaare in die meisten unserer anatomischen Handbücher aufgenommen, z. B. GEGENBAUR (2), WIEDERSHEIM (9), VOGT u. YUNG (8) u. A.

In Folgendem lasse ich in kurzem meine Untersuchungen folgen. Was die Nomenklatur betrifft, so habe ich die Bezeichnungen VETTER's beibehalten. Zur Untersuchung gelangten *Cyprinus carpio* L., *Barbus fluviatilis* CUV., *Leuciscus cephalus* L., *Chondrostoma nasus* L., *Abramis brama* L. Die Präparation wurde folgendermaßen ausgeführt: Dem abgetöteten Fische wurde der Kopf einige Centimeter hinter der Ansatzstelle der Brustflossen vom Rumpfe getrennt und hierauf der Opercularapparat entfernt. Daran schloß sich eine Beseitigung der ersten 4 Kiemenbögen durch Ausschneiden aus dem Kiemengerüst. Mit großer Vorsicht muß die Trennung des 4. Kiemenbogens vom darunterliegenden Schlundknochen vorgenommen werden, da beide, wie wir später sehen werden, durch zarte Muskeln miteinander zusammenhängen. Um die Muskeln besser hervortreten zu lassen, wurde die ihre Oberfläche umgebende Bindegewebshülle abgelöst. Damit erhält man eine Seitenansicht der Muskulatur, wie sie Fig. 1 darstellt. Viel schwieriger gestaltete sich die Präparation von der Ventralseite aus. Um bis zur Schlundgegend vordringen zu können, wurde zuerst die Verbindungsstelle der beiden Schultergürtel getrennt und dieselben sodann möglichst vorsichtig ausgebreitet, um ein Zerreißen der feinen Muskeln zu verhüten. Hierauf wurden die einzelnen Muskelpaare durch Entfernung der sie bedeckenden Gewebsreste, wie Binde- und Nierengewebe, Fett etc. freigelegt.

Um ein anschauliches Bild von der jeweiligen Funktion der einzelnen Muskelpaare während des Kauaktes zu erhalten, wurde das betreffende Muskelpaar mittels Pinzetten an seiner Ansatzstelle

erfaßt und in seiner Verlaufsrichtung gleichzeitig bewegt, wodurch die Bewegung der Zähne gegen die Kauplatte gut verfolgt werden konnte. Noch möchte ich erwähnen, daß zwischen Schlundknochen einerseits und Schlundzähnen andererseits wohl zu unterscheiden ist, denn es können, wie wir erfahren werden, wohl beide dieselbe Bewegung ausführen, doch trifft z. B. oft der Fall ein, daß bei gleichzeitiger Annäherung der Schlundknochen die Zähne derselben voneinander entfernt werden oder umgekehrt.

Nach VETTER kommen bei Teleostern folgende Schlundknochenmuskeln in Betracht: *M. pharyngo-hyoideus*, *M. pharyngo-arcualis*, *M. pharyngo-transversus*, *M. pharyngo-clavicularis externus* und *internus*, während 2 weitere Muskelpaare, *M. retractor arc. branch. dorsalis* und *M. levator arc. branch. externus* den Kiemenbogenmuskeln zugezählt werden. Da aber dieselben gerade bei Cyprinoiden mit den untern Schlundknochen auf das innigste zusammenhängen, habe ich dieselben an dieser Stelle der Schlundknochenmuskulatur angegliedert. Mit Ausnahme des *pharyngo-hyoideus* fand ich sämtliche Muskeln bei den von mir untersuchten Cyprinoiden vor.

M. retractor arc. branch. dorsalis (Fig. 2 *Rt*). Dieser ist das stärkst entwickelte aller uns interessierenden Muskelpaare, denn es kommt ihm während des Kauaktes eine hohe Bedeutung zu. VETTER (l. c.) rechnet diesen Muskel in die Gruppe der Kiemenbogenmuskeln ein, von der Anschauung ausgehend, daß die *Ossa pharyngea inferiora* als nichts anderes als das 5. Kiemenbogenpaar aufzufassen seien. Der Muskel ist von ausgesprochen keulenförmiger Gestalt und behält diese bei allen von mir untersuchten Cyprinoiden bei. Er entspringt mit breiter Basis sowohl an dem äußern Rand der Spina des Schlundknochens als auch zum Teil an dem innern verdickten Rand dieses Knochens, zieht sich allmählich verjüngend in schräger Richtung nach hinten und inseriert sich, mit dem äußern Muskelbündel einen spitzen Winkel bildend, einerseits an den Seitenflächen des von SAGEMEHL (5) und mir (3) beschriebenen Pharyngealfortsatzes des *Basioccipitale*, andererseits zugleich an einer kurzen unbeweglichen Spina unterhalb der Wirbelsäule. Die Spina (Fig. 2 *Sp*) ist ein kleines dreieckiges Knochenplättchen, das durch die Vereinigung von 2 kurzen Knochenschenkeln gebildet wird, die von der Basis des 2. Wirbelkörpers entspringen und neben der Insertion des Muskelpaares auch der Befestigung der Schwimmblase dient. Der Muskel wird von starken longitudinalen Fasern durchzogen, die sich an der Insertionsstelle zu einer kurzen Sehne ver-

einigen. Zwischen diesem Muskelstrang und dem mächtigen Seitenmuskel des Fisches besteht jederseits ein Hohlraum, der indes mit Nierenmasse ausgefüllt ist. Welche Funktion übernimmt nun das genannte Muskelpaar während des Kauaktes? Es bildet den Antagonisten des sogleich weiter unten zu besprechenden *M. pharyngo-arcualis* und hat die Aufgabe, unter gleichzeitiger Annäherung der Schlundknochen die Zähne derselben nach unten und hinten zu ziehen, d. h. sie an die Kauplatte zu drücken, ein Vorgang, den ich schon früher beschrieben habe. Wie schon sein Name sagt, ist dieses Muskelpaar Retractor.

M. pharyngo-arcualis (Fig. 1 *Pa*). Als Gegenmuskel des eben beschriebenen fungiert der *M. pharyngo-arcualis*. Das Muskelpaar entspringt an der vordern Spitze der Schlundknochen, teilt sich in seinem weitem Verlaufe in 2 dünne Bündel, von denen das kürzere sich an dem Ceratobranchiale des 4. Kiemenbogens inseriert, während das andere, über die gemeinsame Kiemenarterie dahinziehend, seine Insertion an der untern Spitze des Hypobranchiale des 3. Kiemenbogens findet. (In der Figur sind die Insertionsstellen durchschnitten.) In seiner Wirkung entfernt es die Schlundzähne von der Kauplatte, nähert aber die Schlundknochen einander und zieht sie gleichzeitig nach vorn. Mit Recht kann daher dieses Muskelpaar als Protractor bezeichnet werden.

Der *M. pharyngo-hyoidens* fehlt den Cyprinoiden; nach VETTER (7) kommt dieser Muskel nur den Acanthopteren zu und vertritt hier den *M. pharyngo-arcualis*. Ich will daher an dieser Stelle von einer genauern Beschreibung desselben absehen und nur kurz erwähnen, daß derselbe sich mit dünner, aber breiter Sehne am mittlern Drittel des Außenrandes des Schlundknochens inseriert, von da allmählich sich zuspitzend nach hinten und oben verläuft und sein Ende am Urohyle findet.

M. pharyngo-transversus (Fig. 2 *Pt*). Dieses Muskelpaar bildet mit dem eingangs beschriebenen Retractor die Figur eines gleichschenkligen Dreiecks. Als reiner Quermuskel entspringt es in der Mitte der Rückseite der Schlundknochen etwa an jener Stelle, wo der Knochen eine stumpfe Kante bildet, die ihn in einen horizontal und vertikal aufsteigenden Teil trennt. Es zieht, an Breite allmählich gewinnend, in einem konkaven Bogen nach der Mittellinie der beiden Schlundknochen, um gegenseitig in eine sehnige Raphe auszulaufen, die wiederum in ein die vordern Enden der beiden Schlundknochen verbindendes Ligament einmündet. Das so-

eben in seinem Verlauf geschilderte Muskelpaar führt die Funktion eines Rotators aus und ist vermutlich mit dem Retractor das wichtigste Paar im Kauapparat, da es auf die Art und Weise, wie die Schlundzähne beim Kauakt die Bewegung gegen die Kauplatte als auch gegeneinander vollführen, bestimmend wirkt. Dafür spricht auch die ungleiche Entwicklung dieses Muskels bei den einzelnen Weißfischarten; relativ am geringsten ist er beim Karpfen entwickelt, bei dem Mahlbewegungen stattfinden, viel stärker sehen wir ihn bei den Leucisciden und Abramiden, wo es gilt, mittels der sog. Reißzähne der untern Schlundknochen mächtige Reiß- und Fetzbewegungen auszuführen.

M. pharyngo-clavicularis externus (Fig. 1 u. 2 *Pce*). An den *M. pharyngo-transversus* schließt sich der *M. pharyngo-clavicularis externus*, wohl der breiteste Muskel der ganzen Gruppe. Derselbe inseriert sich mit einer langen bandförmigen Sehne an dem Außenrand des horizontalen Schenkels des untern Schlundknochens, wobei er teilweise vom *M. transversus* überdeckt wird. Das allmählich schmaler werdende Bündel zieht nun schräg nach außen und vorn, überschreitet den mächtigen *M. sterno-hyoideus* (Fig. 1 *Sth*), die Verbindung zwischen Schultergürtel und Zungenbein, und endet an der verbreiterten Kante des Schlüsselbeins. Das Muskelpaar hat die Aufgabe, den Schlundknochenapparat nach vorn zu ziehen, was zur Folge hat, daß die Schlundzähne selbst von der Kauplatte entfernt werden. Seiner Funktion nach ist dieser Muskel Depressor. Sein Antagonist ist der *M. levator arc. branch. externus* (Fig. 1 *Lt*), den VETTER mit der Kiemenbogenmuskulatur vereinigt hat. Es ist ein stark entwickelter Muskel, der sich jederseits an dem freien hintern Ende des vertikal aufsteigenden Schlundknochens inseriert, steil nach oben verläuft und mit ziemlich breiter Basis am Exoccipitale und Pteroticum entpringt. Dieses Muskelpaar ist ein Heber — Levator — der beiden Schlundknochen, indem es dieselben gegen den Schädel zieht, wobei die Schlundzähne gegen die Kauplatte bewegt werden. Sonst ist von diesem Muskel nichts Besonderes zu sagen, als daß derselbe bei allen Cyprinoiden gleichen Richtungsverlauf und gleiche Funktion besitzt.

M. pharyngo-clavicularis internus (Fig. 1, 2 *Pci*). Mit diesem Namen bezeichnet VETTER (l. c.) 2 kleine Muskelpaare, die durch Differenzierung eines gemeinsamen Muskels hervorgegangen sein sollen. Ich kann mich dieser Meinung nicht anschließen, da jedes der beiden Muskelpaare seine eigne Insertion und getrennten

Verlauf findet; auch die Funktionen sind verschiedene. Wahrscheinlich ließ sich VETTER bei der Benennung dieser Muskelpaare von dem Umstande leiten, daß die Muskelpaare an dem Basalteil der Clavicula der Schultergürtel entspringen, doch sei gleich bemerkt, auch hier an verschiedenen Partien des Knochens. Da es mir fern lag, eine neue Nomenklatur einzuführen, habe ich die Benennung VETTER's beibehalten, bezeichnete aber in meinen Zeichnungen die beiden Muskelpaare mit *M. pharyngo-clavicularis internus 1 u. 2*.

M. pharyngo-clavicularis int. 1. Dieser ist ein schmaler, aber sehr kräftiger Muskel, der sich mit straffer Sehne an der untern Seite des Schlundknochens zunächst seiner Spitze inseriert. Von da zieht er jederseits in fast horizontaler Richtung nach vorn, kreuzt den *M. pharyngo-clavicularis externus* und nimmt seine Entstehung in der Nähe der Ursprungsstelle des Sterno-hyoideus an jenem innern Teil der Clavicula, der einen vorspringenden Kamm bildet. Letzterer dient auch einem Teil der longitudinalen Bauchmuskulatur zur Befestigung. Beim Karpfen ist unser Muskel in der eben kurz geschilderten Weise ausgebildet, beim Döbel und der Barbe ist er dagegen bei weitem stärker entwickelt und von keulenförmiger Gestalt. Was nun seine Funktion betrifft, so ist dieser Muskel der ausgesprochene Antagonist des oben gedachten *M. pharyngo-transversus*, da ihm zufällt, die während des Kauaktes gegen die Kauplatte in Bewegung gesetzten Zähne wiederum in ihre ursprüngliche Lage zurückzubringen. Auf diese Weise unterstützt dieser Muskel auf das kräftigste die Mahl- und Reißbewegungen der Schlundzähne.

M. pharyngo-clavicularis int. 2. Dieses am schwächsten ausgebildete Muskelpaar entspringt in feinsten Sehne an einem Ligament, welches das Ceratobranchiale des 4. Kiemenbogens mit dem dazugehörigen Copulastück verbindet, zieht allmählich breiter werdend schräg nach unten und inseriert sich an dem vordersten Ende des erwähnten Claviculakammes und zwar an jener Stelle, wo die mediane Vereinigung der beiden Schulterblätter stattfindet. Die Funktion, die dieses Muskelpaar übernimmt, ist eine geringe; deutet ja schon darauf die schwache Entwicklung dieses Muskels hin. Es zieht die horizontalen Enden der Schlundknochen nach unten, nähert dadurch die Zähne jener der Kauplatte und wird gleichzeitig zum schwachen Flexor des gesamten Visceralapparats.

Zum Schlusse erübrigt es mir, noch ein Wort über die Innervierung der genannten Muskeln zu sagen. Da mir die vortreffliche Arbeit von STANNIUS (6) „Ueber das peripherische Nerven-

system der Fische“ zu Gebote stand, war ich in die angenehme Lage versetzt, von Eigenuntersuchungen absehen zu können. Seinen Ausführungen entnehme ich, daß die Schlundzähne und ihre Muskulatur bei Knochenfischen von Ausläufern des Vagus, den sog. Rami pharyngei inferiores, innerviert werden. „Die Rami pharyngei treten von innen und hinten nach außen, vorn und unten ringförmig um den Schlund herum, bilden, indem sie sich vereinigen und wieder trennen, zierliche Geflechte und verbreiten sich in der Muskelhaut als der Schleimhaut des Schlundes. Mehrere ventrale Zweige verbreiten sich immer in den Muskeln, welche die ventralen Enden der Kiemenbogen und die Ossa pharyngea inferiora an den Schultergürtel heranziehen.“ Von dieser Innervierung macht nur ein Muskel, der *M. levator arc. branch. externus*, eine Ausnahme, indem er einen Zweig der die Kiemenbogen durchsetzenden Rami branchiales vagi erhält.

Literaturverzeichnis.

1. CUVIER, Histoire naturelle des poissons, Vol. 1, 1828.
 2. GEGENBAUR, Vergl. Anatomie der Wirbeltiere, 1901.
 3. HAEMPEL, Ueber die sog. Kauplatte der Cyprinoiden, in: Ber. Bayr. biol. Versuchsstation Fischerei München, Heft 1, 1908.
 4. HEINCKE, Ueber die Zähne der niederen Wirbelthiere, in: Z. wiss. Zool., Vol. 23, 1873.
 5. SAGEMEHL, Das Cranium der Cyprinoiden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 17, 1891.
 6. STANNIUS, Das periphere Nervensystem der Fische, Rostock 1849.
 7. VETTER, Untersuchungen zur vergl. Anatomie der Kiemen- und Kiefermuskulatur der Fische, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 12, 1878.
 8. VOGT und YUNG, Lehrbuch der vergl. Anatomie, 1889—1894.
 9. WIEDERSHEIM, Lehrbuch der vergl. Anatomie der Wirbeltiere, Jena 1886.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 8.

<i>K</i> Kauplatte	<i>Pt</i> M. pharyngo-transversus
<i>Lt</i> Levator arc. branch. externus	<i>Rt</i> Retractor arc. branch. dorsalis
<i>oB</i> obere Bogen	<i>Schl</i> Schlundzähne
<i>Pa</i> M. pharyngo-arcualis	<i>Sp</i> Spina
<i>Pec</i> M. pharyngo-clavicularis externus	<i>Sth</i> M. sterno-hyoideus
<i>Pci</i> _{1,2} M. pharyngo-clavicularis internus	<i>W</i> Wirbel

Fig. 1. Laterale Ansicht der Schlundknochenmuskulatur von *Cyprinus carpio* L.

Fig. 2. Ventrale Ansicht der Schlundknochenmuskulatur von *Cyprinus carpio* L.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

The Pseudobranchial and Carotid Arteries in the Gnathostome Fishes.

By

Edward Phelps Allis jr., Menton.

With Plates 9.

Anyone who has had occasion to consult the literature relating to the pseudobranchial and carotid arteries of fishes will well know how confusing are the frequently conflicting statements regarding these vessels, and also the frequent changes not only in the nomenclature relating to them, but also in the homologies that are implied in, or actually affirmed by, that nomenclature. Having recently had occasion to reconsult this literature, and wishing to summarize it in some convenient form for future reference, I decided to make a series of diagrams of the arteries and related vessels as they are shown or described in the several monographs and text books at my disposal. But these diagrams, to be of any use or value, would necessarily all have to be constructed according to some common plan. So I decided to adopt the type of diagram given in my work on *Amia* (ALLIS, 1900), where the internal and common carotids and the corresponding lateral dorsal aorta are shown as parts of a single straight and continuous vessel. And the diagrams so constructed, after a number of unsuccessful trials, have not only made plainly evident certain well-known homologies, but have also, and quite unexpectedly, established certain other homologies that are usually overlooked or insufficiently alluded to, and suggested still other homologies that may be of importance.

That the internal carotid and lateral dorsal aorta of vertebrates are primarily parts of a single continuous vessel is said by AYERS

(1889) to have been first expressed by ALLEN THOMPSON, in 1831. AYERS does not himself accept this proposition, at least in so far as it relates to fishes; nor apparently does RAFFAELE (1892), as will be later explained. DOHRN, on the contrary, says (1890, p. 372) that the development of these vessels, in fishes, definitely shows that the primary dorsal longitudinal vessel, on either side, includes the corresponding internal or "cerebral" carotid; and the use of the word "cerebral", together with statements made on following pages, shows beyond question that DOHRN considered that this primary longitudinal vessel included some considerable portion of that part of the internal carotid that lies anterior to the point where that artery is joined by the mandibular aortic arch. And this conclusion of DOHRN'S would seem to be confirmed by KELLICOTT'S (1905) figures of the anterior carotid arteries of *Ceratodus*, and his statement (p. 140) that those arteries of that fish develop as anterior prolongations of the lateral dorsal aortae; and by F. W. MÜLLER'S (1897) figures of the vessels in embryos of *Lepidosteus*. HOCHSTETTER (1906, p. 85), in the most recent discussion of this subject, accepts this interpretation of the vessels, apparently for all vertebrates.

On this interpretation of the vessels, my diagrams, and the conclusions deduced from them, are wholly based, and the diagrams are designed to emphasize the deductions. In the diagrams, the order in which the several arteries actually arise from the aorta and the aortic arches has in every case been strictly adhered to, but the course and direction that these vessels take, and their relative distances from each other, are all purely diagrammatic. The relations of the arteries to each other, as to internal or external, and anterior or posterior, are given as nearly as the descriptions and figures permit, but there is no pretension that they are correct. And I should here call attention to a statement made by KELLICOTT (1905, p. 195) that "among the Ganoids (MÜLLER, 1897, ALLIS, 1900) the original single branchial vessel loses its connection with the dorsal aorta and becomes the afferent branchial artery, while a single efferent branchial artery appears anterior to it, receiving its blood through the gill-capillaries and opening into the dorsal aorta". The word "anterior" is put in italics by KELLICOTT, and in so far as *Amia* is concerned, is based on the figures that I gave of the aortic arches in that fish. But that particular feature of my figures, while it may show the correct relations of the vessels, was not based on observation. I could not readily show one artery

external to the other; and as the efferent artery, lying deeper in the arch, has an apparently anterior position, and as it is said to actually be the anterior artery in teleosts (PARKER, 1886, p. 689), I so placed it in *Amia*.

In the accompanying Fig. 1, the vessels in young embryos of *Pristiurus* and *Scyllium* are shown, as given by DOHRN (1885 and 1890). The efferent glossopharyngeal artery has anterior and posterior branches, and the artery is shown as wholly separated from the afferent artery, instead of still being connected with that artery, as DOHRN gives it. The anterior and posterior branches are connected by three commissures, two intermediate and one dorsal, the latter commissure connecting the branches with the main efferent, or epi-branchial artery.

In the hyoidean arch the posterior branch of the efferent artery is alone found, and this branch is connected by commissure with the artery of the mandibular arch; the commissure joining the latter artery between the sections called by DOHRN the thyreo-spiracularis and afferent spiracular arteries. Slightly dorsal to the gill-filaments in the hyoidean arch, and hence probably at the point where the dorsal commissure would normally be found, the efferent artery of the arch is said to bend sharply forward; and from this point onward the artery is described by DOHRN as the posterior carotid. In later embryonic stages than that shown in the diagram, a commissure is said to develop between the hyoidean and glossopharyngeal aortic arches, this commissure extending backward from the sharp bend in the hyoidean artery. Where the commissure joins the efferent glossopharyngeal artery is not stated, but I assume it to be at the point where the anterior and posterior branches of that artery are united by dorsal commissure; for that is the point where the commissure joins the artery in the adult *Mustelus antarcticus* (PARKER, 1886). After this commissure has developed, that section of the aorta that lies between the dorsal ends of the hyoidean and glossopharyngeal efferent arteries is said to become relatively much reduced in all selachians (apparently not in *Chlamydoselachus*, AYERS, 1889), and to wholly abort in all the Batoidei.

From the efferent hyoidean artery, just before it joins the dorsal aorta, or from the latter artery slightly anterior to the hyoidean aortic arch — DOHRN'S two figures and his descriptions not agreeing in this —, a small branch is said to be given off; and

DOHRN, in his later work, identifies this branch as the external carotid. It will be described in connection with Fig. 2.

In the mandibular arch there is but a single continuous vessel, connected, as just above stated, by commissure with the efferent hyoidean artery. Ventral to that commissure, the mandibular aortic arch is called by DOHRN the thyreo-spiracularis artery, and it is said (DOHRN, 1885, p. 5) to arise from the anterior wall of the afferent hyoidean artery, close to the point of origin of the latter artery from the anterior end of the conus arteriosus. It is, accordingly, evident that a certain ventral portion of the thyreo-spiracularis must represent that section of the primary ventral longitudinal vessel that lay between the hyoidean and mandibular arches; and it is so shown in my diagram. Dorsal to the commissural vessel, and as far upward as the mandibular pseudobranch, the mandibular aortic arch is called by DOHRN the arteria spiracularis. Dorsal to the pseudobranch it is called the carotis interna anterior. From the thyreo-spiracularis, before it joins the arteria spiracularis (DOHRN, 1885), or from the point where it joins that artery (DOHRN, 1890), a branch is said to arise, and it is called by DOHRN the arteria mandibularis; but no branch is described or shown as arising from the anterior carotid. Such a branch is however described by DOHRN (1890) in somewhat older embryos of *Mustelus*, and is there called the arteria ophthalmica magna: and as this latter artery is also shown by CARAZZI (1905) in the adult of *Scyllium catulus*, it is quite probable that it was simply overlooked by DOHRN in his embryos of *Pristiurus* and *Scyllium canicula*. As it is not given by DOHRN, I show it in dotted lines in my diagram.

In Fig. 2 a stage is represented somewhat more advanced than that shown in Fig. 1, the diagram being based on DOHRN's figures of *Pristiurus* and *Scyllium*, on his descriptions of later stages of those same fishes and of *Mustelus* (1890), and on PARKER's (1886) figures of the arteries in *Mustelus antarcticus*. Here the hyoidean and glossopharyngeal efferent arteries are shown connected by dorsal commissure, and that section of the dorsal aorta that lies between the dorsal ends of those same arteries is shown greatly reduced in caliber. The ophthalmica magna is shown arising from the efferent mandibular artery and running directly forward, in the position of a dorsal commissure, to supply the choroid gland; which gland DOHRN is said (BALFOUR, 1881, p. 265) to have considered as a possible remnant of a premandibular gill. The choroid gland is

accordingly placed in my diagram in the position of such a gill; and that the gland, being a premandibular gill, and having lost its primary connection with the ventral aorta, would be supplied by a commissural vessel from the next posterior arch, rather than by the dorsal remnant of its own aortic arch, seems wholly probable.

The external carotid is shown arising from that section of the dorsal aorta that lies between the dorsal ends of the hyoidean and mandibular arches, but this origin of the artery is apparently not constant in selachians. PARKER (1886) gives it this origin in *Mustelus antarcticus*, HYRTL (1872) in *Acanthias vulgaris* and *Zygaena malleus*, and CARAZZI (1905) in *Scyllium catulus* and *Selache maxima*; but HYRTL shows it arising from the hyoideo-glossopharyngeal section of the aorta in *Scyllium canicula*, and CARAZZI and AYERS (1889) show it arising from the dorsal portion of the efferent hyoidean artery in *Squatina vulgaris* and *Chlamydoselachus anguineus*, respectively. And if this latter point of origin, from the dorsal portion of the hyoidean aortic arch, is the primitive arrangement, it might be taken to indicate that the artery results from the unusual development of what was primarily either a dorsal commissure between the hyoidean and mandibular aortic arches alone, or a series of such commissures between a number of prehyoidean arches. AYERS (1889) ascribes this latter origin to the continuous vessel formed by the common and internal carotids, but that can evidently not be so if those two arteries are parts of the lateral dorsal aorta. And even while it may be true of the external carotid, it seems more probable that that artery is developed from a dorsal branch of the hyoidean aortic arch, similar to those dorsal branches that actually arise from certain of the branchial arches and go to supply the dorsal muscles of the related region. The arteria temporalis, or temporo-maxillaris of HYRTL'S (1858) descriptions of the Batoidei is such a nutritive or muscle artery related probably to the first branchial arch; as are also the opercular and dorsal branchial muscle arteries of ALLEN'S (1905) descriptions of the Loricati, the branches there being related to the second branchial arch. DOHRN suggests (1890, p. 393) that the external carotid may represent a remnant of the aortic vessel of some visceral arch, and it is evident that certain of the branches of the artery have a distribution that suggests their representing, and perhaps being derived from, the ventral portion of a premandibular aortic arch. Such an origin

for a certain portion of the artery would naturally account for the relation that the artery acquires, in certain teleosts and ganoids, to the pseudobranch; and in certain higher vertebrates certain branches of the artery are actually derived from the ventral portions of the mandibular and hyoidean aortic arches, as will be later explained.

The external carotid of selachians, called by PARKER the posterior carotid and by CARAZZI the arteria orbitalis, first perforates the cartilaginous hind wall of the orbit (PARKER, HYRTL), and then has a forward course apparently ventral to the nervus opticus. In the Batoidei, it does not apparently perforate the hind wall of the orbit, and it seems, in HYRTL'S (1858) figures, to lie dorsal instead of ventral to the nervus opticus. This difference in position of the artery may be explained by the conditions found in *Amia*, where the main artery lies posterior and ventral to the nervus opticus, while an ophthalmic branch of it passes dorsal to that nerve. The greater development of the former or the latter of these two portions of the artery of *Amia*, would probably give rise to the conditions found in selachians or the Batoidei, respectively. This will be again referred to when describing the arteries in teleosts.

Fig. 3 shows the arrangement of the vessels in the adult *Mustelus antarcticus*, as given by PARKER (1886). Here the posterior efferent arteries of the hyoidean and first three branchial arches are each connected by dorsal commissure with the anterior efferent artery of the next posterior arch, and the ventral ends of all of the efferent arteries, excepting only the posterior efferent of the fourth branchial arch, are similarly connected by ventral commissures.

The mandibular aortic arch has been separated into independent dorsal and ventral portions. The ventral portion, called by PARKER the mandibular artery, has lost its connection with the ventral aorta (conus arteriosus) and acquired a secondary connection with the ventral end of the efferent hyoidean artery. The dorsal portion begins at the commissure that connects the hyoidean and mandibular aortic arches, and extends upward through the pseudobranch to the dorsal aorta; thus including a part of the afferent portion, and all of the efferent portion of the aortic arch. The afferent portion of the arch, and the hyoideo-mandibular commissure, together constitute the pseudobranchial artery of PARKER'S descriptions. The efferent portion of the artery is represented in that part of PARKER'S anterior carotid that extends from the pseudobranch up to the point where the artery is said to give off a branch *w*; PARKER'S anterior carotid

beyond that point being a part of the internal carotid prolongation of the dorsal aorta. From the efferent mandibular part of the artery the ophthalmica magna arises.

The hyoidean aortic arch is represented by the afferent and efferent hyoidean arteries of PARKER's descriptions, and then, dorsal to the commissure that connects the efferent hyoidean and glosso-pharyngeal arteries, by that part of PARKER's posterior carotid artery that extends from its origin up the point marked *x* by him. There the efferent hyoidean artery joins the dorsal aorta; the vessels *y* and *z* of PARKER's descriptions representing the greatly reduced hyoideo-glossopharyngeal section of the aorta. PARKER wrongly included the vessel *y* in the efferent hyoidean artery, the dorsal aorta, according to him, terminating anteriorly in the vessel *z*. Anterior to the point *x*, the dorsal aorta first includes a short section of PARKER's posterior carotid. Then the external carotid is given off, represented in the terminal portion of PARKER's posterior carotid, and the aorta is continued onward in one half of each of PARKER's two vessels *w*; these two vessels not primarily crossing in the middle line, as PARKER shows them, but simply anastomosing there. Beyond the point where the vessel *w* joins PARKER's anterior carotid, the so-called terminal portion of the latter artery represents the premandibular portion of the aorta.

In *Selache maxima*, the vessels are strictly similar to those in *Mustelus*, although, as described by CARAZZI (1905), they would appear to be quite different. In CARAZZI's figs. 16 and 17 it is evident that the posterior carotid up to the point where it is joined by the so-called vertebral artery is, as in *Mustelus*, simply the dorsal part of the efferent hyoidean artery, the vertebral artery and CARAZZI's median vessel *a* forming the hyoideo-glossopharyngeal section of the aorta. The aorta is then continued forward in a short section of CARAZZI's posterior carotid, and then in what CARAZZI describes as the smaller one of two branches into which that artery separates; this smaller branch anastomosing with its fellow of the opposite side at the point *c*. The larger, or orbital branch of the posterior carotid is the external carotid of my nomenclature, and it is said to separate into three branches, on the smallest one of which a small glomus (gomitolo) is said to form. From this glomus, formed on a branch of the posterior (external) carotid, two branches are said to arise, one of which CARAZZI considers to be the arteria ophthalmica magna; this artery thus being said to here arise from

the posterior instead of from the anterior carotid, and this being said to be unique in all Squalidae studied up to that time. If, however, CARAZZI's description of the anterior carotid (my efferent mandibular artery) of *Selache* be considered, it will be seen that that artery separates, in the orbit, into two parts, one of which forms a glomus in the orbit while the other penetrates the cartilage of the skull to join, at the point *c* in CARAZZI's figure, not only its fellow of the opposite side, but also the so-called smaller branches of the posterior carotids of opposite sides. From some point on this latter branch of the anterior carotid it is evident that a cerebral artery must have its origin. CARAZZI does not show this latter artery, and it may take its origin from the point marked *c* in his figures. But, whatever its point of origin, the anterior carotid (my efferent mandibular artery) must there fall into the dorsal aorta (internal carotid), as it does in other selachians. The arrangement is then strictly comparable to that shown in my Figs. 2 and 3; and that part of the anterior carotid (efferent mandibular artery) on which the glomus is said to form becomes the ophthalmica magna, the glomus itself representing the choroid gland. The glomus on the external carotid is therefore some other glandular structure.

In *Chlamydoselachus anguineus* (Fig. 4) the vessels, as given by AYERS (1889), differ in some respects from those in the fishes so far considered. AYERS' two figures of the vessels in this fish do not strictly agree, but it is evident that the dorsal end of the efferent hyoidean artery, and that section of the dorsal aorta that lies between the hyoidean and glossopharyngeal arches, are exactly as in *Mustelus* and *Selache*. AYERS considers the dorsal part of the efferent hyoidean artery to be represented in what I show as the dorsal hyoideo-glossopharyngeal commissure. And the dorsal part of the efferent hyoidean artery, as shown by me, is represented in AYERS' common carotid and a part of his internal carotid, and is considered by AYERS as a dorsal hyoideo-mandibular commissure: the common and internal carotids being considered by AYERS, as already stated, as a vessel resulting from the fusion of a line of dorsal commissures that primarily connected a series of prehyoidean efferent arteries one with another.

The efferent mandibular artery of *Chlamydoselachus* differs from that in *Mustelus* and *Selache* in that there is no ophthalmica magna shown arising from it; and the external carotid differs from that in the same two fishes in that it is shown arising from the efferent hyoidean

artery instead of from the dorsal aorta between the hyoidean and mandibular aortic arches; an origin ascribed also to the same artery in *Squatina*, by CARAZZI (1905).

A further point in which *Chlamydoselachus* differs from the other selachians considered, and also from all other elasmobranchs that I find described, is that the point where the dorsal aorta (internal carotid) anastomoses (crosses, AYERS), in the median line, with its fellow of the opposite side, lies anterior to the point where the vessel is joined by the mandibular aortic arch instead of posterior to that point. Furthermore, according to AYERS' descriptions, the internal carotids do not enter the cranial cavity and there terminate in cerebral branches; for on p. 199 he says that these arteries, after entering the pituitary space, unite with the dorsal aorta, and on p. 198 he says that one of several well defined layers of connective tissue "bridges over the pituitary depression, and thus excludes the internal carotids from the cerebral cavity". This statement, and the figure given by AYERS in illustration, definitely establish the existence in *Chlamydoselachus* of an intramural pituitary space immediately in front of and partly beneath the so-called pituitary prominence, which prominence is evidently the Sattellehne of German descriptions of elasmobranchs, and the prootic bridge of English descriptions of teleosts: and as the internal carotids of teleosts anastomose while traversing the myodome of the fish, it is evident that the intramural pituitary space of *Chlamydoselachus* is a rudimentary myodome not yet opened into the orbit. That such a space must exist in elasmobranchs, and that it represents a rudimentary condition of the myodome, I have fully set forth in a work now in press, but I did not notice, at the time, this description of the space in *Chlamydoselachus*. It is evident that the internal carotids of *Chlamydoselachus* must, at some point within this myodomie space, turn upward and enter the cranial cavity as the cerebral branches of those arteries; these terminal portions of the arteries having apparently been wholly overlooked by AYERS.

AYERS shows and describes, in *Chlamydoselachus*, a small median vessel, which runs directly forward from the point where, according to his nomenclature, the dorsal aorta is joined by the third pair of aortic roots; that is, in the nomenclature employed by me, from the point where the lateral dorsal aortae unite to form a single median trunk. This vessel is said by AYERS to extend forward to the pituitary body, and it is called by him the cranial aorta, that being

the name given by HYRTL to a similar vessel said to have been found by him in *Scyllium*. This median vessel, described in these two fishes, has been discussed by both DOHRN and CARAZZI, and there seems some doubt as to its existence; or, if it exists, as to its being an artery. I have accordingly not given any consideration to it in my diagrams.

In the adults of *Raja* (Fig. 5) and *Torpedo* (Fig. 6) the efferent branchial arteries are each formed, according to HYRTL (1858), by the union of the two arteries that lie one anterior and the other posterior to a given branchial slit, this thus being an arrangement similar to that found in *Mustelus antarcticus* (Fig. 3). In both *Raja* and *Torpedo*, as also in *Mustelus antarcticus*, the two branchial arteries that lie in a given arch are said to be connected by commissure, but whether this commissure is a dorsal one, or an intermediate one, is not evident from the descriptions. I have shown it as an intermediate one, as are the two found in *Mustelus*. The posterior hyoidean and anterior glossopharyngeal arteries are connected, both in *Raja* and *Torpedo*, by what DOHRN considers as but a single vessel, and he considers this single vessel as the homologue of the ventral one of the two vessels that connect the same two arches in *Mustelus antarcticus*; that is, as a dorsal commissure and not as a portion of the dorsal aorta. While this would seem to be true of *Torpedo*, where DOHRN (1890. p. 411) says that the hyoideo-glossopharyngeal section of the aorta is completely aborted even in 12 mm embryos, it may not be true of *Raja*. For, in the adult *Raja*, HYRTL shows this connecting vessel double in its posterior portion, and it seems a proper inference that the two wholly separate vessels of *Mustellus* may have here, in *Raja*, simply partially coalesced to form a single branching vessel.

In *Raja* the dorsal portions of the aortic arches do not apparently differ from those in selachians, but the external carotid would seem, from HYRTL's figures, to run dorsal to the optic nerve instead of ventral to it. The artery *o* of HYRTL's figure of *Raja*, on his tab. 5, is of course the commissure between the hyoidean and mandibular arteries, and the artery *l* a part of the afferent mandibular artery. The efferent mandibular artery is represented in the two vessels lettered *k* and *h*, and the arteria ophthalmica magna in the vessel *i*. The mandibular aortic arch accordingly joins the dorsal aorta anterior to the point where that artery is connected by anastomosis with its fellow of the opposite side, as it does in

all the selachians I have considered, excepting only *Chlamydoselachus*; and the external carotid has its origin from the dorsal aorta posterior to this point of anastomosis and anterior to the hyoidean aortic arch, as in most selachians.

In *Torpedo*, the vessels are practically as in *Raja*, excepting that there are no afferent or efferent pseudobranchial, or ophthalmica magna arteries; these arteries being found in young embryos of *Torpedo*, but, according to DOHRN (1890, p. 415), soon aborting, and in 28 mm embryos being wholly resorbed. The external carotid is shown by HYRTL definitely running dorsal to the optic nerve, instead of ventral to it; but this may be in error, for DOHRN'S (1890, p. 412) description of the course of the artery in embryos would certainly seem to indicate that it lies posterior and ventral to the nerve. An important branch is sent from this artery to the spiracular canal, the branch breaking up in the constrictor muscle and the mucous membrane of that canal, and also in the "kaum mehr kennbaren sogenannten Nebenkieme" (HYRTL, 1858, p. 7): and if HYRTL'S figure of *Torpedo* be compared with his figure of *Raja* it will be seen that this branch of the external carotid of *Torpedo* corresponds strikingly in position, and in general relations to the other vessels, to the portion *k* of the efferent spiracular artery of *Raja*. So striking is this similarity that one is led to wonder if there may not be some error here, either in observation or in the figure; or if, perhaps, this branch of the external carotid of the adult *Torpedo* may not, in embryos, have been connected with the so-called ophthalmic branch of the internal carotid, which passes so close to it, instead of with the external carotid. This branch of the external carotid, together with the proximal portion of the arteria ophthalmica of HYRTL'S descriptions would then constitute an efferent mandibular artery strictly similar to that of *Raja*, and the distal half of the arteria ophthalmica of HYRTL'S descriptions of the adult would be the ophthalmica magna of embryos. And that this latter supposition may be the proper one would seem to be indicated by certain of RAFFAELE'S conclusions.

RAFFAELE (1892) finds, in young embryos of *Torpedo*, that the mandibular aortic arch of either side curves inward near its dorsal end, and immediately in front of the blind anterior end of the gut, touches and coalesces, in the middle line, with its fellow of the opposite side, to form a large median cephalic vascular sinus. The two arteries are then said, on p. 447, to separate again, and running

upward and backward around the anterior end of the gut to fall into ("si uniscono alle") the two lateral dorsal aortae. On p. 448 to 450 it is, however, said: that the two mandibular arteries coalesce to form the large median cephalic sinus; that "Piu dorsalmente, il seno si biforca indietro nelle due aorte"; that two short but ample diverticula are sent forward from the sinus, one on either side, and that these diverticula "devono considerarsi come la continuazione delle arterie mandibulare"; and that the diverticulum of either side is continued directly forward as a vessel called by RAFFAELE V_3 . On p. 473 it is further said that while the ventral part of the cephalic sinus represents a continuation of the mandibular arteries, its dorsal portion is a continuation of the "cephalic" aortae; and it is then suggested that the sinus may represent the dorsal ends of a certain number of preoral arches coalesced with each other and also with the related portions of the aortae. PLATT (1891) considers the same sinus, in embryos of *Acanthias*, as a simple anastomosis, or cross-commissure, between the anterior ends of the aortae at the points where they are joined by the mandibular aortic arches; and as this accords with the conditions found in the adult, I have so shown it in the accompanying Figs. 7 and 8.

But, whatever the primitive position of the cephalic sinus, it seems certain, from RAFFAELE'S descriptions, that the lateral aorta of either side, if it is actually continued forward beyond the sinus, must be so continued in the corresponding anterior diverticulum of the sinus, and then probably in RAFFAELE'S vessel V_3 ; and it is so shown in my diagrams. RAFFAELE'S vessel V_1 , said by him to arise from the mandibular artery near its dorsal end, then becomes the arteria ophthalmica magna; and as such the corresponding vessel is considered by PLATT (1891) in *Acanthias*. V_2 would then have the position of a premandibular artery; and the supposition that it may be that artery is in accord with RAFFAELE'S statement (p. 457) that, in later stages, this vessel assumes colossal proportions, and becomes a ring encircling the optic stalk; much as a choroid gland does.

In later stages of *Torpedo*, the anterior diverticula of the cephalic sinus are said to abort, and the blood-current that formerly ran forward through each of them, is then turned downward in the dorsal end of the corresponding mandibular artery and forward in the vessel V_1 ; this latter vessel being said to then become the internal carotid. What the course of the blood-current in this artery is after it gets to the point where, in younger stages, V_1 is joined

by V_2 , is not stated; but as the blood must somehow get into the arteria profunda cerebrale of RAFFAELE'S descriptions, and as the vessels V_2-V_5 are said by him to later become parts of the venous system, it would seem as if the arterial current must necessarily follow the outer line of vessels shown in RAFFAELE'S fig. 18. The accompanying Fig. 8 shows what would seem to necessarily be the condition at this stage, but while it may correctly show exceptional, or perhaps simply transient, conditions in this fish, it can not show the conditions in any vertebrate in which the internal carotid represents the primary anterior prolongation of the lateral aorta. On the contrary, it would seem to show that the internal carotid is developed, as claimed by AYERS (1889), from the dorsal commissures of certain premandibular aortic arches; a conclusion which RAFFAELE would probably not be willing to accept. The subject evidently needs further investigation.

The arrangement of the vessels in ganoids and teleosts can now be considered, and it will be best to begin with *Amia*.

In *Amia* I have already fully described, and diagrammatically illustrated the pseudobranchial and related arteries (ALLIS, 1897 and 1900), but as the accompanying diagram, Fig. 10, differs slightly from my earlier ones, a brief description of the vessels should be given. In young larvae the common carotid and the basal portion of the internal carotid of either side together form a most evident and direct anterior prolongation of the corresponding lateral dorsal aorta. In these young larvae, from 6 mm. to 10 mm. in length, I did not trace the carotid forward beyond the mandibular aortic arch, and in my figures I do not show an arteria ophthalmica magna; probably because it was a small and apparently unimportant vessel. In older larvae, the internal carotid, in its premandibular course, enters the cranial cavity, and there separates into three parts, one of which is the optic artery, and the other two the anterior and posterior cerebral arteries. The posterior cerebrals of opposite sides are connected by a short cross-commissure, this commissure closing the circulus cephalicus anteriorly, but evidently being the homologue of the anterior anastomosis shown in my figures of *Mustelus* and *Raja*, and not of the posterior one. The latter commissure seems wholly wanting in *Amia*, for no other anastomosis or commissure between vessels of opposite sides is described by me, and that I did not overlook such a commissure finds confirmation in WRIGHT'S (1885) statement that "no circulus cephalicus is formed by the internal carotids".

Posterior to its three terminal branches, and while transversing what is either the extreme hind end of the orbit or the anterior end of the myodome, the internal carotid, both in old larvae and in the adult, is connected by a small vessel with the large so-called efferent pseudobranchial artery, this small vessel being always described as a commissural connection between the two large arteries. This so-called commissural vessel, so relatively unimportant in the adult, is however the greatly reduced dorsal end of the mandibular aortic arch, as my figures of young stages make evident, and it and that portion of the so-called efferent pseudobranchial artery that lies proximal to it, together form the homologue of the anterior carotid of selachians. That portion of the so-called efferent pseudobranchial artery that lies distal to the commissure, although appearing as the direct and main continuation of the artery, is then simply a branch of the true efferent artery, and it alone is the homologue of the arteria ophthalmica magna of selachians.

The next posterior branch of the internal carotid is a small branch sent forward in the palatine canal as the main artery turns upward to leave that canal and pierce the overlying cartilage of the basis cranii. If this overlying cartilage were to be resorbed, as it is in the Loricati, this small artery would have an origin from the internal carotid greatly resembling that of the orbito-nasal artery of ALLEN'S (1905) descriptions of the latter fishes; but its forward course in the palatine canal, without entering the orbit, would seem to indicate that it can, at most, only represent a portion of the latter artery. Moreover, this artery of *Amia* runs forward mesial to the ophthalmica magna, instead of lateral to that artery, as the orbita-nasal of teleosts does.

The next posterior branch of the lateral aortic trunk, here called the common carotid, is the external carotid artery. The full course of this artery I did not trace, but it runs forward and downward and is doubtless distributed to palato-quadrate and pre-mandibular regions, as it is said to be in teleosts. It is an artery that apparently develops in somewhat late embryonic stages, for it is not shown in my figures of 6 mm and 7 mm embryos; and even in my figure of a 9 mm embryo it is shown as a small and unimportant branch that apparently was not at the time considered of any especial importance. In all the earlier stages in which it is found, it does not have any apparent connection with the pseudo-branch, but in later stages it acquires such a connection; and,

under the assumption that a portion of this carotid artery is developed from remnants of the ventral portion of the premandibular aortic arch, the branch that goes to the pseudobranch is shown in the accompanying diagram in the position of an intermediate commissure between that arch and the mandibular arch.

The external carotid, if it represents, as I have suggested, a dorsal nutritive or muscle branch, would seem to here, in *Amia*, represent such a branch of the efferent glossopharyngeal rather than of the efferent hyoidean artery. In *Ameiurus* and *Ceratodus*, the artery has an independent origin from the former artery, as will be later described.

The next posterior vessel that arises from the dorsal aortic trunk, here still called the common carotid, is the artery described by me as the hyo-opercularis, and this artery has been shown by me (ALLIS, 1900) to be a dorsal remnant of the hyoidean aortic arch. It sends certain branches downward in the hyoidean arch, and a small branch forward through the trigemino-facialis chamber and then forward and downward with the external carotid (ALLIS, 1897).

The next posterior vessel is the efferent artery of the first branchial arch, which acquires in *Amia*, as in selachians, a ventral connection with the ventral end of the afferent mandibular artery. The latter artery then supplies, for a time, arterial blood to the pseudobranch, but after that organ acquires a connection with the external carotid the afferent mandibular artery diminishes in importance, and apparently, in the adult, has wholly lost its connection with the pseudobranch. The ventral portion of the mandibular artery, however, persists as an artery supplying certain regions, as does also the ventral portion of the hyoidean artery; this latter artery being distributed to the operculum.

In teleosts, the arteries, as described by various authors, vary considerably in detail but not, apparently, in principle. In Fig. 11 the arrangement of the vessels in the Loricati, as described by ALLEN (1905) and myself (in press), is given, and it is so closely similar to that in *Amia* that no general description is necessary. The only important differences are; that the ventral portion of the mandibular aortic arch is retained as an afferent pseudobranchial artery; that the afferent pseudobranchial branch of the external carotid joins the afferent mandibular artery below the pseudobranch instead of at that organ; that the dorsal portion of

the mandibular aortic arch, which in *Amia* connects the ophthalmica magna with the internal carotid, is wanting; that the ophthalmicae magnae of opposite sides are connected by a commissure not found in *Amia*; that the internal carotids of opposite sides anastomose in the median line, as in elasmobranchs; that there is an orbito-nasal artery, not evident in *Amia*; and that ALLEN shows no artery that can be identified as representing the ventral portion of the hyoidean aortic arch. ALLEN furthermore does not show any vessel that could in any way represent the hyo-opercularis of my descriptions of *Amia*; and yet I found, in all the specimens of the Loricati that I examined, a vessel which, in part at least, would seem to certainly represent that artery. All of the specimens that I examined in this connection were examined by sections, and all of them were small adults and not embryos. one specimen of *Lepidotrigla pini* having a length of 63 mm, and hence clearly being an adult fish. The artery, in all these specimens, is small, as it is *Amia*, and, as in that fish, traverses the trigemino-facialis chamber with the external carotid. It, however, seems to be, in all of the mail-cheeked fishes, a degenerating vessel, and its point of origin from the aorta could not be definitively established excepting in the two Dactylopteri that were examined. In all the specimens of all the other fishes examined it seemed to arise sometimes from the aorta and sometimes from one or the other of the first three efferent branchial arteries; but the origin could never be positively established. Furthermore, the vessel, in these fishes, branches much more frequently than in *Amia*, and while it would seem to represent the hyo-opercularis of that fish, it may perhaps simply be a nutritive vessel of some sort. My published statement regarding it (ALLIS, 1907) is certainly more positive than the facts warrant.

The orbito-nasal artery of the Loricati is apparently an artery peculiar to teleosts. In the specimens that I have examined it arises from the internal carotid, either slightly before or just as that artery traverses the internal carotid foramen between the prootic and the ascending process of the parasphenoid. The artery then traverses the myodome, and having entered the orbit, passes lateral to the arteria ophthalmica magna, there always coming into very close relations with that artery, and in several specimens even perforating its sheath. In one specimen, a small vessel left the orbito-nasal, ran directly to the ophthalmica magna and apparently definitely joined it; but the sections of this specimen were 20 μ

thick, and while the connection with the orbito-nasal was evident, that with the ophthalmica magna could not be positively established. Exactly similar conditions are found in *Scomber*, the only other teleost I have examined in this connection. In an earlier work, I stated (1903, p. 93) that in the adult of that fish the internal carotid receives a delicate communicating branch from the ophthalmica magna. My present work leading me to think this exceptional in the specimen examined, if not in error, I have examined the vessels in a single series of sections that I have of one half of the head of a small but adult *Scomber*, and I find the conditions exactly similar to those in the Loricati. A small branch is sent from the orbito-nasal artery to the ophthalmica magna, and pierces the membranous sheath of the latter artery; the connection being so intimate that even in sections the branch might be considered as a communicating one, had one not been specially put on guard against such an interpretation of the relations.

The conditions, both in *Scomber*, and in the Loricati, would thus seem to indicate that the orbito-nasal was originally connected by commissure, or by anastomosis, with the ophthalmica magna, and that it is actually shown in process of separation from that artery. If this be so, some basal portion of the orbito-nasal must represent that dorsal portion of the mandibular aortic arch that lies between the ophthalmica magna and the internal carotid. The remaining, distal portion of the orbito-nasal would then either represent a dorsal nutritive, or muscle branch of the same aortic arch, similar to those already referred to on more posterior arches, or simply be a specially developed prolongation of the dorsal remnant of the arch, after that remnant had been pinched off from the ophthalmica magna. The orbito-nasal of teleosts, it is to be noted, while it appears to replace functionally, in those fishes, a part of the external carotid of elasmobranchs, can not well be a detached branch or portion of that artery; its course through the myodome apparently forbidding this. And an independent orbito-nasal artery, or anything resembling it, I do not find described either in elasmobranchs or in ganoids, unless those small branches of the internal carotid that traverse the palatine canal in *Amia* and *Lepidosteus* represent the artery; which, as already stated for *Amia*, seems improbable.

DOHRN (1886) assigns a totally different fate to the dorsal portion of the mandibular aortic arch. He first says that this portion of the arch, the part that lies between the ophthalmica magna

and the internal carotid, is not found in any adult teleost; VIRCHOW (1889) making the same statement. DOHRN then further says that this portion of the mandibular aortic arch is found in very young stages of teleostean embryos, exactly as it is in selachians; that it first diminishes in relative importance; is then pinched off from the internal (posterior) carotid; and then immediately goes to form a small commissure extending from the ophthalmica magna of one side to that of the other. While this may be so, it seems to me less probable than the utilization of the vessel for an orbito-nasal; and, furthermore, DOHRN's figures are not strictly in accord with the supposition he makes. In his fig. 1, for example, of the vessels in a 11 mm trout embryo, the ophthalmica magna is shown arising from the lateral aortic trunk some little distance anterior to the point where that trunk is joined by the dorsal end of the efferent pseudobranchial artery. Here, if the dorsal end of the latter artery were to be pinched off from the aortic trunk (posterior carotid), as DOHRN describes, it manifestly could not become a commissure between the ophthalmicae magnae of opposite sides.

HOCHSTETTER (1906, p. 93) gives a somewhat different account of the formation of the commissure between the ophthalmicae magnae. He says that the internal carotids are primarily independent of each other; that they later become connected by cross-commissure in the plane of the dorsal ends of the mandibular aortic arches, and that still later this anastomosis is split up in such a way that the ophthalmicae magnae become connected by cross-commissure, those arteries at the same time losing their connection with the internal carotids.

The ophthalmic branch of the external carotid of *Amia* is apparently represented in the Loricati by the sclerotic-iris artery of ALLEN's descriptions. One branch of this artery enters the cranial cavity and becomes the anterior cerebral artery, a second branch, according to ALLEN, entering the "skull" to reissue as the iris artery; this latter artery however probably simply traversing a chamber in the skull wall, and not entering the cranial cavity at all.

The arteria hyoidea, or afferent pseudobranchial artery, is shown in my diagram as the mandibular aortic arch, because of DOHRN's statement (1886, p. 166), later confirmed by MAURER (1888, p. 20), that it belongs to that arch and not to the hyoidean arch.

In teleosts other than the Loricati, the pseudobranchial arteries

may present the arrangement shown in my diagram, or either one of the two afferent pseudobranchial vessels there shown may be wanting (JOHANNES MÜLLER, 1839, and MAURER, 1884). The dorsal afferent vessel may even arise as a separate and independent branch, either from the internal carotid, as in *Gadus* (JOHANNES MÜLLER, 1839), or from the efferent glossopharyngeal artery, as in certain specimens of *Lophola ilus* (SILVESTER, 1904). Whether, in either of these cases, the vessel is the homologue of the corresponding vessel in the Loricati, or not, can not be told from the descriptions. That this branch of the external carotid, as found in the Loricati, might split off from the main artery, down to its root, and so become an independent branch of the common or internal carotid, is evidently possible, but unless it is split off in very early embryonic stages, it would certainly still have to pass through the trigemino-facialis chamber, where such a chamber exists. In *Lopholatilus* the chamber is apparently present, for SILVESTER says that his hyo-opercularis artery "passes through the facial foramen" about 1 cm from its point of origin", and SILVESTER's hyo-opercularis, although said by him to be the homologue of the artery so-called by me in my descriptions of *Amia*, is the external carotid of those descriptions; SILVESTER's external carotid being the orbito-nasal artery. In *Gadus*, on the contrary, the trigemino-facialis chamber is wanting, or more correctly, it exists but its outer wall is wholly membranous, as I have fully explained in a work now in press. Here, then, it would seem possible for a branch of the external carotid to split off from that artery and so acquire an independent origin from the internal carotid. But, if MÜLLER's (1839) figures of *Gadus* be consulted, it will be seen that it is much more reasonable to assume that the afferent pseudobranchial vessel, *f*, has been split off from the orbito-nasal, than that it has been so split off from the external carotid. If then the orbito-nasal artery of teleosts is, as I have suggested, developed from the dorsal portion of the mandibular aortic arch, the afferent pseudobranchial artery of *Gadus* might represent a persisting, but slightly modified condition of the primary relations to the pseudobranch; or a reestablishment of such relations. And that this may possibly be the case is suggested by the conditions found in *Ameiurus*.

In *Ameiurus*, the external carotid, as described by MCKENZIE (1884), has an independent origin from the efferent glossopharyngeal artery, near its dorsal end, and it does not apparently traverse a

trigemino-facialis chamber. The internal carotid arises from the efferent glossopharyngeal artery slightly dorsal to the external carotid, and it is said to thicken, a short distance from its origin, into a gland-like structure which represents the remains of the pseudo-branch. The internal carotid is said to pass directly through this "rete mirabile", from end to end, and, although nothing is said about it, the artery must certainly give one or more branches to the structure, for according to the descriptions the structure has no other possible afferent arterial connection. From the structure the ophthalmica magna and three small encephalic arteries arise, aside from the anterior, orbito-nasal prolongation of the internal carotid itself. The anterior and posterior encephalic arteries each anastomose, inside the cranial cavity, with their fellow of the opposite side, but whether or not one or the other of these two anastomoses is the homologue of the intramyodomic anastomosis of the internal carotids in the Loricati can not be told. MCKENZIE apparently thinks not, for he says there is no circulus cephalicus in the fish. RIDEWOOD (1899), however, shows the internal carotids of *Silurus* apparently regularly united by commissure, as in other teleosts.

The conditions in *Ameiurus* would accordingly seem to indicate a line of descent for these vessels other than that that leads through *Amia* to teleosts. For, when the arteria hyoidea, or mandibular afferent artery, had for some reason or other ceased to give an adequate blood supply to the pseudobranch, that organ apparently acquired the necessary supply, in *Ameiurus*, by way of its primary connection with the internal carotid, instead of, as in *Amia*, by way of a secondary connection with the external carotid. And, in acquiring this relation to the internal carotid, the pseudobranch has apparently first become sessile on that artery, and has then enveloped it, so that the ophthalmica magna and encephalic arteries appear to arise directly from the pseudobranch instead of from the efferent mandibular and internal carotid arteries respectively. The vessels in *Gadus* may perhaps, as already stated, be related to this evident arrangement in *Ameiurus*, rather than to that in the Loricati; as are probably also those in *Esox lucius* (MAURER, 1884).

In Fig. 12 the arrangement of the vessels, as given by F. W. MÜLLER (1897), in a 26 mm larva of *Lepidosteus* is shown. Here the afferent hyoidean and mandibular arteries are both retained, and there is both an opercular gill and a mandibular one. A commissure connects the hyoidean and mandibular aortic arches. The

mandibular aortic arch has acquired a secondary connection with the ventral end of the efferent glossopharyngeal artery, and, in this 26 mm larva, there arises by anterior and posterior branches each of which is shown as in capillary connection with the corresponding branch of the glossopharyngeal artery.

In MÜLLER'S figure of this 26 mm larva the dorsal end of the hyoidean aortic arch is wholly wanting. A portion of the efferent portion of the arch is said to persist as the "dorsales Randgefäss des Kiemendeckels" of MÜLLER'S nomenclature, but the dorsal section of the aortic arch, between this "Randgefäss" and the aorta, has wholly aborted. Thinking this unusual, because of the persistence of this part of the aortic arch in *Amia*, I looked for it in sections that I have of a 55 mm *Lepidosteus*, and there find it as a small branch that arises from the common carotid, sends a branch to the spiracular cleft, and then itself takes a course in relation to what I take to be, from my very superficial examination, the truncus hyoideo-mandibularis facialis. WRIGHT (1885) also quite certainly found this artery, for on p. 484 of his work he refers to a small branch of the carotid that escapes "with the facial behind the hyomandibular cleft", and anastomoses with a small branch that "is continued dorsal from the anastomosis which supplies the afferent artery of the pseudobranch"; the two branches together apparently forming the complete dorsal end of the hyoidean arch.

The external carotid does not, according to MÜLLER'S descriptions, send a branch to the pseudobranch; and it is to be noted that this carotid artery is first shown by MÜLLER in a 16 mm larva, a larval stage in which the dorsal section of the hyoidean aortic arch is first shown by him as wanting. The artery appears suddenly, well developed, without any explanation.

MÜLLER says (1897, p. 498) that the efferent pseudobranchial artery of *Lepidosteus* sends an arteria ophthalmica magna to the eye, exactly as it does in *Acipenser* and selachians. He does not, however, show this artery in any of his figures, and as WRIGHT (1885) does not mention it, and as I have failed to find it in my 55 mm larva, although I have looked especially for it, MÜLLER must be in error. There is also no choroid gland in *Lepidosteus*, this naturally accounting for the absence of the artery.

MÜLLER shows no connection between the efferent pseudobranchial arteries of opposite sides, and he definitely states that there is nowhere any such connection between the internal carotids;

and WRIGHT seems to fully confirm this latter statement by his own statement that the internal carotids do not form a circulus cephalicus. But as WRIGHT also says that there is no circulus cephalicus in *Amia*, in which fish an intracranial connection between the two carotids is found, this latter connection may possibly also be found in *Lepidosteus*.

Of *Acipenser* the only descriptions I have are by JOHANNES MÜLLER (1839) and VIRCHOW (1890), and these two descriptions do not wholly agree. According to MÜLLER the afferent hyoidean artery is a branch of the afferent artery of the first branchial arch, while according to VIRCHOW, it would seem to be a prolongation of the posterior efferent artery of that arch, the branch being called by VIRCHOW the ramus opercularis. Assuming VIRCHOW to be correct, I have tried to give, in the accompanying Fig. 13, the vessels as he describes them; but as VIRCHOW gives no figures, does not describe all the branches mentioned, and does not even give the order in which the branches arise from the several arteries, the diagram is simply tentative.

The arteria retrohyomandibularis of VIRCHOW's descriptions is said to arise "aus dem Stamme, welcher von der ersten Aortenwurzel (A. efferens branchialis I) nach vorn läuft". and as the trunk (Stamme) here referred to must be the posterior carotid of MÜLLER's descriptions, the arteria retrohyomandibularis is probably the homologue of the external carotid of *Amia* and *Lepidosteus*. This retrohyomandibularis artery of *Acipenser* is said to give off, first of all, a strong branch to the M. protractor hyomandibularis, after which one branch is sent to the M. retractor hyomandibularis and opercularis, and another backward to the hyoidean gill. A second branch to the hyoidean gill may be sent backward from the branch to the M. retractor hyomandibularis and opercularis, but as this is said not to be constant, the branch is represented by dotted lines in my diagram. What the further course and distribution of the artery is VIRCHOW does not say, but as the artery, in drawings that I have of *Polyodon*, is shown running forward dorsal to the nervus opticus, I so show it, in dotted lines, in *Acipenser*.

VIRCHOW considers the arteria retrohyomandibularis as one of two arteries that must represent the efferent artery of the hyoidean arch; the other artery being a vessel that extends from the hyoidean gill to the efferent glossopharyngeal artery, but said by VIRCHOW to be of inconstant occurrence. This second supposition I consider

as the partly correct one, the vessel referred to being formed in part by the efferent hyoidean artery, and in part by a dorsal commissure between that artery and the efferent glossopharyngeal artery, as shown in my diagram in dotted lines.

The afferent artery of the hyoidean arch, the ramus opercularis of VIRCHOW'S descriptions, is said to be a branch of the lateral one of two branches into which the ventral prolongation of the efferent glossopharyngeal artery separates when it reaches the transverse plane of the first gill cleft. What becomes of the median one of these two branches is not stated. What remains of the lateral branch, after the ramus opercularis is given off, is the afferent mandibular artery, the afferent hyoidean and mandibular arteries thus both here having acquired a secondary connection with the ventral end of the efferent glossopharyngeal artery. Having separated from the afferent hyoidean artery, the afferent mandibular artery sends a branch to the M. constrictor and another to the corner of the mouth (*R. angularis*), and then receives a commissural branch from the hyoidean gill and becomes the afferent spiracular artery of VIRCHOW'S descriptions.

VIRCHOW does not describe an efferent spiracular (mandibular) artery, but MÜLLER says that this artery separates into two parts, one of which is the arteria ophthalmica (ophthalmica magna) and the other an artery that supplies the brain; branches of this latter artery being said to join the posterior carotid. In my diagram these latter branches are shown as a single vessel which forms that part of the internal carotid that lies between its point of separation from the external carotid and the point where it is joined by the dorsal end of the mandibular aortic arch. The distal portion of what MÜLLER describes as the cerebral branch of the efferent spiracular (mandibular) artery then becomes the anterior portion of the internal carotid, as in *Amia* and selachians, and the ophthalmica magna arises from the efferent mandibular artery as a branch of that artery. The main blood-current to the brain accordingly goes through the efferent pseudobranchial artery, as MÜLLER states, and not through the internal carotid, but this, while it may constitute a physiological peculiarity, does not constitute an anatomical one. *Ameiurus*, as MCKENZIE has stated, resembles *Acipenser* in this apparent origin of the encephalic arteries from the pseudobranch.

In *Polyodon* the arrangement of the vessels apparently resembles that in *Amia*, rather than that in *Acipenser*, this statement being

based on very careful drawings sent me by Mr. W. F. ALLEN, made by him two years ago, while still attached to my laboratory, from dissections of injected fishes. Mr. ALLEN's drawings do not definitely show whether the afferent pseudobranchial artery belongs to the hyoidean or the mandibular arch, but as the hyoidean gill is suppressed in this fish it would seem as if the vessels related to it would also be largely suppressed, as they are in *Amia*. The drawings show no vessel that would seem to be the hyo-opercularis artery. The internal carotid, as identified by Mr. ALLEN, is shown arising from the pseudobranch, as its efferent artery, this artery being connected by a long and small commissural vessel with the external carotid. The arrangement of these arteries is therefore as in *Acipenser*. The internal carotids of opposite sides are connected by commissure, but this commissure is intracranial in position, lying between the saccus vasculosus below and the base of the brain above.

In *Ceratodus* (Fig. 9), as described by KELLICOTT (1905), that section of the dorsal aorta that lies between the dorsal ends of the hyoidean and glossopharyngeal aortic arches aborts, as in the Batoidei, and the hyoidean arch acquires secondary connections with the efferent glossopharyngeal artery, first by means of a ventral commissure, and later, by a smaller dorsal one. The internal (anterior) carotid of the adult is accordingly formed, as in selachians, by the dorsal portion of the efferent hyoidean artery together with the prohyoidean portion of the lateral dorsal aorta. But, the hyoidean aortic arch itself, of the adult, is said to be a secondary formation; the primary arch aborting, excepting only a small dorsal remnant, and a secondary arch being developed from that remnant combined with what is said to be, in all probability, a branch that develops upward in the hyoidean arch from the ventral end of the anterior efferent glossopharyngeal artery. The internal (anterior) carotid of *Ceratodus* thus differs from the internal (posterior) carotid of elasmobranchs only in that it may not include a strictly equivalent portion of the dorsal end of the primary hyoidean aortic arch.

The internal carotid of *Ceratodus* is connected with its fellow of the opposite side by a commissure that lies, as is probably the case in teleosts, anterior to the dorsal end of the mandibular aortic arch, instead of, as in most selachians, posterior to that arch. Whether this commissure in *Ceratodus* is extracranial or intracranial can not be told from KELLICOTT's descriptions, but it would seem, from GÜNTHER's (1871) descriptions, to be intracranial. The artery

apparently has no orbito-nasal branch, agreeing in this with elasmobranchs and not with teleosts.

The external (posterior) carotid of *Ceratodus* is said to be of late development, and is first said (p. 203) to take "its origin from the first epibranchial artery, so that it appears as the forward prolongation of the lateral dorsal aorta". Later (p. 205), it is said that this artery "is derived actually from a portion of the original anterior carotid artery, and does not represent a carotid artery comparable with that of any other form yet described". The artery, excepting that it is shown running internal, instead of external to the dorsal end of the hyoidean aortic arch, closely resembles in origin and general course, the temporo-maxillaris of the Batoidei, and the external carotid of *Lopholatilus*; and that it contains a portion of the original anterior carotid, can evidently be true only of an apparently unimportant basal part of that artery.

The mandibular aortic arch completely aborts, but is shown in its embryonic position, by dotted lines, in my diagram.

KEL LICOTT says (1905, p. 196) that *Ceratodus* and the elasmobranchs are the only forms in which two efferent branchial arteries develop in each arch; but he evidently overlooked F. W. MÜLLER'S figures of *Lepidosteus*, where two of these arteries are shown in each of the four branchial arches.

KEL LICOTT concludes (p. 205) that the similarity between the carotid arteries of elasmobranchs and *Ceratodus* "is a parallelism"; which certainly is not true for the internal carotid, called anterior in *Ceratodus* and posterior in elasmobranchs. As for the external carotid, if it is not an artery wholly different from that in any other fish, it must be at least a serial homologue to the artery in elasmobranchs, ganoids and teleosts.

Of the arteries in Amphibia and higher vertebrates I have not attempted to make diagrams, the descriptions that I have of them, with a single exception only, being wholly unsatisfactory. The one exception is TWING'S (1906) description of these vessels in the chick. According to that author, there is, in young embryos of the chick, a so-called ventral carotid, which has its origin from the base of the glossopharyngeal aortic arch, and is formed from basal remnants of the mandibular and hyoidean aortic arches. The dorsal portions of those two arches have wholly aborted in the youngest stage described by TWING, a four and one-half day incubated embryo, unless it be that the auricular artery represents a dorsal remnant

of the hyoidean arch; in which case it would be the hyo-opercularis of my descriptions of *Amia*. In this four and one-half day embryo, there is a well-developed internal carotid artery, arising from the dorsal end of the glossopharyngeal aortic arch, and hence forming an anterior prolongation of the lateral dorsal aorta; but there is no external carotid. In a five and one-half day embryo the external carotid has appeared as a branch of the internal carotid; and in still later stages this artery becomes connected by anastomosis with the ventral carotid. The latter artery then loses its connection with the glossopharyngeal aortic arch, and so comes to appear as a part of the external carotid. Still later, that section of the dorsal aorta that lies between the dorsal ends of the glossopharyngeal and first vagus aortic arches aborts, the internal carotid then appearing as a direct prolongation of the glossopharyngeal aortic arch.

The vessels in the chick would accordingly be derived from those shown in my diagram of the Loricati, if the dorsal portions of the mandibular and hyoidean aortic arches and a short section of the dorsal aorta should completely abort, and the ventral portion of the mandibular arch should lose its connection with the efferent glossopharyngeal artery; the external carotid of the chick being the equivalent of the external carotids of *Amia* and teleosts, plus a ventral portion of the mandibular aortic arch. To call this latter artery a "ventral carotid", is accordingly misleading; for it can certainly contain no portion of the ventral (anterior) carotid of selachians, if its connection with the glossopharyngeal aortic arch is by ventral commissure, as TWINING's descriptions of his earliest stage would lead one to suppose. And even if the connection with the glossopharyngeal arch is by intermediate commissure, as TWINING's figs. 2, 3 and 4 would seem to show, the artery would probably still contain no portion of the anterior carotid of selachians, for that artery, as usually described, includes only that portion of the mandibular aortic arch that lies dorsal to the pseudobranch.

In the Urodela, the internal carotid, as shown by HOCHSTETTER (1906) in HERTWIG's Handbuch, would seem to be the equivalent of the same artery in the chick; while the external carotid is the ventral carotid of TWINING's descriptions of young stages of the chick, but with a secondary, intermediate connection with the glossopharyngeal aortic arch. That section of the aorta that lies between the dorsal ends of the glossopharyngeal and first vagus arches apparently does not abort.

In the Anura the vessels are doubtless similar to those in the Urodela, but HOCHSTETTER gives no figure of them.

Summary.

The encephalic arteries of the Gnathostomata supply blood to the brain, and they probably primarily formed a direct anterior prolongation of the lateral dorsal aorta of either side beyond the point where that vessel is joined by the dorsal end of the mandibular aortic arch.

These vessels, in young embryos of elasmobranchs, receive their entire blood supply through the mandibular aortic arch, and in this apparently primitive condition, the encephalic artery of either side forms the entire internal carotid, properly so-called, of the fish. But, in further development, the tendency is to establish a forward current in the anterior portion of the lateral dorsal aorta, this current at first simply supplementing, but later wholly replacing, the current through the mandibular arch. This dorsal-aortic current is first derived through the hyoidean aortic arch, then, by means of a commissural connection, through that arch and the glossopharyngeal arch, and finally wholly through the latter arch.

When the blood current to the encephalic artery is derived wholly or mainly through the mandibular aortic arch, the efferent mandibular and encephalic arteries together form what has been called an anterior internal carotid; and when the current is derived through the dorsal aorta, the section of that artery so concerned, together with the encephalic artery and a certain varying portion of the hyoidean or glossopharyngeal aortic arches, is usually called the posterior or the common-plus-internal carotid. And in either form of development the tendency is to restrict the current to the aortic arch concerned, by the reduction, or abortion, of that section of the lateral dorsal aorta that connects that arch with the next posterior one.

There are accordingly three types of internal carotid: a mandibulo-internal, a hyo-internal, and a glosso-internal, and in adult vertebrates, either one of these types may be found dominant, and either of the last two absolute.

In adult chondrosteian ganoids the mandibulo-internal type of carotid is strongly dominant. In adult elasmobranchs (excepting *Torpedo*) the type is mixed; the nomenclature used in descriptive

works seeming to indicate that the mandibulo-internal is usually somewhat dominant.

In adult dipnoids, if *Ceratodus* can be taken as a type for the order, and in *Torpedo*, there is a strictly hyo-internal type.

In adult holostean ganoids the glosso-internal type is strongly dominant, but not absolute.

In adult teleosts the glosso-internal type is absolute.

In amphibians and higher vertebrates, the type is also a glosso-internal one, but here specialization is carried further by the abortion of the dorsal aortic connection between the glossopharyngeal and first vagus aortic arches.

The external carotid artery, so-called, is sometimes a dorsal and sometimes a ventral artery.

The dorsal external carotid would seem to be an artery developed from the dorsal nutritive or muscle branches of one or more prevagal aortic arches, and in all fishes excepting only dipnoids (*Ceratodus*), the principal component of the artery would seem to be derived from the hyoidean arch. In *Ceratodus* it is derived from the glossopharyngeal arch. The artery may send branches into the cranial cavity, such a branch in the Loricati being said to be distributed to the adipose tissues, only, in that cavity. It is possible, or even probable, that this artery contains ventral remnants of certain premandibular aortic arches, and it is certain that it tends to become connected, by commissure, with ventral portions of the mandibular and hyoidean aortic arches. When this latter connection is established, the blood current through the carotid supplements, either directly or indirectly, the afferent current in the mandibular aortic arch.

A ventral external carotid is found, as such, in amphibians, but not in fishes or in the Sauropsida. In amphibians it takes its origin either from ventral or intermediate portions of the glossopharyngeal aortic arch, and is said to be developed from ventral remnants of the mandibular and hyoidean aortic arches. In this condition it seems to simply represent the ventral portions of those two aortic arches of fishes; the hyoidean, mandibular, and premandibular (choroid) gills, and related portions of the aortic arches, being wholly suppressed. But, in further development (in the chick), this ventral carotid becomes connected with the dorsal external carotid — as do the corresponding arteries in teleosts and *Amia* — and the connection with the glossopharyngeal aortic arch then aborting, the artery becomes, in appearance, a branch of the dorsal artery.

The ophthalmica magna artery is apparently developed from a dorsal commissural vessel between the mandibular and premandibular arches, the choroid gland representing the remnant of the premandibular gill.

Literature.

- ALLEN, W. F., 1905, The blood-vascular system of the Loricati, the Mail-cheeked Fishes, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 7.
- ALLIS, E. P., jr., 1897, The cranial muscles and cranial and first spinal nerves in *Amia calva*, in: Journ. Morphol., Vol. 12, No. 3.
- , 1900, The pseudobranchial circulation in *Amia calva*, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat.
- , 1903, The skull, and the cranial and first spinal muscles and nerves in *Scomber scomber*, in: Journ. Morphol., Vol. 18.
- , 1907, The cranial anatomy of the Mail-cheeked Fishes, in: Anat. Anz., Vol. 30.
- (In press) The cranial anatomy of the Mail-cheeked Fishes.
- AYERS, H., 1889, The morphology of the carotids-based on a study of the blood-vessels of *Chlamydoselachus anguineus* GARMAN, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 17.
- BALFOUR, F. M., 1881, A treatise on comparative embryology, Vol. 2, London.
- CARAZZI, D., 1905, Sul sistema arterioso di *Selache maxima* e di altri Squalidi (*Acanthias vulgaris*, *Mustelus vulgaris*, *Scyllium catylus*, *S. canicula*, *Squatina vulgaris*), in: Anat. Anz., Vol. 24.
- DOHRN, ANTON, 1885, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, in: Mith. zool. Stat. Neapel, Vol. 6.
- , 1886, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, *ibid.*, Vol. 7.
- , 1890, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers, *ibid.*, Vol. 9.
- GÜNTHER, A., 1871, Description of *Ceratodus*, a genus of Ganoid Fishes, recently discovered in rivers of Queensland, Australia, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1871.
- HOCHSTETTER, 1906, Die Entwicklung des Blutgefäßsystems (des Herzens nebst Herzbeutel und Zwerchfell, der Blut- und Lymphgefäße, der Lymphdrüsen und der Milz in der Reihe der Wirbeltiere), in: Handb. vergl. exp. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere, OSKAR HERTWIG, Vol. 3, Teil 2, Jena.

- HYRTL, JOS., 1858, Das arterielle Gefäß-System der Rochen, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, math.-naturwiss. Cl., Vol. 25.
- , 1872, Die Kopfarterien der Haifische, *ibid.*, Vol. 32, Abt. 1.
- KELLYCOTT, W. E., 1905, The development of the vascular and respiratory systems of *Ceratodus*, in: Mem. New York Acad. Sc., Vol. 2, Pt. 4.
- MAURER, F., 1884, Ein Beitrag zur Kenntniss der Pseudobranchien der Knochenfische, in: Morphol. Jahrb., Vol. 9.
- , 1888, Die Kiemen und ihre Gefäße bei anuren und urodelen Amphibien, und die Umbildungen der beiden ersten Arterienbögen bei Teleostiern, *ibid.*, Vol. 14.
- MCKENZIE, T., 1884, The blood-vascular system, ductless glands and urogenital system of *Amiurus catus*, in: Proc. Canad. Inst. Toronto, Vol. 2.
- MÜLLER, JOHANNES, 1839, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden. Dritte Fortsetzung über das Gefäßsystem.
- , 1846, Ueber den Bau und die Grenzen der Ganoiden und über das natürliche System der Fische, Berlin.
- MÜLLER, F. W., 1897, Ueber die Entwicklung und morphologische Bedeutung der „Pseudobranchie“ und ihrer Umgebung bei *Lepidosteus osseus*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 49.
- PARKER, T. J., 1886, On the blood-vessels of *Mustelus antarcticus*: a contribution to the morphology of the vascular system in the Vertebrata. in: Phil. Trans. Roy. Soc. London 1886.
- PLATT, J. B., 1891, A contribution to the morphology of the Vertebrate head, based on a study of *Acanthias vulgaris*, in: Journ. Morphol., Vol. 5.
- RAFFAELE, D. F., 1892, Ricerche sullo sviluppo del sistema vascolare nei Selacei, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 10.
- RIDEWOOD, W. G., 1899, On the relations of the efferent branchial bloodvessels to the „*Circulus Cephalicus*“ in Teleostean Fishes, in: Proc. zool. Soc. London.
- SILVESTER, C. F., 1904, The blood-vascular system in the Tile-Fish, *Lopholatilus chamaeleonticeps*. Contr. from the Biol. Lab. of Bur. of Fish. at Woods Hole, Mass., in: Bull. Bur. Fish. for 1904, Vol. 24.
- TWINING, G. H., 1906, The embryonic history of carotid arteries in the Chick, in: Anat. Anz., Vol. 29.
- VIRCHOW, HANS, 1889, Über die Augengefäße der Selachier und die Verbindung derselben mit den Kopfgefäßen, in: Arch. Anat. Physiol., Physiol. Abt., Jg. 1889.
- , 1890, Über Spritzlochkieme von *Acipenser* und ihre Verbindung mit den Kopfgefäßen, *ibid.*, Jg. 1890.
- WRIGHT, RAMSAY R., 1885, On the hyomandibular clefts and pseudo-branches of *Lepidosteus* and *Amia*, in: Journ. Anat., Vol. 19.

Explanation of plate.

- aa I* afferent artery of first branchial arch
aa II afferent second branchial artery
ahy afferent artery of hyoidean arch
amd afferent artery of mandibular arch
ce common carotid artery
ch choroid gland
cs cephalic sinus
da dorsal aorta
ea I efferent artery of first branchial arch
ea II efferent artery of second branchial arch
ee external carotid artery
ehy efferent artery of hyoidean arch
emd efferent artery of mandibular arch
hop hyo-opercularis artery
ic internal carotid artery
lda lateral dorsal aorta
om ophthalmica magna artery
on orbitonasal artery
op optic artery
psb mandibular pseudobranch
V₁₋₅ Vessels *V₁₋₅* of RAFFAELE's descriptions.

Plate 9.

Diagrammatic representation of the carotid and related arteries.

- Fig. 1. In young embryo of Scylliidae.
 Fig. 2. In older embryo of Scylliidae.
 Fig. 3. In adult *Mustelus antarcticus*.
 Fig. 4. In adult *Chlamydoselachus anguineus*.

- Fig. 5. In adult *Raja*.
Fig. 6. In adult *Torpedo*.
Fig. 7. In embryo of *Torpedo*, 7 mm long.
Fig. 8. In embryo of *Torpedo*, over 7 mm long.
Fig. 9. In *Ceratodus*.
Fig. 10. In *Amia calva*.
Fig. 11. In *Loricati*.
Fig. 12. In *Lepidosteus osseus*.
Fig. 13. In *Acipenser*.

The parts cross-lined in black represent the approximate positions of the gills, the pseudobranch and the choroid gland. The parts cross-lined in red represent portions of the arteries that lie either in the central cerebral cavity, in the myodome, or in the trigemino-facialis chamber.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Trichterwarzen der Lipariden-Larven.

Von

Berthold Klatt.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Berlin.)

Mit Tafel 10–12 und 7 Abbildungen im Text.

Die Larven der zur Unterordnung der Bombycina gehörigen Schmetterlingsfamilie der Liparidae sind vor den Raupen der übrigen Familien ausgezeichnet durch ein gemeinsames Merkmal, nämlich durch den Besitz der sogenannten „Trichterwarzen“. Es sind dies zwei kleine meist auffallend gefärbte Erhebungen, die mitten auf der Dorsalseite des 9. und 10. Körpersegments gelegen sind (Taf. 10, Fig. 1 *w*). In der Mitte jeder Warze findet sich eine trichterförmige Vertiefung, eine Einstülpung der Warzenoberfläche in das Körperinnere. Auf Reiz werden diese Einsenkungen handschuhfingerförmig nach außen vorgestülpt, so daß sie dann den Anblick eines kleinen, an der Spitze abgestumpften Kegels gewähren, Man hält diese Warzen allgemein für Trutz- oder Abwehrorgane, und ich möchte gleich hier bemerken, daß auch meine Untersuchungen mich zu derselben Auffassung geführt haben.

In der ältern Literatur finden sich über diese Organe hier und da einige kurze Mitteilungen, die jedoch hauptsächlich rein systematischen Zwecken dienen. Die wenigen neuern Arbeiten, die über dieses Thema handeln, beschäftigen sich fast ausschließlich mit der Cytologie der unten näher beschriebenen Riesenzellen, die sich am Grunde der trichterförmigen Einsenkung vorfinden. Es fehlt somit an einer Untersuchung, die die Warze als selbständiges Organ eingehend betrachtet. Aus diesem Grunde, und weil ich zudem in vielen Punkten zu ganz andern Resultaten gelangt bin als meine

Vorgänger, werde ich meine eignen Untersuchungen und Ansichten über diese Organe im Folgenden als eine in sich geschlossene Arbeit zuerst zur Darstellung bringen und die mit den andern Autoren bestehenden Widersprüche erst zum Schluß erörtern.

Von den in Deutschland heimischen Vertretern der Familie untersuchte ich folgende Arten: *Stilpnotia salicis*, *Hypogymna morio*, *Lymantria monacha*, *Lymantria dispar*, *Orgyia antiqua*, *Euproctis chrysoorrhoea* und *Porthesia similis*.

Bevor ich meine Untersuchungen hier folgen lasse, möchte ich nicht verfehlen, Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. F. E. SCHULZE für die gütige Überlassung eines freien Arbeitsplatzes im hiesigen Institut und ihm sowohl wie Herrn Privatdozenten Dr. DEGENER für das wohlwollende Interesse, das sie an meiner Arbeit genommen haben, meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

I. Technik.

Die Untersuchungen wurden hauptsächlich an der Hand mikroskopischer Schnittserien geführt. Zur Fixation der Objekte bediente ich mich der ZIMMER'schen Lösung, einem Gemisch von

Pikrinsäure konz. in Wasser	10
Alkohol abs.	9
Essigsäure	1

Ich wendete die Flüssigkeit stets kalt an, nachdem verschiedene Versuche mit heißer oder auch nur warmer Lösung mich durchaus nicht befriedigt hatten, wenigstens nicht in cytologischer Hinsicht. Die Tiere wurden lebend hineingeworfen. Nach etwa 15—20 Minuten waren sie meist völlig tot, so daß bei dem nunmehr erfolgenden Durchschneiden keine starken Muskelkontraktionen mehr stattfanden, durch die der Darm und mit ihm die übrigen Organe aus ihrer normalen Lage herausgepreßt werden konnten. Die Tiere wurden in 2—3 Stücke zerschnitten und wurden dann nochmals 15—20 Minuten in der Flüssigkeit gelassen, die nun ungehindert eindringen konnte. Dann wurden sie etwa 1 Stunde lang in 63% Alkohol ausgewaschen und durch die Alkohole und Xylol als Intermedium in Paraffin übergeführt. Als Schnittdicke genügte vielfach eine Dicke von 10 μ . Um cytologische Einzelheiten zu erkennen, fertigte ich aber fast immer auch noch Serien von 5 μ dicken Schnitten an. Als Färbung dienten die VAN GIESON'sche und die HEIDENHAIN'sche Eisenhämatoxylin-Methode. Gute Resultate erzielte ich auch mit

der WEIGERT'schen Hämatoxylinfärbung; als Nachfärbung gebrauchte ich im letztem Falle eine Ammoniumpikrat-Lösung mit Zusatz von Säurefuchsin.

Neben diesen mikroskopischen Untersuchungsmethoden bediente ich mich auch makroskopischer mit Hilfe der Präparierlupe, besonders um den Verlauf der dorsalen Muskulatur genauer kennen zu lernen. Die Tiere wurden mit Chloroform betäubt, der Länge nach auf Insectentorf aufgespießt und ventral eröffnet. Darm und Fettkörper wurden herausgenommen. Um die im Leben durchsichtigen Muskeln schärfer hervortreten zu lassen, genügte ein Zusatz von absolutem Alkohol. Der lebende Muskel stirbt ab und färbt sich dabei milchweiß, so daß auch dünne Muskeln scharf hervortreten.

II. Anatomie und Physiologie der Warzenorgane.

Nach der äußern, rein morphologischen Betrachtung lassen sich bei den untersuchten Arten zwei Typen der Warzen unterscheiden. Bei der einen Gruppe, der *Hypogymna* und *Stilpnotia* angehören, ist die Warze oval geformt. Der längere Durchmesser des Ovals liegt in der Transversalebene, der kleinere in der Sagittalebene des Tieres. Bei den übrigen Arten ist die Warze kreisrund. Die Warzen von *Hypogymna* und *Stilpnotia* fallen wenig auf, da sie bräunlich gefärbt sind wie die übrige dorsale Haut. Bei den übrigen Arten hebt sich die Warze durch ihre leuchtend rote Farbe deutlich von dem meist dunkel gefärbten Rücken ab. Nur bei Tieren, die in Häutung begriffen sind, ist die Farbe dunkler und trübe.

Der erhabene Teil der Warze, der „Warzenwall“ (Taf. 10, Fig. 3 *Ww*), wie ich ihn im Folgenden immer bezeichnen werde, wird nur gebildet aus der Hypodermis und der zugehörigen Chitinschicht. Er ist bei *Hypogymna* und *Stilpnotia* nicht besonders abgesteift und fest, sondern ebenso weich und biegsam wie die übrige Haut der Dorsalseite. Daher wird er durch die Muskelwirkung zuweilen bei der Fixation in das Körperinnere hineingezogen, so daß die Warze auf Schnitten dann gar nicht mehr als Erhebung kenntlich ist. Im Gegensatz zu dieser primitivern Form zeigt der andere Typus die Warze in besserer Ausbildung. Das Chitin des Walles ist hier bedeutend fester als an der übrigen dorsalen Haut. Daher ist der Wall hier nicht mehr eine bloße Hautfalte von mehr oder minder unbestimmter Gestalt, sondern er hat eine bestimmte unveränderliche Form angenommen, und zwar die Form eines Ringes, dessen Kanten ein wenig nach außen umgebogen sind.

Der eingesenkte Teil der Warze, den ich als „Warzensack“ (Taf. 10, Fig. 3 *Ws*) bezeichne, besteht gleichfalls nur aus der Hypodermis und der zugehörigen Chitinschicht. Er stellt, genetisch betrachtet, die bedeutend vergrößerte und daher ins Körperinnere hineinverlagerte Oberfläche der Warze dar. Er ist ebenso, nur etwas heller gefärbt als der zugehörige Warzenwall. Die Hautpartie, die ihn bildet, ist bei allen Arten biegsam und sehr nachgiebig, wie es ja auch zu erwarten ist, da seine Funktion Schmiegsamkeit erfordert. Die Form des Warzensackes, die man am besten im ausgestülpten Zustande erkennt, ist die eines Cylinders oder am Ende abgestumpften Kegels.

Die Größenverhältnisse von Wall und Sack sind bei den verschiedenen Arten nicht dieselben, wohl aber für die einzelnen Vertreter einer Art ziemlich konstant. Ich mache im Folgenden einige Angaben, bezogen auf den dorsoventralen Durchmesser des Tieres. Bei *Lymantria monacha* ist die Höhe des Walls etwa gleich $\frac{1}{7}$ des dorsoventralen Durchmessers; die Tiefe des Sackes beträgt wenig mehr als die Hälfte der Wallhöhe. Der Grund des Warzensackes liegt also im Ruhezustand innerhalb des Warzenwalls. Dies ist sonst nur noch der Fall bei der *Lymantria monacha* sehr nahestehenden *Lymantria dispar*. Der Sack ist hier etwa ebenso tief, wie der Wall hoch ist ($= \frac{1}{10}$ des Durchmessers). Bei *Orgyia antiqua* beträgt die Tiefe des Warzensacks noch etwas mehr als die Höhe des Walls ($= \frac{1}{9}$ des Durchmessers). Der Grund des Sackes liegt also im Ruhezustand eben außerhalb des Wallhohlraums in der Leibeshöhle. Noch tiefer in diese kann er jedoch nicht herabrücken, da das dorsal angeheftete Herz ihm den Weg versperrt. Trotzdem kann seine Tiefe noch eine beträchtlich größere werden, z. B. bei *Hypogymna* und *Stilpnotia* $2\frac{1}{2}$ —3mal so tief, wie der Wall hoch ist ($= \frac{1}{16}$ des Durchmessers), bei *Euproctis chrysoorrhoea* und *Porthesia similis* 3— $3\frac{1}{2}$ mal so tief, wie der Wall hoch ist ($= \frac{1}{11}$ resp. $\frac{1}{18}$ des Durchmessers). Bei allen diesen Arten muß sich der Sack also in Falten legen, um innerhalb des Walles Platz zu finden.

Auch was den Ausstülpungsakt betrifft, finden sich Unterschiede bei den beiden oben aufgestellten Typen. Während *Euproctis*, *Porthesia*, *Lymantria* und *Orgyia* ihre Warzen leicht und gern ausstülpen, ist dies bei *Hypogymna* und *Stilpnotia* durchaus nicht immer der Fall. Manche Tiere können hier überhaupt nicht dazu gebracht werden, auch durch die stärksten Reize nicht. Andere wieder stülpen sie nur etwa zur Hälfte aus und nicht weiter; kurz es macht den Ein-

druck, als ob bei diesen Arten der Mechanismus des Organs nicht recht in Ordnung sei.

Tiere, welche eben gehäutet haben, stülpen die Warzen spontan aus. Und zwar erfolgt dann Ausstülpen und Einziehen in raschem Wechsel oft hintereinander. Es geschieht dies wohl, um dem gleich nach der Häutung noch weichen Chitin des Sackes, während es allmählich fest wird, seine Schmiegsamkeit zu erhalten. Sonst erfolgen die Ausstülpungen nur auf Reize — ich wandte nur mechanische Reize an —, gleichgültig, ob diese auf die Dorsalseite oder auf die Ventralseite ausgeübt werden. Am erfolgreichsten sind die Reize, die den Kopf oder die ersten Körpersegmente treffen. Die Ausstülpung geschieht dann fast augenblicklich; oft ist sie von einem Schlagen des Hinterendes nach der gereizten Stelle hin begleitet. Reizt man die Warze selbst oder den Rücken des zugehörigen Segmentes, so wird sie so tief wie nur möglich eingezogen, augenscheinlich, um die gefährdete Stelle möglichst aus dem Bereiche des Reizes zu bringen.

Was die Physiologie des Ausstülpungsaktes anlangt, so ist es klar, daß dieser direkt oder indirekt durch Muskelkontraktion zustande kommen muß. Die dorsale Muskulatur besteht, wie die makroskopische Präparation zeigt (Taf. 10, Fig. 2), aus 3 Gruppen von Muskeln, abgesehen von den Strängen, die quer durch die Leibeshöhle von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehen und die Hauptmasse der dorsalen Muskulatur ausmachen. Die vorderste Gruppe wird bei *Stilpnotia* von einem Paar, bei den übrigen von zwei Paaren von Muskeln gebildet. Sie entspringen dicht nebeneinander zu beiden Seiten der sagittalen Mittellinie, gleich hinter der vordern Segmentgrenze und verlaufen symmetrisch gelagert schräg nach außen zur hintern obern Segmentgrenze. Die zweite Gruppe besteht bei *Euproctis* und *Porthesia* aus 2 Paaren, bei allen übrigen aus einem Paar von Muskeln. Sie setzen an am hintern Rande des Sackgrundes und ziehen, ungefähr parallel denen der ersten Gruppe, zur hintern Segmentgrenze. Die hinterste Gruppe, die bei *Orgyia* von einem Paar, bei den andern Vertretern von zwei Muskelpaaren gebildet wird, entspringt etwa in gleicher Höhe wie die Muskeln der zweiten Gruppe jederseits von der sagittalen Mediane auf der Grenze von Warzenwall und Dorsalhaut. Von dort laufen die Muskeln symmetrisch schräg nach innen und heften sich an der hintern Segmentgrenze in einem gemeinsamen Punkte an.

Die Funktion der Muskeln der zweiten Gruppe ist klar. Sie

dienen als Retractoren des ausgestülpten Sackes. Die beiden andern Gruppen nun kommen meiner Ansicht nach als „Expulsatoren“ in Betracht. Die Ausstülpung der Warze beruht, wie dies auch Schnitte durch das ausgestülpte Organ zeigen, auf dem Einpressen von Cölomflüssigkeit in den innern Hohlraum der Warze. Nach dem anatomischen Befunde zu schließen, können als treibende Kräfte für dieses Einpressen nur in Betracht kommen die ganze von Segmentgrenze zu Segmentgrenze ziehende dorsale Muskulatur oder die erste und die dritte Gruppe von Muskeln. Eine Kontraktion der gesamten Dorsalmuskulatur müßte sich äußerlich zu erkennen geben in einer Kontraktion des betreffenden Segments in der Längsrichtung des Tieres. Man kann nun bei schwachen Reizen oft beobachten, daß die Warze ausgestülpt wird, ohne daß auch nur die leiseste Spur einer solchen Kontraktion zu bemerken wäre. Es muß also für die Ausstülpung auch schon die Kontraktion einer der beiden oder beider obenerwähnter Gruppen genügen. Ich möchte besonders die Muskeln der dritten Gruppe hierfür verantwortlich machen; ich habe nämlich zuweilen unter der Lupe ein leichtes Vibrieren der Hautstellen gesehen, an denen diese Muskeln ansetzen, und dieser Vibration entsprechend ein kaum merkliches Auf- und Niederrucken der Oberfläche der ganz oder teilweise ausgestülpten Warze.

Die Ansatzstellen der Retractoren sind an der völlig ausgestülpten Warze erkennbar als zwei kleine dunkle Punkte am hintern Rande der obern Kegelfläche. Bei manchen Arten finden sich aber außerdem noch zwei solcher Punkte am Vorderrande dieser Fläche. Unter der Lupe erkennt man, daß es sich um zwei winzige Vertiefungen der Oberfläche handelt. Die makroskopische Präparation zeigt, daß diese beiden vordern Flecke den Ansatzstellen zweier großer weißlich-grauer Massen entsprechen, die rechts und links neben dem median verlaufenden Herzen liegen (Taf. 10, Fig. 2). Bei erwachsenen Raupen von *E. chrysorrhoea* ist jeder dieser Klumpen etwa 2 mm lang. Wie im nächsten Kapitel näher ausgeführt werden wird, besteht jeder Klumpen aus 3 Zellen: einer großen, welche bei weitem die Hauptmasse des Klumpens bildet, und zwei bedeutend kleinern, die einen kurzen halsartigen Teil bilden, mittels dessen die große Zelle am Epithel des Sackes anhängt. Bei *Hypogymna* setzen sich die beiden Zellenmassen unmittelbar am Grunde des Warzensackes an. Bei allen andern stehen sie erst mittelbar mit ihm in Verbindung. Und zwar finden sich vier verschiedene Arten des Ansatzes. Bei *Lymantria* schickt der Sackgrund an seinem vordern

Rande eine flache Falte von nur geringer Lumenweite in das Körperinnere hinein, die im ausgestülpten Zustande von der Oberfläche des Warzenkegels in den innern Hohlraum der Warze frei herabhängt. An den seitlichen Zipfeln dieser „Tasche“ sitzen die beiden Zellmassen. Die Tasche ist bei *Lymantria monacha* etwa halb so tief wie der Warzensack; bei *Lymantria dispar* ist sie etwas flacher. Bei *Orygia* tritt eine weitere Komplikation hinzu, insofern als die beiden Zipfel der Tasche sich zu zwei „Gängen“ ausgezogen haben, an deren Ende erst die Riesenzellen ansetzen. Die Tasche ist hier annähernd ebenso tief wie der Warzensack, die Gänge nur wenig kürzer. Bei *Euproctis* und *Porthesia* finden wir gleichfalls eine Tasche und zwei Gänge ausgebildet. Aber die beiden Gänge münden hier nicht in die seitlichen Zipfel der Tasche, sondern in die Mitte des Taschengrundes, nachdem sie kurz vorher zu einem einzigen Gange verschmolzen sind. Die Tiefe der Tasche ist bei *Euproctis chryso-rhoea* fast gleich der Sacktiefe, bei *Porthesia similis* etwa halb so groß. Die Gänge sind bei *P. similis* etwas länger, bei *E. chryso-rhoea* etwas kürzer als die Tasche. Bei *Stilpnotia* endlich fehlt die Tasche, und die Gänge, deren Länge hier nur etwa dem sechsten Teil der Sacktiefe entspricht, setzen direkt am Sackgrunde an.

Fragen wir nun, welche Bedeutung die Taschen und Gänge haben, so ist diese wohl in Folgendem zu sehen. Wenn der Warzensack ausgestülpt wird, so werden die direkt mit ihm verbundenen Teile aus ihrer Ruhelage in die Höhe gehoben und gelangen in den Warzenhohlraum. Bedenkt man nun, daß z. B. bei ausgewachsenen Raupen von *E. chryso-rhoea* jede der beiden Zellmassen eine Scheibe von etwa 2 mm Durchmesser und fast 1 mm Dicke darstellt, während andererseits der Warzenhohlraum nur einen lichten Durchmesser von kaum 2 mm hat, so erkennt man sogleich, daß die Riesenzellen sowohl durch ihr Gewicht als auch durch ihr Volumen die Ausstülpung stark behindern würden, wenn sie jedesmal mit in den Hohlraum der Warze gepreßt werden müßten. Dies aber wäre der Fall, wenn sie direkt mit dem Warzensack verbunden wären, Schieben sich dagegen zwischen Sackgrund und Zellmassen Parteien ein, die nicht mit ausgestülpt werden und einen so geringen Raum einnehmen, wie dies bei den Taschen und Gängen der Fall ist, so werden diese Zwischenstücke bei der Ausstülpung nur gespannt, und die ihnen unten ansitzenden Zellmassen behalten ruhig ihre Lage in der Leibeshöhle bei. Die Ausstülpung kann also leicht und ohne große Hindernisse vor sich gehen.

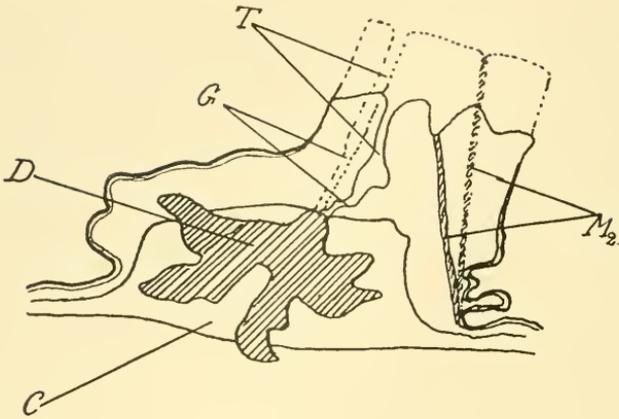


Fig. A.

Orgyia antiqua. Schema der Ausstülpung. Die Warze ist halb und ganz ausgestülpt dargestellt. Die Zellenmasse behält bei der Ausstülpung ruhig ihre Lage bei, Tasche und Gänge sind gespannt.

D Zellenmasse. T Tasche. G Gang. C Herz. M₂ Retractor.

Für diese Ansicht von der Bedeutung der Gänge spricht auch der biologische Befund. Bei *Hypogymna* und *Stilpnotia*, bei denen keine oder nur kurze Zwischenpartien entwickelt sind, funktioniert der Warzenapparat bei weitem nicht so gut wie bei *Euproctis* oder *Orgyia*, bei denen die Länge der Zwischenpartien, wie dies aus den eben gemachten Zahlenangaben erhellt, der Tiefe des Warzensackes gleichkommt oder sie sogar übertrifft.

Bei *Lymantria* beträgt die Länge der Zwischenpartien nur $\frac{1}{4}$ bis $\frac{1}{2}$ der Sacktiefe. Die Zellen werden hier also bei der Ausstülpung teilweise mit in den Warzenhohlraum hineingezogen. Trotzdem funktioniert auch bei ihnen das Organ sehr gut und exakt. Die Bedingungen hierfür werden im 2. Kapitel erörtert werden.

Wenn nun derartig komplizierte Einrichtungen, wie die Taschen und Gänge es sind, getroffen werden, nur um die Zellenmassen in ihrer ganzen Größe für das Organ zu erhalten, so müssen diese Zellen wohl eine ganz besondere Bedeutung haben. Dies ist auch in der Tat der Fall. Denn diese Zellen geben uns überhaupt erst die Berechtigung, von der Warze als von einem wirklichen Wehrorgan zu sprechen. Die Riesenzellen sondern nämlich eine gelblich durchsichtige, an der Luft allmählich verdunstende Flüssigkeit ab, die blaues Lackmuspapier augenblicklich rötet, mithin eine ziemlich starke Säure enthalten muß. Die Flüssigkeit steht bei *Lymantria*

und *Orgyia* ständig als glänzender Tropfen auf der Warze. Nur bei jungen Tieren und in den ersten Stunden nach der Häutung fehlt er. Bei *Stilpnotia* kann man die Ausscheidung zuweilen als feuchten glänzenden Belag auf der Warze erkennen. Bei *E. chrysorrhoea* gelang mir der Nachweis nur einmal mit Hilfe von Lackmuspapier. Bei diesen letztern Formen fehlt somit eine konstante Abscheidung gänzlich. Es gelingt auch nicht etwa, sie durch Reize hervorzurufen, ein Beweis dafür, daß die Secretion hier nicht unter nervösem Einfluß stattfindet. Daß jedoch auch bei diesen letztgenannten Arten zu bestimmten Zeiten die Zellen secretorisch tätig sind, dafür spricht das histologische Bild, wie dies im folgenden Kapitel erläutert werden soll.

III. Histologie und Cytologie der Warzenorgane.

Wie schon mehrfach bemerkt wurde, stellt die Warze, genetisch betrachtet, eine einfache Vorwölbung der dorsalen Haut dar, deren Oberfläche sich vergrößerte und ins Körperinnere eingesenkt wurde. Eine derartige Vergrößerung von Hautpartien kann auf zweierlei Art geschehen, entweder durch Vermehrung oder durch Vergrößerung der diese Partien bildenden Zellen. Im vorliegenden Falle scheint vorzugsweise die zweite Möglichkeit verwirklicht zu sein, ohne daß dabei die erste ganz von der Hand zu weisen wäre. Im Warzenwall bewahren die Zellen noch ganz die Gestalt und Größe der Hypodermiszellen der benachbarten Dorsalhaut. Sie sind ebenso reich an Pigment, so daß die Struktur des Plasmas und des nicht eben chromatinreichen bläschenförmigen Kerns oft nicht zu erkennen ist. Um ein Zahlenbeispiel zu geben, führe ich die Maße an, die ich mir für ein mittelgroßes Tier von *E. chrysorrhoea* notiert habe:

Dorsoventraler Durchmesser des Tieres	1800 μ .
Zellen des Wallepithels, cylindrisch	8 μ breit, 16 μ hoch.
Kern oval, bläschenförmig	12 μ lang.

Im Warzensack dagegen sind die Zellen durchweg vergrößert; und zwar haben sie vor allem an Breite, nicht so sehr an Höhe zugenommen. Am Übergang in das Epithel des Warzenwalls ist diese Vergrößerung eine nur geringe, wenn auch die Grenze zwischen beiden Epithelien meist scharf und deutlich zu erkennen ist. Die Zellen nehmen von dieser Grenze an allmählich zu, um im Grunde des Walles, respektive dort, wo noch besondere Gänge ausgebildet

sind, in diesen ihre größte Ausdehnung zu gewinnen. Bei dem eben erwähnten Exemplar von *E. chrysorrhoca* notierte ich folgende Zahlenverhältnisse für die größten Zellen der Gänge:

Höhe der Zelle	20 μ
Breite der Zelle	37 μ
Kern, größter Durchmesser	25 μ .

Das Pigment liegt hier in den Zellen bei weitem nicht mehr so dicht wie im Wallepithel. Es macht den Eindruck, als ob die Masse des Pigments dieselbe geblieben sei und sich nur auf einen größern Raum verteilt habe. Infolgedessen ist die Kern- und Plasmastruktur deutlicher zu erkennen. Das Plasma hat bei schwachen und mittlern Vergrößerungen ein feinkörniges Aussehen. Mit starken Systemen erkennt man, daß es aus einem sehr feinen Maschenwerk von Fäden besteht, wie dies weiter unten für das Plasma der drei Riesenzellen näher beschrieben werden wird. Der Kern ist unregelmäßig klumpig und sehr reich an Chromatin; seine Struktur ist dieselbe wie in den Kernen der Riesenzellen (s. weiter unten). Bei *Lymantria* ist die Vergrößerung der Zellen eine lange nicht so bedeutende wie bei den übrigen Arten, entsprechend der geringern Vergrößerung, die die Warzenoberfläche hier erfahren hat.

Die Chitinschicht der dorsalen Haut ist mit kleinen dunkelgefärbten Chitindörnchen besetzt. Sie stehen so dicht, daß bei schwachen Vergrößerungen dieser Besatz als homogener schwarzer Rand erscheint. Die Länge der Dornen beträgt ca. 5 μ , nur bei *E. chrysorrhoca* mehr (20 μ). Dieser Dornenbesatz setzt sich bei *Stilpnotia* und *Lymantria* in gleicher Stärke auch auf das Chitin des Walles fort. Doch sind die Dornen hier nicht dunkel gefärbt, sondern gelblich, um das unter dem Chitin in der Hypodermis lagernde rote Pigment durchscheinen zu lassen. Bei den übrigen Arten beschränkt sich der Dornenbesatz auf den Grund des Walles. Der übrige Teil ist nur mit der durchsichtigen Chitincuticula bedeckt. Sie ist hier schon etwas dünner als an der übrigen dorsalen Haut. Trotzdem übertrifft sie dieselbe, wie bereits im ersten Kapitel gesagt wurde, an Festigkeit, was wohl nur durch die Annahme einer besondern Molekularstruktur erklärt werden kann, da sich histologische Besonderheiten sonst nicht finden. Die Cuticula wird dann im Innern der Warze immer dünner. Am Grunde des Sackes respektive der Gänge vermochte ich ihre Dicke (sicher unter 1 μ) nicht mehr zu messen. Bei *Lymantria* finden sich auch auf der

Cuticula des Sackes noch kleine Unebenheiten als letzte Reste des ursprünglichen Dornenbesatzes. Bei *Euproctis* und *Orygia* hat sich hier ein sekundärer Besatz von Chitinstacheln ausgebildet, welche aber bedeutend schlanker und länger (20μ) sind als die erst-erwähnten. Auch stehen sie viel weiter voneinander entfernt. Die Cuticula der Taschen und Gänge ist immer glatt, mit Ausnahme von *Lymantria*, bei denen sie ganz der Cuticula des Sackes entsprechend gebaut ist.

Von den drei Riesenzellen, die jederseits mit oder ohne Vermittlung von besondern Epithelgängen dem Grunde des Warzensacks anhängen, kommt nach dem histologischen Bilde die größte, welche am meisten nach innen zu liegt, allein als die secretorisch tätige in Betracht. Ich will sie daher als „Drüsenzelle“ bezeichnen. Die beiden andern Zellen sind charakterisiert, die eine durch den Besitz eines intracellulären Lumens, die andere durch den Besitz eines intracellulären Kanals. Ich nenne diese letztere die „Kanalzelle“, die erstere, da sie zwischen den beiden andern Zellen liegt, die „Schaltzelle“. Die Gestalt der Drüsenzelle ist bei den einzelnen Arten eine sehr verschiedene. Bei *Stilpnotia* (Textfig. B S_9), *Porthesia* (Textfig. B Si_9) und *Euproctis* ist es eine rundliche, meist ovale Scheibe, deren Dicke etwa gleich der Hälfte des Scheibendurchmessers ist. Die Oberfläche ist meist nicht ganz glatt, sondern hie und da ein wenig gefurcht. Bei *Orygia* schneiden diese Furchen tief (Textfig. B A_9) in die Zelle ein, so daß diese sehr stark gelappt erscheint. Die Lappen sind jedoch nicht von gleicher Größe und Dicke und auch ganz unregelmäßig verteilt. Bei *Hypogymna* ist die Zelle überall gleichmäßig dünn und hat sich stark in die Länge und Breite ausgedehnt. Sie gewinnt dadurch ein eigentümliches blattartiges Aussehen (Textfig. B M_9). Eine besonders charakteristische Gestalt hat die Drüsenzelle bei *Lymantria*. Man könnte sie am besten einem Stiefel vergleichen (Textfig. B L_9 und D_9). Der Stiefelschaft befindet sich im Warzenhohlraum; der Fuß des Stiefels liegt in der Leibeshöhle. Bei ältern Raupen ist der Fuß meist beträchtlich vergrößert und stark gelappt (Textfig. B D_9). Diese eigentümliche Stiefelform ist wohl zu erklären durch dasselbe Prinzip, das ich schon oben (S. 141) als maßgebend angenommen habe für die Ausbildung der Taschen und Gänge. Die Höhe des Stiefelschaftes beträgt, wenn man die ihm oben ansitzenden beiden andern Zellen noch dazu rechnet, etwa die Hälfte der Sacktiefe. Die Tiefe der Tasche, die sich zwischen Sackgrund und Zellen einschiebt,

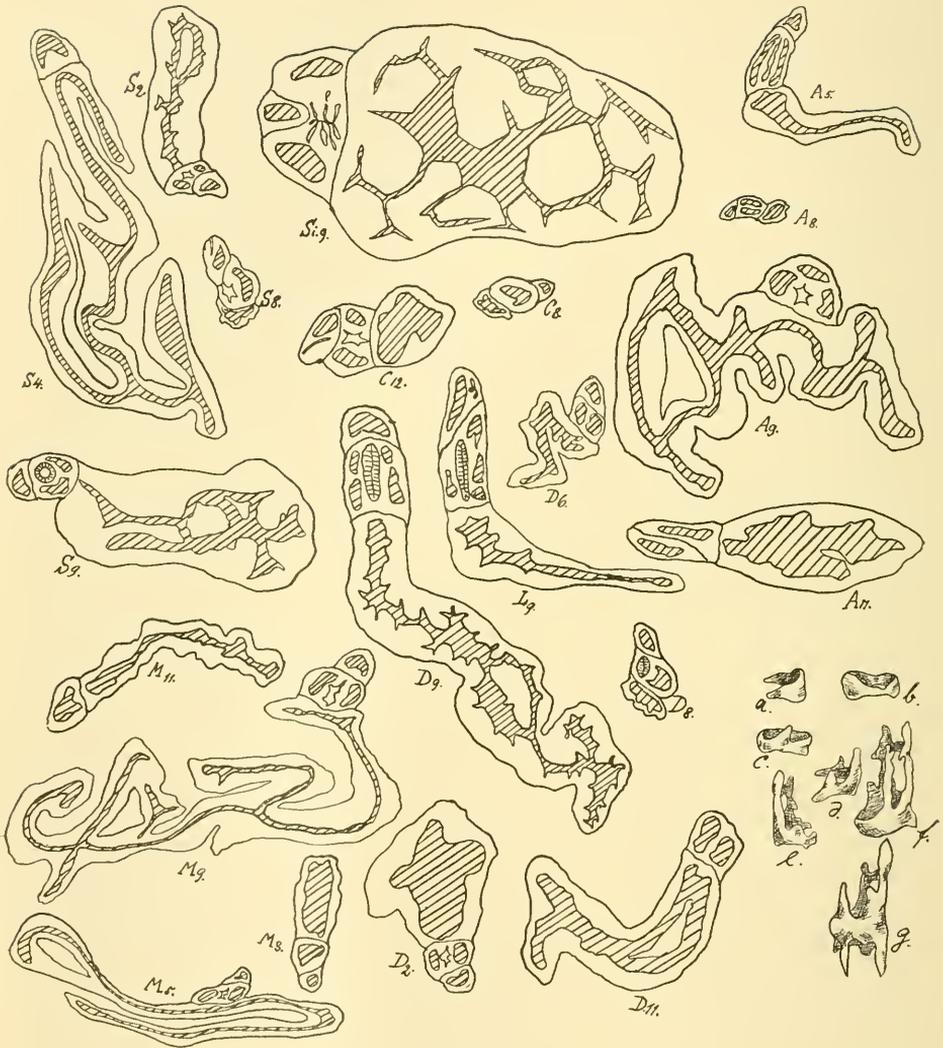


Fig. B.

Die Figuren (alle bei gleicher Vergrößerung gezeichnet) stellen schematische Zeichnungen von Quer- und Längsschnitten durch die Drüsen dar. Nur bei einigen sind alle 3 Zellen getroffen. Bei mehreren ist das Lumen oder der Kanal mit angescnitten. 90 : 1.

S_2 *Stilpnotia* 2. Segm. S_4 *St.* 4. Segm. S_8 *St.* 8. Segm. S_9 *St.* 9. Segm. Si *Porthesia similis* 9. Segm. C_8 *Euproctis chrysorrhoea* 8. Segm. C_{12} *E. chrysorrhoea* 12. Segm. (Längsschnitt). M_3 *Hypogymna* 3. Segm. M_5 *H.* 5. Segm. M_9 *H.* 9. Segm. M_{11} *H.* 11. Segm. (Längsschnitt). L_9 *Lymantria monacha* 9. Segm. (Längsschnitt). D_2 *Lymantria dispar* 2. Segm. D_6 *L. dispar* 6. Segm. D_8 *L. dispar* 8. Segm. D_9 *L. dispar* 9. Segm. D_{11} *L. dispar* 11. Segm. (Längsschnitt) A_5 *Orygia* 5. Segm. A_8 *O.* 8. Segm. A_9 *O.* 9. Segm. (Längsschn.). A_{11} *O.* 11. Segm. (Längsschn.). a—g Formen von Kernen der Schaltzelle (nach Rekonstruktionen): a von *Stilpnotia*, b u. c von *Porthesia*, *Euproctis* und *Hypogymna*, d—f von *Orygia*, g von *Lymantria*.

beträgt etwa ebensoviel. Bei der Ausstülpung wird also die Zellenmasse nur gehoben etwa um die Höhe des Walles. Durch die schlanke Form des Schaftes wird außerdem der Reibungswiderstand an der innern Fläche des Warzenwalles erheblich verringert, wenn nicht ganz aufgehoben.

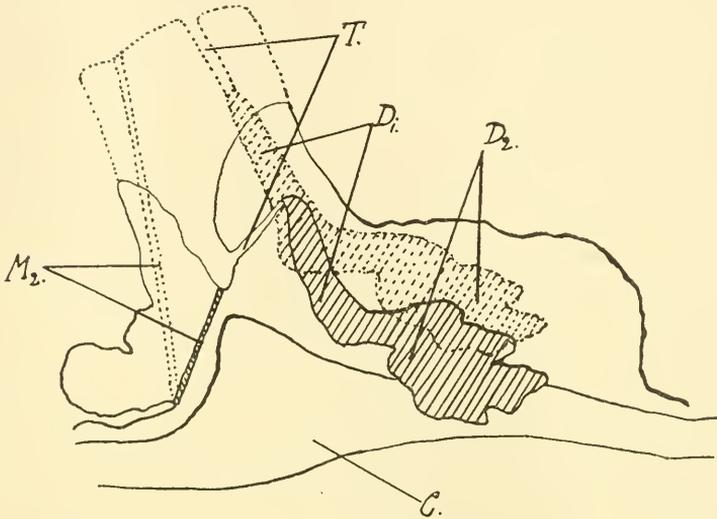


Fig C.

Lymantria dispar. Schema der Ausstülpung.

D_1 schaftförmiger Teil der Zellenmasse. D_2 verbreiteter, gelappter Teil, der in der Leibeshöhle liegt (Stiefelfuß). T Tasche. M_2 Retractor. C Herz.

Die starke Lappung der Drüsenzellen von *Orgyia* und die blattähnliche Ausbildung bei *Hypogymna* sind wohl Mittel, um die Oberfläche zu vergrößern und so die Intensität des Stoffwechsels der Zelle mit der umgebenden Cöloflüssigkeit zu steigern.

Die Hauptmasse der Drüsenzelle liegt im Ruhezustande bei allen Arten außerhalb des Warzenhohlraums in der Leibeshöhle, und zwar in der vordern Hälfte des betreffenden Segments. Am hintern innern Rande der Zelle sitzen nun die beiden andern Zellen, die „Schalt“- und die „Kanalzelle“. Sie bilden zusammen eine einheitliche Masse von der Gestalt eines Zylinders oder Kegels. Bei *Euproctis*, *Porthesia* und *Hypogymna* (Textfig. B Si_9 und M_9) verteilen sich die beiden Zellen derart auf die Gesamtmasse des Kegels, daß dessen unterer der Drüsenzelle ansitzender Teil nur von der Schaltzelle gebildet wird, die hier also die Gestalt einer kreisrunden

Scheibe hat. Der obere Teil des Kegels, der im Zellverbände mit den benachbarten Hypodermiszellen steht, wird nur von der Kanalzelle gebildet. Bei *Euproctis* ist die Kanalzelle zuweilen in die Schaltzelle eingebettet, so daß diese sie ringsum mit einem Wall umgibt. Bei den übrigen Arten ist die Fläche, in der die beiden Zellen aneinandergrenzen, nicht parallel zur Grundfläche des Zylinders, sondern mehr oder minder schräg zu dieser gerichtet, so daß einerseits die Schaltzelle weiter nach oben hinauf, die Kanalzelle mehr nach unten hinabreicht (Textfig. B L_9).

Das Volumen der Kanal- und Schaltzelle zusammengenommen ist erheblich kleiner als das der Drüsenzelle. Bei *E. chrysoorrhoea*, wo die einfachen geometrischen Verhältnisse wenigstens eine annähernde Schätzung erlauben, ist das Verhältnis etwa 1:40. Die Kanalzelle, die kleinste der drei Zellen, ist aber immerhin noch mehrmals so groß wie die benachbarten Schwesterzellen der Hypodermis.

Der Kern der Drüsenzelle ist im großen und ganzen ein getreues Abbild der äußern Zellform. Nur bei den Arten, bei denen die Drüsenzelle eine einfache Scheibe darstellt (*Euproctis*, *Porthesia*, *Stilpnotia*), zeigt er nicht dieselbe Form. Er ist nicht massiv, sondern sehr stark verzweigt, so daß hierdurch eine gleichmäßige Versorgung des Plasmas mit Kernsubstanz erzielt wird.

Der Kern der Schaltzelle (Textfig. Ba—g) umgibt immer ring- oder halbringförmig das hier entwickelte intracytäre Lumen. Doch ist außerdem seine Form noch bedingt von der äußern Gestalt der Zelle. Daher bildet er einen einfachen Ring nur bei den Arten, bei denen die Schaltzelle eine kreisrunde Scheibe darstellt, d. h. bei *Euproctis*, *Porthesia* und *Hypogymna*. Bei *Stilpnotia* ist er ein Halbring. Bei den übrigen Arten, bei denen die Schaltzelle etwa die Form eines Zylinders mit einer geraden untern und einer schiefen obern Schnittfläche besitzt, besteht der Kern aus einem der untern Fläche parallel liegenden Halbring oder Vollring, der nach oben und zuweilen auch noch nach unten hin mehrere senkrechte Ausläufer treibt, die an irgend einer Stelle wieder seitlich miteinander verschmelzen können. Der Kern der Kanalzelle bildet bei *Hypogymna* und *Orgyia* gleichfalls einen den intracellulären Kanal umgebenden Halbring. Bei den übrigen Arten ist er ein einfacher rundlicher Klumpen, der jedoch nicht im Mittelpunkte, sondern in einem seitlichen Teile der Zelle gelegen ist, während die andere Partie der Zelle von der Masse des weiter unten besprochenen intracellulären Kanals durchsetzt wird.

Der feinere Bau des Zellkerns ist, soweit ich bei den von mir angewandten Färbungen sehen konnte, in allen drei Zellen der gleiche und unterscheidet sich auch nicht wesentlich von der Kernstruktur der großen unmittelbar benachbarten Hypodermiszellen. Die Kerne sind sehr reich an Chromatin, so daß die Struktur des Kerngerüsts nicht immer zu erkennen ist. Bisweilen, wenn größere Teile der Chromatinbrocken, wahrscheinlich artefiziell. entfernt sind, erkennt man ein Gerüstwerk von feinen rötlich gefärbten Fäden, denen die kleinen Chromatinkörnchen ansitzen. Die Anordnung dieser Fäden scheint bei den verschiedenen Arten nicht dieselbe zu sein. Bei *Lymantria* sah ich die Fäden schnurgerade von einer Wand des Kernes zur entgegengesetzten ziehen. Sie standen sehr dicht und waren zum großen Teil parallel gerichtet. Ganz anders sind sie im Drüsenzellenkern von *Orgyia* gelagert (Taf. 10, Fig. 4). Vielleicht steht das Gerüstwerk im Dienste der mechanischen Festigung des Kernes und ist an die verschiedenen Form- und Größenverhältnisse der Kerne auch in verschiedener Weise angepaßt. Mitten in der Hauptmasse des Kernes, nie in einem der seitlichen Äste oder Auswüchse, findet man fast stets einen großen kugligen Nucleolus, der sich färberisch ebenso verhält wie das Chromatin. Er färbt sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz, hält aber den Farbstoff viel länger fest als das Chromatin. Dieses letztere Verhalten schreibe ich jedoch mehr seiner Kompaktheit zu als einer besonders starken Verwandtschaft für den betreffenden Farbstoff. Als Durchschnittsmaß habe ich für den Nucleolus der Drüsenzelle bei *Stilpnobia* gefunden eine Größe von 10μ . Die Nucleolen der Schalt- und Kanalzelle sind etwa halb so groß, während die Nucleolen, die man oft in den benachbarten großen Hypodermiszellen antrifft und die sich in morphologischer und färberischer Hinsicht ebenso verhalten wie die der Riesenzellen, noch kleiner sind (ca. 2μ). Die Kernmembran ist nicht immer (z. B. bei *Stilpnobia*) deutlich zu erkennen. Daß sie aber dennoch vorhanden ist, zeigen besonders gut Schnitte, in denen sie in Aufsicht getroffen ist (Taf. 11, Fig. 9x).

Das Plasma der Zellen nimmt bei gewöhnlicher VAN GIESON-Färbung einen hellen orangefarbenen Ton an. Da diese helle Färbung die Struktur nicht deutlich genug hervortreten läßt, setzte ich der Farblösung mehr Säurefuchsin zu. Das Plasma färbt sich dann dunkler, rosa bis rot, und die Struktur tritt deutlicher hervor. Bei schwachen und mittlern Vergrößerungen erscheint es hyalin-feinkörnlig; bei Anwendung starker Systeme (Immersion)

erkennt man, daß es aus einem dichten Netzwerk von zahllosen allseitig sich untereinander verknüpfenden Fäden besteht (Fig. 5—11). Sie sind rötlich gefärbt wie die Fäden des achromatischen Kerngerüsts. Ihnen an- und eingelagert erscheinen zahlreiche dunklere Pünktchen. Ich vermag jedoch nicht zu entscheiden, ob diese dunklere Färbung auf einer wirklichen Aufnahme von Kernfarbstoff beruht oder ob sie nicht vielmehr eine rein optische Erscheinung ist, hervorgerufen durch Verdickung der Fäden an den Knotenpunkten der Netzmaschen. Die unregelmäßig polygonalen Maschen sind überaus klein. Ihre Anordnung ist eine durchaus unregelmäßige. Nur in der äußersten peripheren Schicht der Zelle findet man sie (z. B. bei *Lymantria*) zuweilen etwas in die Länge gestreckt und radiär angeordnet, so daß dann die Randpartie der betreffenden Zelle schon bei mittlern Vergrößerungen als radiär fein gestrichelt erscheint. Umkleidet wird der Zelleib von einer dünnen Pellicula, die sich stark rot färbt. Sie fehlt nur den Teilen der Zellperipherie, die sich direkt mit Teilen der benachbarten Zelle verbinden, also an der Grenze von Schalt- und Drüsenzelle oder Schalt- und Kanalzelle. Die Verbindung der 3 Riesenzellen ist nämlich eine sehr innige, so daß man oft im Zweifel ist, welcher der 3 Zellen die gerade eingestellte Zellpartie angehört.

Im Plasma der Drüsenzelle finden sich fast immer einige große leere Vacuolen von irregulär polygonaler Gestalt. Meist liegen sie in der Nähe des Kerns. Ob es sich um wirklich allseitig geschlossene Alveolen handelt oder um offene Maschen, das vermag ich nicht zu entscheiden. Vielfach sieht man große Partien des Plasmas, oft das ganze Plasma mit Ausnahme einer schmalen peripheren Zone völlig von solchen dicht neben- und übereinanderliegenden Vacuolen durchsetzt (Taf. 10, Fig. 4), so daß von der ursprünglichen Struktur kaum noch etwas zu erkennen ist und das Plasma schon bei schwachen Vergrößerungen nicht als hyalin-feinkörnig, sondern schaumig gebaut erscheint. Eine so weitgehende Vacuolisierung des ganzen Plasmas findet man allerdings nicht bei allen Arten und nicht zu jeder Zeit. Bei *Orygia* habe ich stets das Plasma der Drüsenzelle in diesem, wenn auch nicht immer gleich stark vacuolisierten Zustand gefunden. Bei *Euproctis* und *Stilpnotia* finden sich größere Massen von Vacuolen nur während der Häutung und kurz nach derselben. Sonderbar ist es, daß man diese Vacuolen fast stets nur geleert zu Gesicht bekommt. Nur einmal, bei *Orygia*, habe ich in einigen von ihnen einen rötlich gefärbten Inhalt von Tropfenform

gefunden. Vermutlich entstehen die Vacuolen durch Zusammenfluß von mehreren der oben beschriebenen Maschen des Plasmanetzes.

An der Grenze von Drüsenzelle und Schaltzelle finden sich, meist um einen Ausläufer des Kerns gelagert, jederzeit einige größere Vacuolen (Taf. 12, Fig. 7—9), die bisweilen auch zu einem gemeinsamen Hohlraum sich vereinen können, der direkt in das schon mehrfach erwähnte Lumen der Schaltzelle führt. Die einfachste Form zeigt das Lumen bei *Orgyia antiqua* (Taf. 11, Fig. 7). Es ist hier ein einfacher Hohlraum, der die Schaltzelle der Länge nach durchsetzt. Ganz unregelmäßig springt es bald hier bald dort in das Zellplasma hinein ein wenig vor, so daß man es bei oberflächlicher Betrachtung für eine künstlich, durch Schrumpfung oder das Mikrotommesser entstandene Lücke halten könnte. Eine scharfe Abgrenzung gegen das Plasma, etwa durch eine besondere Limitans, fehlt durchaus. Ebenso primitiv ist das Lumen von *Hypogymna morio* gebaut.

Bei *Euproctis* und *Porthesia* gehen von dem zentralen Hohlraum, der die Schaltzelle in ihrer ganzen Dicke durchsetzt, seitlich tiefe Divertikel in das Plasma hinein, die jedoch an Ausdehnung dem zentralen Hohlraum selbst bedeutend nachstehen (Fig. 5, 6). Für gewöhnlich liegen die Ränder des Lumens und der Divertikel dicht aneinandergedreht, so daß man sie gerade noch als zarte dunkle Linien im Plasma angedeutet sieht. Ist das Lumen dagegen geweitet, so nimmt es einen ganz enormen Raum in der Zelle ein. Man erkennt nun, daß von den Hauptdivertikeln wieder kleinere Ausläufer ausgehen. Mitten durch den Hohlraum der Divertikel ziehen regellos Plasmafäden von Wand zu Wand. Der zentrale Hohlraum selbst bleibt von diesen Fäden frei. Eine cuticulare Ankleidung des Lumens findet sich hier ebensowenig wie bei *Orgyia*. Wenn hier und da eine solche vorhanden zu sein scheint — auch auf Fig. 6 ist die Lumenwandung an vielen Stellen scharf konturiert dargestellt — so wird dieses Bild dadurch erzeugt, daß durch die im geweiteten Lumen herrschende Spannung die Wandung gedehnt ist und die benachbarten Maschen des Filarplasmas sich in die Länge gezogen und ihre Fäden sich somit aneingelegt haben, so daß diese Stellen natürlich als schärfer konturierte Linien hervortreten müssen.

Über den Bau des Lumens bei *Lymantria* konnte ich lange Zeit nicht ins klare kommen. Ich erhielt hier zuerst nur Schnitte, auf denen das Lumen wie ein sehr dünner weißer Spalt aussieht, der

die Schaltzelle in ihrer ganzen Länge durchsetzt. Oft sind die Spaltränder gegeneinandergedreht, so daß man dann ein eigentliches Lumen überhaupt nicht mehr erkennt, sondern statt dessen nur eine einzige feine dunkle Längslinie sieht. Sie ist auf beiden Seiten umgeben von einer heller als das übrige Plasma gefärbten Zone von überall gleichmäßiger Breite (ca. 10 μ). Bei stärkeren Vergrößerungen (Taf. 12, Fig. 8) sieht man, daß in dieser Zone das Plasma nicht netzförmig gebaut ist wie in den übrigen Teilen der Zelle, sondern daß zahlreiche Fäden ohne sich seitlich miteinander zu verflechten, ungefähr parallel zueinander angeordnet die Zone ihrer Breite nach durchsetzen, senkrecht zum Spaltrande gerichtet. Da diese Fäden dicht nebeneinanderstehen und nur hie und da der eine oder der andere sich besonders abhebt, so gelingt es sehr selten, einzelne in ihrem ganzen Verlaufe zu verfolgen. Die Grenze der Zone gegen das übrige Plasma stellt sich dar als eine dunkle Linie. Es handelt sich jedoch nicht um eine besondere einheitliche Grenzmembran, wie sie etwa der Kern besitzt.

Später erhielt ich dann Bilder, auf denen das Lumen ein ganz anderes Aussehen hat (Taf. 12, Fig. 10). Der zentrale Spalt ist außerordentlich erweitert (30 μ), die ihn umgebende Zone ist ebenso breit geblieben, hat aber ein etwas anderes Aussehen gewonnen. Die einzelnen Fäden sind in ihrem ganzen Verlauf leicht zu verfolgen, da sie nicht mehr dicht gedrängt stehen, sondern weit auseinander gerückt sind. Man erkennt nun deutlich den Bau der Zone: Sie besteht aus dicht nebeneinander stehenden prismatischen Alveolen, die radiär um das Lumen angeordnet sind. Auf Schnitten, die die Zone tangential treffen, sieht man die polygonalen Querschnitte der Alveolen regelmäßig nebeneinander angeordnet, wie die Zellen in einer Bienenwabe. Die Alveolen sind gegen den zentralen Hohlraum hin offen. Wenn es bisweilen so aussieht, als ob eine einheitliche Membran, die sich quer getroffen als dunkle Linie darstellen muß, die Zone von dem zentralen Hohlraum scheidet, so läßt sich durch Drehen der Mikrometerschraube feststellen, daß dieses Bild nur vorgetäuscht wird durch die obern in einer Ebene liegenden Ränder der Alveolen.

Den zentralen Hohlraum findet man oft angefüllt mit einer stark rot gefärbten flockigen Masse (Taf. 12, Fig. 10), augenscheinlich dem Secret der Drüsenzelle, das dieses Aussehen durch die Fixation erhalten hat. Die Flöckchen finden sich spärlicher auch innerhalb der Zone in den Alveolen. Oft wird beim Schneiden die zarte Zone

ganz oder teilweise mit herausgerissen. Daß es sich in diesem Falle wirklich nur um ein Artefact und nicht etwa um eine normale Abstoßung der Zone handelt, erkennt man daran, daß die Hauptmasse des fixierten Secrets nur denselben Platz einnimmt wie vorher und ringsum einen genau der Breite der Zone entsprechenden Saum freiläßt.

Das eben beschriebene Bild, auf dem der Bau der Zone klar zutage tritt, ermöglicht das Verständnis des erstgeschilderten, auf dem sie aus parallel verlaufenden, dicht aneinander gedrängten Fäden zu bestehen schien. Diese Fäden sind die im Längsschnitt getroffenen Wandungen der Alveolen, die hier, da das Lumen augenblicklich secretleer ist, zusammengedrückt sind wie die Falten einer Ziehharmonika.

Dieselbe Differenzierung in zentralen Hohlraum und periphere Wabenzone weist das Lumen von *Stilpnotia* auf; es ist hier jedoch nicht als Längsspalt entwickelt, sondern kuglig, der rundlichen Gestalt der Schaltzelle entsprechend. Die Zone ist genau so gebaut wie bei *Lymantria*.

Die Bedeutung des Lumens ist offenbar die eines Reservoirs für das von der Drüsenzelle abgesonderte Secret. Die großen Divertikel bei *Euproctis* und *Porthesia* sind augenscheinlich Einrichtungen, um möglichst große Mengen des Secrets zu fassen. Demselben Zweck dient wohl auch die periphere Wabenzone bei *Lymantria* und *Stilpnotia*. Eine weitere Bedeutung dürfte ihr vielleicht zukommen bei der Ausstoßung des Secrets, die meiner Ansicht nach durch eine Kontraktion der Schaltzelle zustande kommt. Die Zone wirkt hier möglicherweise wie ein Blasebalg, ganz analog den Falten eines Harmonikabalg.

Es stellt sich nun Frage, wie die Füllung des Lumens physiologisch zustande kommt. Wird rein passiv unter dem Druck des nachdrängenden Secrets das Lumen geweitet und zugleich gefüllt? Oder findet die Erweiterung des Lumens durch die spontane Tätigkeit der Schaltzelle statt? Ich möchte mich für letztere Ansicht aussprechen, auf Grund folgender Überlegung: Fände die Füllung rein passiv statt, so müßte zunächst der zentrale Hohlraum gefüllt werden; denn er allein kommuniziert ja direkt mit der Drüsenzelle. Danach erst könnte eine Füllung der Zone statthaben. Demgegenüber habe ich jedoch Bilder erhalten (Taf. 12, Fig. 9), auf denen gerade umgekehrt die Wabenzone bereits geweitet erscheint, während der zentrale Hohlraum noch völlig kollabiert ist. Meiner Ansicht

nach spricht diese Tatsache gegen die Annahme einer rein passiv bewirkten Füllung.

Die Kommunikation des Lumens mit der Außenwelt wird hergestellt durch den der Kanalzelle angehörenden intracellulären Kanal (Fig. 7 u. 11). Dieser ist entweder kurz und zugleich relativ weit (ca. 10 μ) und durchsetzt die Zelle ohne starke Krümmung in gerader Richtung. Dies ist der Fall bei *Orgyia* und *Euproctis*. Bei den übrigen Formen ist er viel enger — etwa halb so weit — und zugleich beträchtlich länger. Seine Länge übertrifft den Durchmesser der Zelle um ein vielfaches (2—3mal). Der Kanal muß also hier sich mehrfach in Windungen legen, um in der Zelle Platz zu finden. Seine Weite ist an allen Stellen die gleiche; nur an der distalen Mündung ist er trichterförmig erweitert (Fig. 11). Er besitzt im Gegensatz zu dem Lumen der Schaltzelle immer eine cuticulare Auskleidung von Chitin. Sie geht ganz allmählich in die Chitincuticula des Warzensackes über, so daß man nicht festzustellen vermag, welche Teile sich nur von der Kanalzelle ableiten und welche von den Hypodermiszellen des Warzensackes (Fig. 11). An der proximalen Mündung des Kanals in das Lumen dagegen läßt sich feststellen, daß hier nur die Kanalzelle für die Bildung der Membran verantwortlich zu machen ist. Die obere Grenze des Lumens fällt nämlich nicht zusammen mit der Grenze von Schalt- und Kanalzelle, sondern zwischen beide Linien schiebt sich noch eine zur Schaltzelle gehörige Plasmapartie ein. Durch diese Partie muß also der Kanal hindurchtreten, um das Lumen zu erreichen. Es läßt sich nun, besonders gut an etwas geschrumpftem Material, erkennen, daß auf dieser Strecke der Kanal von einem feinen zur Kanalzelle gehörigen Plasmabelag umgeben ist. Die Kanalzelle senkt hier also einen röhrenförmigen Fortsatz in das Plasma der Schaltzelle ein (Fig. 7). Die Kanalmembran ist also auch hier nur von der Kanalzelle aus gebildet worden, denn sie greift nicht über auf die Wandung des Lumens, sondern hört mit scharfer Grenze auf.

Weshalb der Kanal bei der einen Art lang und eng, bei der andern kurz und weit ist, dafür vermag ich keinen Grund anzugeben. Es ist wohl anzunehmen, daß im zweiten Falle eine schnellere Abfuhr des Secrets erzielt wird. Warum diese aber für die eine Art notwendig wird, für die andere dagegen nicht, das ist nicht ersichtlich.

IV. Ähnliche Bildungen in den übrigen Segmenten.

Die ziemlich gleichartige Gliederung des Raupenleibes, an dem sich ja viele Besonderheiten in jedem Segment wiederholen, legte die Vermutung nahe, daß die eben beschriebenen Drüsenorgane gleichfalls nicht auf das 9. und 10. Segment allein beschränkt sein möchten. Schon die äußere Betrachtung macht dies wahrscheinlich.

So finden sich auf dem 4. und 5. Segment von *Stilpnotia salicis* je ein Paar schwärzliche Zäpfchen (Fig. 12). Man könnte ihre Gestalt vielleicht am besten vergleichen mit der einer zweizipfligen Narrenkappe. Sie sitzen genau an derselben Stelle der Dorsalhaut auf wie im 9. und 10. Segment die Warzen. Die nähere Untersuchung zeigt, daß diese Gebilde auch histologisch und funktionell der Warze gleichwertig sind. Sie sind aber bedeutend höher als diese ($= \frac{1}{4} - \frac{1}{3}$ des dorsoventralen Durchmessers des Tieres, während die Warzenhöhe nur $\frac{1}{16}$ desselben beträgt). Nur etwa die obere $\frac{2}{3}$ der Zipfel sind frei; auf der Höhe des untersten Drittels sind beide miteinander verwachsen. Die Oberfläche jedes Zipfels ist nach innen eingesenkt, so daß zwei dem Warzensack homologe Säcke entstehen. Sie reichen hinab etwa bis zur Verwachsungsstelle beider Zipfel. Am Grunde jedes Sackes liegt wieder die große Zellenmasse. Die Zahl und Lage der Muskeln ist die gleiche wie im 9. und 10. Segment; doch setzen die dort als Retractoren wirkenden Muskeln der zweiten Gruppe nicht an am Grunde der beiden Säcke, sondern ein wenig weiter nach hinten an der Dorsalhaut außerhalb des Gebildes. Es ist somit wohl eine Ausstülpung der Zipfelsäcke, nicht jedoch ein Wiedereinziehen derselben möglich. Es gelang mir nur einmal durch langdauerndes starkes Reizen ein Tier zur Ausstülpung zu bewegen. Die Säcke wurden dann in der Tat nicht wieder eingezogen, sondern blieben fortan ausgestülpt. Im Gegensatz zu dem für die Warzen mitgeteilten Befunde findet man hier häufig Secrettropfen auf den Zipfelenden stehen. Sie zeigen gleichfalls saure Reaktion.

Die Hypodermiszellen sind wenig verändert. Im Grunde der Säcke sind sie etwas abgeflacht, aber nur wenig vergrößert. Der Kern ist bläschenförmig und nicht sehr reich an Chromatin, also genau so wie in den übrigen Zellen der dorsalen Hypodermis. Nur die Masse des Pigments ist eine weit geringere. Die Chitincuticula trägt, soweit sie die Außenseite des Organs bekleidet, die gewöhnlichen dunkel gefärbten Chitindörnchen. Der chitinösen Aus-

kleidung der Säcke fehlen dieselben, wohl aber sind noch die Stellen, an denen sie standen, als flache Erhebungen zu erkennen (genau wie im Warzensack von *Lymantria*).

Die Massenverhältnisse der 3 Riesenzellen sind etwa dieselben wie im 9. und 10. Segment. Die Gestalt der Drüsenzelle ist jedoch nicht scheibenförmig, sondern sie ist in die Länge gezogen und vielfach gelappt (Textfig. B S_4). Besondere Einrichtungen, um die Ausstülpung zu erleichtern, wie dies in den Warzen der Fall ist, finden sich nicht. Die Schaltzelle ist etwas kleiner, ebenso natürlich ihr Kern und das Lumen. Dasselbe gilt für die Kanalzelle. Der Kanal ist gleichfalls enger ($3,5 \mu$), doch ebenso lang.

Auch bei *Lymantria* finden sich auf dem 4.—7. Segmente ähnliche Gebilde. Es sind paarige, zu beiden Seiten der sagittalen Mittellinie gelegene Zylinderchen (Fig. 1 *H*), die rot gefärbt sind wie die Warzen. Ihre Lage entspricht jedoch nicht ganz der der Warzen. Sie liegen in der vordern Hälfte des Segments, und zwar in den vordern Segmenten weiter voneinander entfernt als in den hintern, so daß ihre Anordnung durch 2 nach hinten zu etwas konvergierende Linien dargestellt wird. Dies ist ihre Lage bei jugendlichen Raupen. Bei ältern liegen sie in allen Segmenten ziemlich gleich weit voneinander entfernt; die Entfernung der beiden Hügelchen voneinander beträgt bedeutend mehr als die Breite der Warze.

Jedes Zylinderchen ist nur etwa $\frac{1}{3}$ — $\frac{1}{2}$ so hoch wie die Warze. Die Oberfläche ist wieder sackartig eingesenkt (Fig. 13); der Sack ist etwa doppelt so tief, wie das Zylinderchen hoch ist. Seine Zellen sind etwas niedriger und dafür breiter, sonst jedoch ebenso gebaut wie überall in der dorsalen Hypodermis. Die Chitinschicht des Sackes ist dünner als die der äußern Zylinderwand und mit Höckerchen besetzt, den Resten der Chitindörnchen. Am Grunde des Sackes mündet wieder der bekannte Zellenapparat aus. Die Zellen sind durchweg verkleinert, die Drüsenzelle (Taf. 11 D_6) nur etwa so groß wie die Schaltzelle der Warze; Schalt- und Kanalzelle sind auf die Hälfte verkleinert. Das Lumen zeigt denselben Bau wie dort, nur in verkleinertem Maßstabe. Der mehrfach gewundene Kanal ist gleichfalls nur halb so eng (2μ).

Eine Ausstülpung der Organe habe ich nie beobachtet, wiewohl dieselbe an sich möglich ist, denn die Muskelgruppen sind dieselben und ebenso angeordnet wie in den Warzensegmenten. Die den dortigen Retractoren entsprechenden Muskeln sind hier in doppelter Anzahl vorhanden (ein Paar jederseits). Sie können jedoch nicht als

Retractoren wirken, da sie nicht am Sackgrund, sondern außerhalb desselben an der Rückenhaut ansetzen. — Wohl aber habe ich bei erwachsenen Tieren immer die Flüssigkeitsausscheidung als kleinen auf dem Zylinder stehenden Tropfen gefunden.

Im 8. Segment finden sich äußerlich keine homologen Gebilde. Die histologische Untersuchung zeigt aber, daß auch hier wenigstens der Zellenapparat entwickelt ist. Die beiden Zellenkomplexe (Textfig. B D_8) liegen bei alten Tieren dicht nebeneinander in der sagittalen Mediane (Fig. 2 8. Segment). Bei jungen Larven liegen sie noch weiter auseinander, doch dichter zusammen als die Drüsen im vorhergehenden Segment.

Schalt- und Kanalzelle zeigen dieselben Form- und Größenverhältnisse wie in Segment 4—7. Die Drüsenzelle dagegen ist bedeutend verkleinert, etwa so groß wie die Kanalzelle. Ihr Kern ist relativ größer als in den übrigen Segmenten, die Plasmamasse relativ geringer. — Der Kanal durchsetzt die Chitincuticula des Rückens, die dicht mit den üblichen schwarzen Dörnchen besetzt ist, in ihrer ganzen Breite (Fig. 15).

Bei *Orygia* finden sich am 4.—8. Segment gleichfalls die paarigen Zellenkomplexe vor. Sie sind wie bei *Lymantria* angeordnet in 2 nach hinten konvergierenden Reihen. Im 4. Segment stehen sie am weitesten auseinander, im 8. Segment münden sie dicht nebeneinander. Innerhalb des einzelnen Segments liegen sie bedeutend mehr nach vorn, als dies bei *Ocneria* der Fall ist, nämlich dicht neben dem vordern Ansatz der Muskeln der ersten Gruppe, und zwar in Segment 4—7 seitlich von diesen (Fig. 21), im 8. Segment zwischen ihnen. Sie münden aus auf den Grund kleiner Säcke (Fig. 14), die im 4.—7. Segment paarig, im 8. unpaar sind. Die paarigen Säcke sind etwa halb so tief wie der Warzensack des 9. oder 10. Segments. Der unpaare Sack des 8. Segments ist bedeutend flacher. Die Chitincuticula der erstern ist glatt und dünner als die Chitinschicht der benachbarten Rückenhaut; im 8. Segment dagegen ist sie genau so gebildet wie diese und trägt auch die üblichen Dörnchen. Die Zellen der Säcke weisen keine Besonderheiten auf. Auch der Zellenapparat ist in Segment 4—7 (Textfig. B A_5) etwas anders entwickelt als im 8. Segment (Textfig. B A_8). Die Zellen sind durchgängig größer. Die Drüsenzelle ist etwa so groß wie die Schaltzelle des Warzensgments. Die Schaltzelle ist zylindrisch und von geringerer Größe. Ihre Kern- und Lumenverhältnisse sind dieselben wie im Warzensgment. Die Kanalzelle ist gleichfalls kleiner,

der Kanal eng (4μ) und mehrfach geschlängelt (im Gegensatz zu dem der Warzensegmente). Im 8. Segment dagegen ist der ganze Zellenapparat nur so groß wie die Schaltzelle in den vorhergehenden Segmenten, also ganz bedeutend kleiner. Die Drüsenzelle ist die kleinste der 3 Zellen, die Schaltzelle die größte. Der Kern der letztern ist halbringförmig, das Lumen ebenso primitiv wie sonst bei *Orgyia*.

Auch bei *Orgyia* scheiden die Drüsen des 4.—7. Segments ständig Säure ab wie die Warzen. Die Mündungen der Säckchen liegen jedoch beim erwachsenen Tier versteckt unter Büscheln langer Haare, den sogenannten „Bürsten“ der *Orgyia*. Erst wenn man diese Haare entfernt, sieht man die ausgeschiedenen Tropfen.

Bei den übrigen Arten, bei *Hypogygma*, *Stilpnolia*, *Porthesia* und *Euproctis*, finden sich an den entsprechenden Segmenten — d. h. also bei *Porthesia*, *Euproctis* und *Pentophora* am 4.—8., bei *Stilpnolia* am 6.—8. Segment — äußerlich keinerlei morphologische Besonderheiten. Auch ist nie eine Flüssigkeitsausscheidung äußerlich zu erkennen. Die mikroskopische Untersuchung jedoch zeigt, daß auch hier stets die paarigen Zellenkomplexe entwickelt sind. Sie münden hier immer dicht nebeneinander genau in der Mitte der Dorsalfäche aus (Fig. 20), also an den entsprechenden Stellen wie im 9. und 10. Segment. Auch die Muskeln zeigen dieselbe Anordnung wie dort.

Die Banverhältnisse der Riesenzellen sind bei *Euproctis* (Textfig. B C_8) und *Stilpnolia* (Textfig. B S_8) in diesen Segmenten dieselben, wie sie für die Zellen des 8. Segments von *Orgyia* geschildert wurden. Die Schaltzelle ist immer die größte der drei Zellen. Sie ist etwa 5—6mal so groß wie eine der umliegenden Hypodermiszellen. Die Drüsenzelle ist etwa halb so groß, ebenso die Kanalzelle. Der Kern der Schaltzelle umgibt halbringförmig das Lumen, das dieselbe primitive Ausbildung zeigt wie bei *Orgyia*. Der Kanal ist bei *Stilpnolia* gewunden und eng ($3-4 \mu$), bei *Euproctis* kurz und weit (8μ). Bei *Hypogygma* (Textfig. B M_5) liegen die Verhältnisse, was die Schalt- und Kanalzelle angeht, ebenso wie bei *Stilpnolia*. Die Drüsenzelle dagegen ist bedeutend stärker entwickelt. Sie ist blattförmig wie in den Warzensegmenten, doch nur etwa halb so groß wie dort.

Auch an den übrigen Segmenten lassen sich durch die mikroskopische Untersuchung diese paarigen Drüsenorgane nachweisen. Sie sind im 11. und 12. Segment bei allen Arten vorhanden (Textfig. B C_{12} , M_{11} , D_{11} , A_{11}). In den ersten 3 Segmenten dagegen sind sie

nur bei *Lymantria* (Textfig. B D_2), *Stilpnotia* (Textfig. B S_2) und *Hypogymna* (Textfig. B M_3) entwickelt, während sie bei *Porthesia*, *Euproctis* und *Orgyia* hier fehlen. Die Lage der Drüsen weicht hier jedoch ab von der in den übrigen Segmenten. Im 11. und 12. Segment sind sie ganz an die Vorderseite des Segments gerückt und münden in die Intersegmentalfurche. Zugleich sind sie von der Mittellinie nach beiden Seiten weit auseinander gerückt (Fig. 19). In den ersten 3 Segmenten dagegen münden sie auf der Ventralseite, rechts und links neben der Basis der Thoracalfüßchen (Fig. 18). Äußerlich kann man an diesen Stellen keine Besonderheiten entdecken; auch eine Flüssigkeit habe ich hier nie bemerken können. Trotzdem zeigen die Drüsen hier durchaus nicht etwa eine nur geringe Ausbildung. Die Drüsenzelle ist zwar bei weitem nicht so groß wie in den Warzensegmenten, aber doch immerhin mehrmals größer als die Drüsenzellen der übrigen Segmente. Allerdings kommen gerade in den ersten 3 Segmenten häufig beträchtliche Größenschwankungen vor. Bisweilen sind beide Drüsen in einem Segment derart reduziert, daß man sie kaum von den umliegenden Hypodermiszellen unterscheiden kann. In einem andern Segment wieder ist nur die eine rückgebildet, die andere dagegen normal entwickelt. Die Formverhältnisse der Drüsenzelle sind dagegen ziemlich konstant. Die Zelle ist nie verästelt, sondern immer etwas massig, wie ein plumper Sack oder auch etwas abgeflacht und dann mehr blattförmig. Auch der Kern ist viel massiger und relativ stärker entwickelt als in den Warzensegmenten. Die übrigen beiden Zellen sind durchgängig etwas kleiner als in den Warzensegmenten. Ihre Lagerungsverhältnisse sind nicht konstant. Bald liegen sie hintereinander und haben dann scheibenförmige Gestalt, wie ich dies für die Warzensegmente von *Euproctis* als Regel beschrieben habe, bald liegen sie nebeneinander, wie dies in den Warzensegmenten von *Lymantria* der Fall ist. Der Kern der Schaltzelle ist meist ein einfacher Ring oder Halbring. Das von ihm eingeschlossene Lumen ist immer, auch bei *Lymantria* und *Stilpnotia* ein einfacher spaltartiger Hohlraum ohne Wabenzone, wie es für *Orgyia* beschrieben wurde. Der Kanal ist bei *Lymantria* vielfach gewunden und eng (2μ); bei den übrigen ist er kurz und weit ($5-8 \mu$).

V. Phylognese der Warzenorgane.

Die segmentale Anordnung dieser paarigen Drüsen und ihre Secretleere gleich nach der Häutung legten die Vermutung nahe, daß diese Organe identisch seien mit den von Verson bei *Bombyx mori* entdeckten Häutungsdrüsen. Als ich dann die Literatur über Häutungsdrüsen durchsah, fand ich, daß sie auch in den Hauptzügen ihres Baues mit jenen übereinstimmten, ja ich sah sogar, daß bei einigen der von mir untersuchten Arten das eine oder das andere Paar dieser Drüsen schon gefunden und auch richtig als Häutungsdrüsen beschrieben worden waren. Mit diesen Arbeiten werde ich mich im nächsten Kapitel aneinander zu setzen haben. Für die folgenden Betrachtungen genügt die Tatsache, daß es sich um Häutungsdrüsen handelt. Es soll nunmehr versucht werden, die mutmaßliche phylogenetische Entwicklung der Warzenorgane festzustellen.

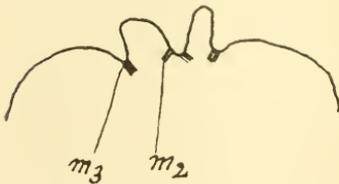


Fig. D.

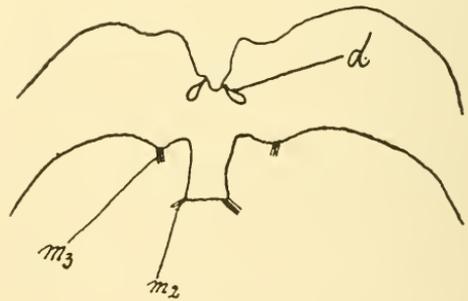


Fig. E.

Schemata, um die Wirkung der dorsalen Muskulatur zu zeigen. Fig. D nach einem Schnitt durch das 2. (Thorax-)Segment von *Stilpnotia salicis*. 33:1. Fig. E nach 2 aufeinanderfolgenden Querschnitten durch das 6. Segment von *Stilpnotia salicis*. 33:1.

m_2 Muskeln der 2. Gruppe. m_3 Muskeln der 3. Gruppe. d Drüsen.

Die Warze stellt, wie schon mehrfach bemerkt, eine einfache Erhebung und Wiedereinsenkung der Dorsalhaut dar. Betrachtet man nun Schnittserien durch Segmente, an denen Warzen nicht entwickelt sind, so bekommt man häufig Bilder zu Gesicht, auf denen man an der Stelle, wo sich im 9. und 10. Segment die Warzen erheben, eine tiefe Einsenkung der Körperhaut ins Innere erkennt (Textfig. D u. E). Diese Einsenkung ist jederseits begrenzt von

einer Hautfalte, die sich nach außen hin vorstülpt, ein Bild, wie es die Warze auf dem Querschnitt darstellt, nur schematisiert. Diese Faltung kommt zustande durch die Wirkung der Muskeln, welche, durch das Fixationsmittel gereizt, sich ein wenig kontrahiert haben. Handelt es sich dabei etwa um das 6. oder 7. Segment von *Stilpnotia*, wie dies durch Textfig. E veranschaulicht wird, so liegen am Grunde der Einsenkung die beiden Drüsen. Solche Bilder geben den Schlüssel ab für die mutmaßliche Entstehung der Warzen. Es war zunächst erforderlich die Anwesenheit der Muskeln der 2. und 3. Gruppe. Diese sind auch in der Tat bei den nicht mit Warzen versehenen Raupen der Ordnung — ich untersuchte *Gastropacha neustria* —, d. h. also bei den primären Formen, vorhanden. Die zweite Voraussetzung war, daß zugleich auch die Drüsen an dieser Stelle ausmündeten. Sind diese beiden Bedingungen erfüllt, dann kann in dem betreffenden Segment die Warze ausgebildet werden; daß sie jedoch unter allen Umständen rein mechanisch durch die Muskelwirkung entstehen muß, das ist damit durchaus nicht gesagt. Denn diese Muskelwirkung ist ja in allen Segmenten die gleiche; und doch ist die Ausbildung der Warzen auf das 9. und 10. Segment beschränkt. Außerdem könnte durch die Muskelwirkung allein niemals eine kreisrunde Falte entstehen, wie sie der Warzenwall doch darstellt, sondern höchstens ein Gebilde von der Art, wie die paarigen Zäpfchen auf dem 4. und 5. Segment von *Stilpnotia*. Ihre spezifische Form kann der Warze also erst verliehen werden durch aktives Eingreifen des Organismus selbst. — Es erfolgt zunächst eine Vermehrung und Vergrößerung der die Einsenkung bildenden Zellen. Das Chitin des Walles wird besonders gefestigt, während das des Sackes dünner wird und auch den Dörnchenbesatz verliert, der nach ESCHERICH'S Ansicht die Festigkeit der Raupenhaut wesentlich bedingt. Zugleich vergrößern sich auch die Riesenzellen, und zwar besonders die Drüsenzelle, was ja natürlich ist, da sie allein das Secret liefert, welches jetzt als Schutzmittel Verwendung findet. Die beiden andern Zellen erfahren nur eine geringe Vergrößerung, ein Zeichen, daß ihre Bedeutung zurücktritt. In den noch nicht vergrößerten Drüsen (z. B. am 6.—8. Segment von *Stilpnotia*) ist die Schaltzelle die größte der 3 Zellen. Es ist dies wohl so zu erklären, daß die nur kleine Drüsenzelle schon einige Zeit vor der Häutung secerniert und daß dies Secret in dem Lumen der Schaltzelle aufgespeichert wird. Das Lumen dient hier also noch recht eigentlich als Reservoir, während es in den Drüsen der Warzensegmente ja

eigentlich überflüssig ist, da hier ständig Secret gebraucht wird, eine Aufspeicherung desselben also nicht nötig ist. Die Enge des Kanals ist vielleicht in den unvergrößerten Drüsen ein Mittel, um das vorzeitige Abfließen des Secrets aus dem prallgefüllten Lumen zu verhindern. Dann erklärt sich das enge Kanallumen in den Warzensegmenten mancher Arten als Erbteil aus dieser frühern Periode. — Die gewaltige Masse der Drüsenzellen ist nun wieder ein Hindernis für die Ausstülpung; daher erfolgt die Ausbildung der Taschen und Gänge, wie dies bereits im 1. Kapitel auseinandergesetzt wurde. — Auch die als Retractoren wirkenden Muskeln der 2. Gruppe erfahren eine kleine Veränderung. In den andern Abdominalsegmenten sind nämlich diese Muskeln in 2 Paaren vorhanden (nur bei *Stilpnotia* überall in 1 Paar). In den Warzensegmenten erfahren sie eine Reduktion auf 1 Paar. Auch dies geschieht wohl im Hinblick auf die Erleichterung der Ausstülpung, da ja die Retractoren bei der Ausstülpung mit in den Warzenhohlraum hineingezogen werden und somit eine schlanke Form zweckmäßiger für sie ist.

Es bleibt nun noch die Frage zu beantworten nach dem Entstehen der Färbung der Warzen, die ja bei vielen Arten eine auffallende ist. Es ist jedoch durchaus nicht nötig anzunehmen, das rote Pigment werde in den Hypodermiszellen nur zu dem Zweck erzeugt, die Warzen möglichst hervortreten zu lassen. Bei *Euproctis* und *Porthesia* ziehen 2 rote Streifen in der Mittellinie des Rückens entlang. Bei *Lymantria dispar* ist in der Jugend auf jedem Segment eine eigentümliche rote Zeichnung (Taf. 10, Fig. 1) vorhanden, in deren Mitte sich die ebenfalls roten Warzen, respektive auf den ersten Abdominalsegmenten die paarigen roten Zylinderchen erheben. Diese Zeichnung verschwindet später; aber in den Warzen und den Hügelchen bleibt das rote Pigment erhalten. Man könnte nur insofern auf ein aktives Eingreifen des Organismus schließen, als gerade an diesen Organen die Färbung erhalten bleibt, selbst wenn sie in der Umgebung schwindet.

Es stellt sich nun eine weitere Frage: Warum entwickelten sich die Warzen gerade am 9. und 10. Segment? Bei *Bombyx mori* und *Gastropacha*, also bei nahen Verwandten, die jedoch primäre, unveränderte Formen darstellen, haben die Drüsen in allen Segmenten eine Lage (Textfig. F u. G), wie bei den Lipariden nur die Drüsen der beiden letzten Abdominalsegmente. Sie sind in 2 parallelen Reihen angeordnet und münden am Vorderrand des Seg-

ments in die Intersegmentalfurche. Bei *Orygia* und *Lymantria* dagegen (Textfig. F u. G) liegen die Drüsen der 7 ersten Abdominal-segmente nicht mehr in Parallelen, sondern in nach hinten konvergierenden Reihen angeordnet. Meine Ansicht ist nun die, daß bei den Lipariden die Drüsen dieser 7 ersten Abdominal-segmente

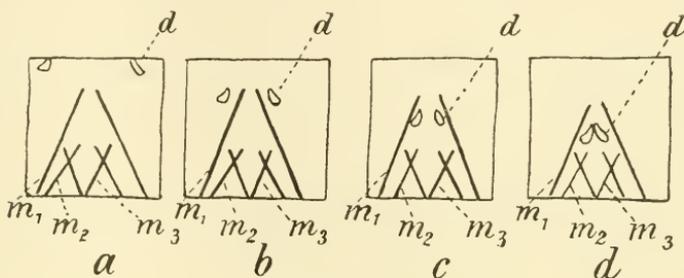


Fig. F.

Schemata der dorsalen innern Wand eines der ersten Abdominal-segmente a von *Gastropacha*, b von *Orygia*, c von *Lymantria*, d von *Euproctis*, um die Lage der Drüsen zu veranschaulichen.

d Drüse, m_1 , m_2 , m_3 Muskeln.

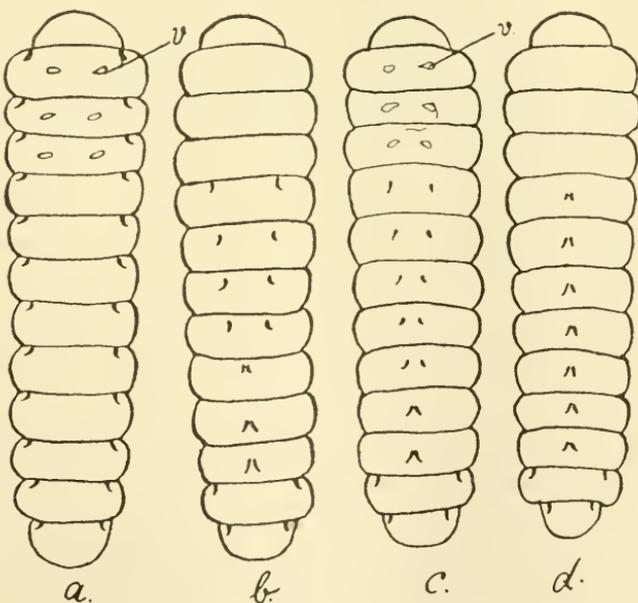


Fig. G.

Schemata, um die Anordnung der Drüsen zu zeigen.

a *Gastropacha*. b *Orygia*. c *Lymantria* (jung). d *Euproctis*. v ventrale Drüsen.

nach hinten und der Mittellinie zu zu wandern begannen. Und zwar scheinen die Drüsen der hintern Segmente mit dieser Wanderung begonnen zu haben oder schneller gewandert und somit zuerst zusammengetroffen zu sein. Daher waren in den hintersten dieser 7 Segmente zuerst die Bedingungen für die Entstehung der Warzen gegeben. Aus welchen Gründen diese Wanderung erfolgte, vermag ich nicht anzugeben. Vielleicht entstand sie im Zusammenhang mit der morphologischen Differenzierung der Hautoberfläche bei den Lipariden. Denn hier finden sich große mit Haaren besetzte Buckel, die sogenannten Sternhaarwarzen, während die Oberfläche bei *Bombyx* und *Gastropacha*, den primären Formen, noch völlig glatt ist.

Bei *Euproctis*, *Porthesia*, *Hypogymna* und *Stilpnotia* hat nun die Wanderung auch in den ersten Abdominalsegmenten ihr Ende erreicht: die Drüsen liegen dicht nebeneinander in der Mitte des Rückens. Warum bilden sich nun nicht auch an diesen Segmenten Warzen aus? Sollte der Zweck bereits erreicht sein? Sollten diese Tiere in der Tat eines weitem Schutzes in Form von Warzen nicht bedürfen? Gerade diese Arten, wie z. B. *E. chrysoorrhoea*, sind ja die gemeinsten unserer Raupen. Vögel sollen sie nicht gern oder überhaupt nicht fressen, und unter dem Material, das ich verarbeitete, habe ich keine mit Ichneumoniden- oder Tachineneiern belegten Exemplare gefunden. Dies alles spricht dafür, daß sie gut gegen tierische Feinde geschützt sind, und vermutlich verdanken sie diesen Schutz zum großen Teil dem scharfen Secret, das sie ausscheiden. Können doch selbst bei Menschen, die viel mit derartigen Raupen zu tun haben, leichte Hautentzündungen entstehen. Vielleicht sind aus demselben Grunde, nämlich weil ihr Zweck erreicht ist, die Organe bei *E. chrysoorrhoea* bereits der Reduktion verfallen. Denn fast nie habe ich hier das Secret nachweisen können, während PASSERINI (1881) und die ältern Systematiker es gerade bei *E. chrysoorrhoea* beobachtet haben. Allerdings kann es sich in diesem Punkte ebenso gut um lokale oder temporäre Variationen handeln.

Es ist ja auch ferner nicht ausgeschlossen, daß sich auch an den Segmenten, in denen das Zusammenrücken der Drüsen erst später erfolgte, in Zukunft noch Warzen ausbilden. Bei *Orgyia* ist dies vielleicht im 8. Segment der Fall, denn die kleine Tasche, an deren Grund die Drüsen münden, scheint keine bloß vorübergehende Einsenkung, sondern eine durch Vermehrung der Hypodermiszellen bedingte konstante Bildung zu sein.

Die Gebilde in den ersten Abdominalsegmenten von *Orgyia* und

Lymantria dagegen können, solange sie ihre jetzige Lage bewahren, nicht zu funktionsfähigen, den Warzen völlig analogen und homologen Organen werden. Ihre Ausbildung ist augenscheinlich phylogenetisch später erfolgt als die der Warzen und zu gleichen Zwecken. Da aber völlige Analogie und Homologie mit diesen ausgeschlossen war, blieben sie rudimentär.

Die großen Schwankungen in der Größe der Thoracaldrüsen sind vielleicht folgendermaßen zu erklären: VERNON beschreibt für *Bombyx mori* 2 Paar Häutungsdrüsen in jedem Thoraxsegment, 2 dorsale und 2 ventrale. Bei den Lipariden sind nur die ventralen erhalten, und bisweilen fehlen auch sie sogar (*Orgyia*, *Euproctis*). Wahrscheinlich sind die Verhältnisse bei den Lipariden infolge der ganz gewaltigen Überproduktion von Secret in den Warzensegmenten derart verändert, daß in den übrigen Segmenten die Häutungsdrüsen ruhig eine Reduktion erfahren oder ganz verkümmern können, ohne daß der Häutungsprozeß deswegen weniger glatt vonstatten geht.

VI. Kritische Zusammenstellung der bisherigen Arbeiten.

Die ältern systematischen Arbeiten über die Warzen der Lipariden von GOOSSENS (1881), PACKARD (1886), RILEY und POULTON (1887) geben nur kurze Bemerkungen über die biologische Bedeutung der Organe, nämlich über die Tatsache der Ausstülpung und die Anwesenheit des Secrets, das nach GOOSSENS erhärten und pulverig werden soll und dem er die giftige Wirkung der Raupen zuschreibt. PASSERINI (1881) hat die Warzen von *E. chrysoorrhoea* makroskopisch präpariert und auch die großen Drüsenzellen bemerkt. Er hält sie jedoch für Fettkörper. Etwas eingehender behandelt KLEMENSIEWICZ (1883) die Warzen und die Erhebungen des 4. und 5. Segments von *Stilpnotia salicis*. Er vermutet richtig, daß ihre Ausstülpung durch den Blutdruck hervorgerufen wird, und beschreibt auch den Unterschied im Ansatz der Retractoren in den beiden verschiedenartigen Gebilden. Er ist auch der erste, der über die Riesenzellen histologische Angaben macht. Das Secret wird nach seiner Ansicht hauptsächlich von den Zellen der „Drüsenschläuche“ (d. h. der vom Warzensack ausgehenden „Gänge“) ausgeschieden. Mit der Drüsenzelle weiß er nichts Rechtes anzufangen, bildet sie auch nicht ab. Wohl aber hat er den intercellulären Kanal gesehen und seine chitinöse Auskleidung erkannt. Er ist nach ihm allerdings als ein intercellulärer aufzufassen und zwischen zwei nebeneinanderliegenden Zellen entstanden.

Die neuern Arbeiten von HOLMGREN (1895), KULAGIN (1897) und PLOTNIKOW (1904) gehen auf die Anatomie und Physiologie der Warze als einheitliches Organ nicht näher ein, sondern beschäftigen sich fast ausschließlich mit den Riesenzellen. HOLMGREN¹⁾ hat die Warzen von *Orgyia* und *Stilpnotia* untersucht. Er ist der erste, der die großen Zellen als Häutungsdrüsen richtig erkennt. Nach ihm besteht jede Drüse nur aus 2 Zellen, der zentralwärts gelegenen Drüsenzelle und der Kanalzelle. Die Schaltzelle hat er nicht gesehen. Auf seinen Zeichnungen bildet sie den obern Teil der Drüsenzelle. Diese wird nach seiner Ansicht von feinen „Secretcapillaren“ durchzogen, die in den intracellulären Kanal münden. Ich habe nichts dergleichen gesehen und verweise über meine Beobachtungen auf Teil III dieser Arbeit.

KULAGIN (1897)²⁾ hat die Warzen von *Lymantria dispar* untersucht und auch die Hügelchen auf dem 4.—7. Segment gefunden. Die Drüsen bestehen auch nach seiner Ansicht nur aus 2 Zellen. Über ihre Cytologie bringt er nichts Neues. Im Secret der Warzen hat er Ameisensäure nachgewiesen.

Einen Fortschritt bedeutet die Arbeit von PLOTNIKOW (1904). Er hat *Lymantria dispar* und *monacha* sowie *Orgyia antiqua* untersucht und die Drüsen in allen Abdominalsegmenten, bei den beiden ersten auch in den Thoraxsegmenten gefunden. Er erkennt als erster, daß die Drüsen aus 3 Zellen bestehen. Die beiden distalen Zellen, die er auf den Zeichnungen auch in ihrer richtigen Lage wiedergibt, umschließen den Ausführungsgang, dessen chitinöse Auskleidung bei der Häutung an der alten Haut hängen bleibt. Nach der Häutung soll der Kanal mit einer festen braunen Masse verstopft werden. Ich habe dies nur einmal bei *Hypogymna* (Fig. 16), gesehen, sonst nie. Ganz entgangen ist ihm wie auch den frühern die Anwesenheit des Lumens. Er bildet es zwar ab, und zwar in ruhendem Zustand; aber aus seinen Zeichnungen, kombiniert mit dem Text, geht hervor, daß er es für einen Teil des Kanals hält. Ich habe oben (Kapitel III) genau auseinandergesetzt, welche tiefgreifenden Unterschiede zwischen beiden Bildungen bestehen, und

1) Da seine Arbeit schwedisch geschrieben ist, konnte ich nur seine Zeichnungen sowie die Referate über seine Arbeit im Zoologischen Centralblatt und in der Arbeit von PLOTNIKOW verwerten.

2) Seine Resultate kenne ich, da die Arbeit russisch geschrieben ist, nur aus den Zeichnungen, die er gibt, und dem französischen Resumé am Schlusse der Arbeit. Auch PLOTNIKOW gibt ein kurzes Referat.

verweise auf den betreffenden Teil dieser Arbeit. Ganz und gar verkannt aber hat er den Bau des Lumens bei *Lymantria*. Er spricht von „einer ovalen hellen Figur, die ein eigentümliches System von verzweigten Kanälchen enthält“; — das Bild der Zone im kollabierten Zustand. „Um diese Figur herum liegen wieder Capillaren, intracelluläre Kanälchen, die sich mit den intracellulären Kanälchen der secernierenden Zelle verbinden.“ Ich habe schon bei der Kritik der HOLMGREN'schen Arbeit gesagt, daß ich derartige Capillaren nie gesehen habe. Ich bin, nachdem ich sie auf den PLOTNIKOW'schen Zeichnungen gesehen habe, geneigt, sie für Kunstprodukte anzusprechen. Zum Teil mag er auch die seitlichen Vorsprünge des Lumens bei *Orgyia* für derartige Capillaren angesehen haben. Das Plasma der Zellen ist nach PLOTNIKOW im übrigen homogen; die Netzstruktur hat er also nicht bemerkt. Wohl aber gibt er eine Abbildung vom Kerne der Drüsenzelle bei *Bombyx mori*, dessen Struktur ganz mit der übereinstimmt, die ich oben für den Kern der Drüsenzelle von *Lymantria* beschrieben habe.

PLOTNIKOW hat die Drüsen untersucht hauptsächlich in der Absicht festzustellen, welche Rolle sie bei der Häutung spielen. Ich glaube, daß bei der Beantwortung dieser Frage der physiologische Chemiker zuerst das Wort erhalten muß und erst nach ihm der Histologe.

Literaturverzeichnis.

- V. DOBENECK, A., Die Raupen der Tagfalter, Schwärmer und Spinner des mitteleuropäischen Faunengebietes, Stuttgart 1899.
- GOOSSENS, in: Ann. Soc. entomol. France (6), Vol. 1, 1881.
- HOLMGREN, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganers morfologi hos skandinaviska makrolepidopterlarver, in: Svensk. Vetensk. Akad. Handl., Stockholm 1895.
- KLEMENSIEWICZ, Zur nähern Kenntnis der Hautdrüsen bei den Raupen und bei Malachius, in: Verh. zool.-bot. Ges. Wien, 1883.
- KULAGIN, Structure des glandes cutanées chez les chenilles du ver à soie impair, in: Ann. Inst. agronom. Moscou, Année 3, Livre 1, 1897.
- PACKARD, in: Amer. Naturalist., Vol. 20, 1886.
- PASSERINI, in: Bull. Soc. entomol. Italiana, 1881.
- PLOTNIKOW, Über die Häutung und einige Elemente der Haut bei den Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 76, 1904.
- POULTON, in: Trans. entomol. Soc. London, 1887.
- RILEY, in: Proc. entomol. Soc. Washington, Vol. 1, 1887.
- VERSON, in: Zool. Anz., Jg. 13, 1890.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>C</i> Herz	<i>L. c</i> zentraler Teil des Lumens
<i>C. a</i> Fettkörper	<i>L. d</i> seitliche Divertikel
<i>Che</i> Chitinecuticula	<i>L_z</i> Wabenzone des Lumens
<i>Chd</i> Chitindornen	<i>M</i> Muskel
<i>D</i> Drüsenorgan	<i>M₁</i> Muskeln der 1. Gruppe
<i>Da</i> Darm	<i>M₂</i> Muskeln der 2. Gruppe
<i>Dh</i> Drüsenhaar	<i>M₃</i> Muskeln der 3. Gruppe
<i>Dhz</i> Drüsenhaarzellen	<i>S</i> Secret
<i>dx</i> Drüsenzelle	<i>s. z</i> Schaltzelle
<i>E</i> Hypodermis	<i>T</i> Tasche
<i>G</i> Gang	<i>Tr</i> Trachee
<i>H</i> zylindrische Erhebung	<i>VM</i> Vas Malpighii
<i>K</i> Kanal	<i>W</i> Warze
<i>K. z</i> Kanalzelle	<i>Ws</i> Warzensack
<i>L</i> Lumen	<i>Ww</i> Warzenwall

Tafel 10.

Fig. 1. *Lymantria dispar*. Tier aus dem 3. Lebensalter. 5 : 1. Auf dem 6.—10. Segment die typische Jugendzeichnung. Auf den ersten beiden Abdominalsegmenten ist sie bereits zum größten Teil geschwunden.

Fig. 2. *Lymantria dispar*. Dorsalwand des 8. und 9. Körpersegments, von innen gesehen. Das Herz und die Hauptmuskulatur der linken Körperhälfte ist fortgenommen; ebenso die linke Zellmasse bis auf den kleinen Halsteil. 10 : 1.

Fig. 3. *Lymantria dispar*. Sagittalschnitt durch das Warzensegment, die Riesenzellen sind nur angeschnitten. 78 : 1.

Fig. 4. *Orygia antiqua*. Teil der Drüsenzelle in secretleerem Zustand. 1000 : 1.

Fig. 5 und 6. *Euproctis chrysorrhoea*. Schaltzelle. In Fig. 5 ist das Lumen fast ganz kollabiert, in Fig. 6 geweitet. Der große Hohlraum in Fig. 5 zwischen Schalt- und Drüsenzelle ist wohl durch Schrumpfung entstanden. 1000 : 1.

Tafel 11.

Fig. 7. *Orgyia antiqua*. Schalt- und Kanalzelle. Die Figur zeigt den Übergang des Lumens in den Kanal. 1000:1.

Fig. 8—10. Schaltzelle von *Lymantria dispar*. In Fig. 8 ist das Lumen völlig kollabiert. In Fig. 9 Beginn der Weitung. In Fig. 10 ist das Lumen völlig geweitet und z. T. mit Secret gefüllt. (Es ist hier nur der untere Teil der Zelle dargestellt.) Bei *x* ist die Kernmembran in Aufsicht getroffen. 1000:1.

Fig. 11. *Stilpnotia salicis*. Übergang der Kanalmembran in die Cuticula des Warzensackes. Es sind einige Zellen des Sackepithels und ein Teil der Kanalzelle getroffen. 1000:1.

Fig. 12. *Stilpnotia salicis*. Transversalschnitt durch den Rücken des 4. Segments. 78:1.

Fig. 13. *Lymantria dispar*. Zylindrische Erhebung auf einem der ersten 4 Abdominalsegmente im Querschnitt. 110:1.

Tafel 12.

Fig. 14. *Orgyia antiqua*. Drüsenorgan eines der ersten 4 Abdominalsegmente im Querschnitt. 110:1.

Fig. 15. *Lymantria dispar*. Schnitt durch das Drüsenorgan des 8. Segments. 800:1.

Fig. 16. Mündung des Kanals von einem Drüsenorgan der ersten 5 Abdominalsegmente von *Hypogymna morio*. 1000:1. Der Kanal ist mit einer braunen Masse verstopft.

Fig. 17. *Orgyia antiqua*. Querschnitt durch das 9. Segment. Die Warze ist fast ganz ausgestülpt. 33:1.

Fig. 18. *Stilpnotia salicis*. Querschnitt durch das 2. (Thorax-)Segment. Die Drüsen münden an der Basis der Füßchen. 33:1.

Fig. 19. *Orgyia antiqua*. Querschnitt durch das 11. Segment. Die Drüsen münden hier intersegmental. 33:1.

Fig. 20. *Stilpnotia salicis*. Querschnitt durch das 6. Segment. Die Drüsen münden nebeneinander in der Mediane des Rückens. 33:1.

Fig. 21. *Orgyia antiqua*. Querschnitt durch das 4. Segment. Die Drüsen münden rechts und links neben den Muskeln der 1. Gruppe. 33:1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Augen und die Augenstielreflexe von *Squilla mantis*.

Von

Reinhard Demoll,

Assistent am Zoologischen Institut der Universität Gießen.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Freiburg i. B.)

Mit Tafel 13–14 und 6 Abbildungen im Text.

Die Augen von *Squilla* haben, wohl hauptsächlich infolge der seltsamen Form, schon mehrfach eine Besprechung gefunden. So haben sich GOTTSCHÉ, BERGER, GRENACHER, ferner CIACCIO, BELLONCI und HESSE mit der Anatomie und Histologie, EXNER und in neuerer Zeit RADL mit der Physiologie dieser Augen beschäftigt. Während meines Aufenthaltes an der Zoologischen Station zu Neapel im Frühjahr 1908 war es mir nun möglich, Beobachtungen über die Dioptrik und Physiologie des Auges sowie über die Reflexbewegungen der Augenstiele bei *Squilla mantis* anzustellen, und ein genaueres Studium des Baues der Augen ließ mich bis in die Details eine finale Erklärung dieser Reflexe finden. Das Material, das mir trotz des ungünstigen Wetters stets in reichstem Maße beschafft wurde, danke ich der liebenswürdigen Aufmerksamkeit von Herrn Cavall. Dr. LO BIANCO. In nicht geringerm Maße gilt mein Dank Herrn Dr. BAUER für die geduldfordernden photographischen Aufnahmen, sowie auch allen andern Herren der Station für ihr stets freundliches Entgegenkommen.

Was den Bau des Auges betrifft, so muß ich hier Einiges nachholen, was bisher übersehen wurde, für die Physiologie aber von Interesse ist, während ich im übrigen auf die Arbeit von CIACCIO verweisen kann.

Das Auge hat etwa Walzenform und ist so an den Augentielen befestigt, daß die Längsachse der Walze vertikal steht (Fig. 1). Die im Aquarium häufig zu beobachtende Neigung der Achsen nach oben vorn ist als eine (später zu besprechende) Lichtschutzstellung aufzufassen. Die Augentiele selbst schließen einen Winkel von $100-110^\circ$ ein. Ihre Ansatzstelle an den Augen erstreckt sich nahezu über deren ganze Länge, so daß nach caudal-medial die Augen facettenfrei sind. Nur an dem obern und untern Umbiegungsrand finden sich einige wenige Reihen caudalzeigender Ommen. Ein Querschnitt durch das Auge (Fig. 9) läßt erkennen, daß die Ommatidien nahezu einen Halbkreis bilden und zwar so, daß die am weitesten medial gelegenen Ommen mit der Verlängerung der Stielachse einen Winkel bilden von $90-115^\circ$, je nach der Höhe, in der der Schnitt geführt wird. Lateral dagegen erreichen die Ommen einen Winkel bis zu 130° . Hierbei sehe ich von den verkümmert aussehenden, vereinzelt, äußersten Ommatidien ab, die häufig eine stärkere Neigung caudalwärts zeigen. Die Facetten, die die Walze oben und unten abschließen — ich nenne sie Kuppenfacetten —, divergieren unter sich entsprechend dem kleinen Radius ziemlich stark und sind befähigt, nach jeder Richtung zu sehen.

Auf die Zweiteilung des Auges von *Squilla* wurde schon häufig hingewiesen. Sie kommt dadurch zustande, daß äquatorial über die Walze oder den Zylindermantel eine seichte Einbuchtung hinläuft, die auch auf den Photographien (Fig. 1, 2, 3, 7) deutlich zum Ausdruck kommt. Dementsprechend konvergieren die Krystallkegelachsen der betreffenden Ommen oberhalb und unterhalb dieses Einschnittes nicht nach innen, sondern nach außen (Fig. 8). Daraus hat EXNER den Schluß gezogen, daß das Einzelauge von *Squilla* zu binokularem Sehen befähigt ist. Ich werde später darauf zurückzukommen haben.

Eine genaue Untersuchung lehrt nun, daß auch die übrigen Teile des Auges hinsichtlich der Stellung der Krystallkegel sowie der Corneafacetten verschiedenes Interessante bieten, indem hier häufig von der Norm, nämlich der lotrechten Einstellung auf die Begrenzungsfläche, abgewichen ist. Zunächst sind es die Krystallkegel der Ommen, die von der vordern Übergangszone von dem Zylindermantel nach der Kuppe sitzen, die unter einer starken

Neigung nach vorn an die Cornea herantreten (Fig. 8). Dasselbe findet man aber auch, wenn auch teilweise nicht so ausgeprägt wie hier, bei den Ommen der medialen und lateralen Zylinderwand (Fig. 9). Und zwar besteht auch hier eine schiefe Einstellung der Krystallkegel in der Weise, daß sie mehr in der Richtung nach vorn sehen.

Aber auch die Corneafacetten, die diesen beiden Ommen-Gruppen zukommen, zeigen schräg ziehende Begrenzungsflächen, und zwar ist der Winkel, den sie mit der Lotrechten bilden, stets noch etwas größer als der, der von den betreffenden Krystallkegeln und dem Lot eingeschlossen wird. (In Fig. 8 u. 9 sind die Begrenzungsflächen, die nur als helle Linien zu sehen sind, stark ausgezogen.) CIACCIO hat bereits erwähnt, daß bisweilen die Corneafacetten schräg gegeneinander abschließen, ohne jedoch genauere Angaben darüber zu machen; auch bringt er die schiefe Einstellung der Krystallkegel auf einer seiner Abbildungen etwas zum Ausdruck. Die physikalische Wirkung der Schrägstellung der Corneafacetten wird ohne weiteres klar. EXNER hat für *Limulus* ausführlich dargetan, daß durch die schräggestellten Kegel der Randzone nur Strahlen dringen können, die mit dem Lot einen noch größern Winkel bilden als mit der Kegelachse. Ähnlich liegen die Verhältnisse hier.

Zunächst ist zu beachten, daß die Wirkung der Schrägstellung noch dadurch erhöht wird, daß alle diese Corneafacetten, obgleich sie schon durch die Schrägstellung an Länge gewinnen, auch noch durch eine Dickenzunahme der Cornea in dieser Zone verlängert werden, ohne daß auch die Breite zunimmt. Da nun, wie ich später zeigen werde, die Cornea eine Sammellinse darstellt, deren Wirkung jedenfalls auf der konzentrischen Schichtung beruht, diese Schichten aber unabhängig von den Grenzlinien der einzelnen Facetten gegeneinander sich lediglich nach der äußern und innern Begrenzungsfläche der Cornea orientieren, so folgt, daß in diesen schräggestellten Facetten der Strahlengang so beeinflußt wird, daß erstens nur Lichtstrahlen zum Rhabdom gelangen, die mit dem Lot (Textfig. A L) einen noch größern Winkel bilden ($\sphericalangle \alpha$) als die Facettenachse (β); und zweitens, daß die Krystallkegel (K) nicht dieselbe schräge Stellung zeigen müssen wie die zugehörigen Facetten. Dies entspricht aber vollkommen dem anatomischen Befund.

Im selben Maße, wie die Corneafacetten länger werden, nehmen die Krystallkegel an Länge ab.

Die Folgen der verschiedenen Abweichungen von der radiären Anordnung der Ommen sind nun eine Erhöhung der Zahl der nach

vorn in der Richtung der Augenstielachsen gestellten Ommen sowohl in der Vertikalen wie auch in der Horizontalen. Und da ein Objekt um so deutlicher gesehen wird, je mehr Rhabdome von ihm in be-

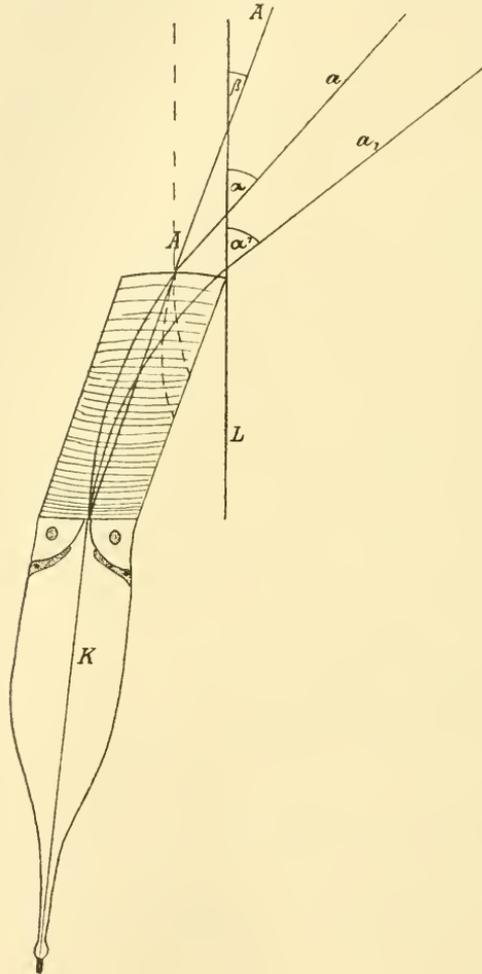


Fig. A.

Gang der Lichtstrahlen in den schräggestellten Facetten. a und a_1 Strahlen, die zum Rhabdom gelangen können. ----- Strahlen, die in der Richtung der Corneafacettenachse einfallen und seitlich abgelenkt werden. L Lotrechte zur äußeren Begrenzungsfläche.

stimmtem Abstand gereizt werden, so folgt weiter, daß *Squilla* eine Stelle deutlichsten Sehens besitzt, daß sie fixiert. Und zwar fallen die Sehlinien der Ommen, die der Stelle deutlichsten Sehens zugehören, mehr oder weniger mit der Verlängerung der

Augenstielachse zusammen. Hierbei darf nicht vergessen werden, daß schon die ganze Mantelfläche des Augenzylinders gegenüber der Kuppe eine erhöhte Sehtüchtigkeit besitzt, so daß verschieden scharfe Bilder entworfen werden, je nachdem das Objekt von der Stelle deutlichsten Sehens oder von den übrigen Teilen des Zylindermantels oder von den Kuppenfacetten aufgenommen wird.

Beide Augen haben zum Teil ein gemeinsames Receptionsfeld. Aus dem Schema (Textfig. B) ist die Größe des binokularen Receptions-

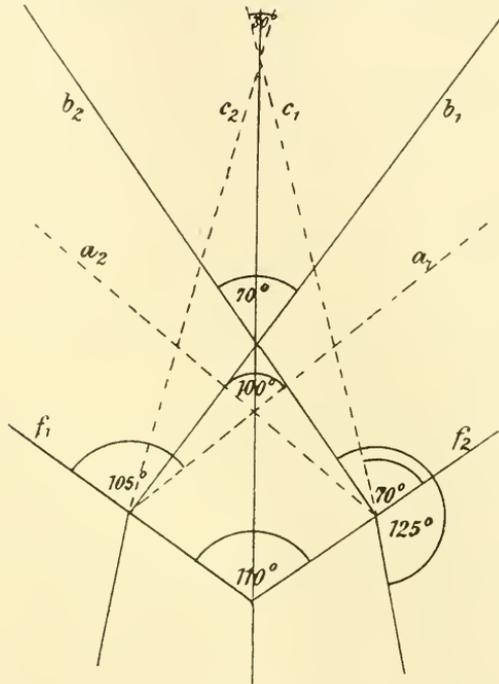


Fig. B.

Das binokulare Receptionsfeld beider Augen. f_1 u. f_2 die Augenstielachsen. a , b , c , 1 u. 2 Sehlinien.¹⁾

felds bei einer Augenstieldivergenz von $110''$ zu ersehen. Diese ist verschieden, je nachdem man die verschiedenen Zonen des Auges in Rechnung zieht. Als Maximum kommt der von den Sehlinien a_1 und a_2 gebildete Winkel von 100° , als Minimum der von den Geraden

1) Da mir das Wort Receptionslinie nicht dasselbe auszudrücken scheint wie das Wort Sehlinie rein physiologisch gefaßt, so halte ich noch an diesem Ausdruck fest, indem ich einem zweckentsprechenden Vorschlag entgegentreue.

c_1 und c_2 gebildete Winkel von 30° in Betracht.¹⁾ Der Durchschnittswert entspricht also einem Winkel von etwa 70° . Berücksichtigt man jedoch, daß bei dem musivischen Sehen zur Bildreception stets ein größerer Komplex von Ommatidien nötig ist, so muß die an erster Stelle genannte Zahl (100°), da sie nur aus der Beachtung einzelner Ommen gewonnen ist, bei der Beurteilung des binokularen Receptionsfelds ganz wegfallen, und die Zahl 70° gibt immerhin noch einen Maximalwert an. Demnach ist aber das binokulare Receptionsfeld bei *Squilla mantis* ziemlich beschränkt, trotzdem beide Augen nach vorn sehen und die Cornea im Querschnitt nahezu einen $\frac{3}{4}$ Kreisbogen einnimmt.

Aus dem Schema geht weiter hervor, daß die Stelle deutlichsten Recipierens keinen Anteil nimmt an dem binokularen Sehen beider Augen. Um so verständlicher wird hierdurch, daß *Squilla* infolge der Zweiteilung der Augen die Möglichkeit besitzt, mit jedem Einzelauge binokular zu recipieren, zumal wenn man berücksichtigt, daß das Tier nicht, wie die meisten Krebse, relativ langsam die Scheren gebraucht, sondern stets blitzschnell mit den Raubbeinen zuschlägt, wobei eine genaue Entfernungsmessung besonders erwünscht sein muß.

Nun könnte man vielleicht einwerfen, daß das stereoskopische Recipieren mit beiden Augen für *Squilla* vollständig unnützlich ist, da sie ja schon mit jedem Auge für sich binokular sieht. Dieser Schluß wäre jedoch unrichtig. Denn mit einem Auge vermag sie infolge der vertikalen Übereinanderlagerung der beiden Hälften hauptsächlich nur dann stereoskopisch zu recipieren, wenn das Objekt sich horizontal ausdehnt. Ein senkrechtstehender Stab wird dagegen keine Entfernungssignalisation ermöglichen. Das Gegenteil gilt aber für das stereoskopische Sehen mit beiden Augen. Hier würde die Entfernung eines senkrechtstehenden Stabes sehr wohl, nicht aber die eines horizontal liegenden signalisiert werden. Die eine Art, stereoskopisch zu recipieren, macht somit die andere nicht überflüssig, sondern ergänzt sie.

Um nun die Gesamtwirkung der Ommatidien-Stellungen beim lebenden Tier zu beobachten, habe ich in einigen Schemata (Textfig. Ca, b, c, d) jeweils die Stellen des Auges markiert, die in einem bestimmten Winkel schwarz gesehen werden, während der übrige Teil des Auges metallisch hellgrün erglänzt. Im ersten Fall

1) Bei dieser Berechnung ist in erster Linie auf die Stellung der Cornealfacetten Rücksicht genommen.

gelangen Strahlen, die die Cornea und den Krystallkegel bis nahe zu dessen Spitze durchsetzt haben, hier ausgetreten sind und so nach dem schwarzen Retinapigment hin gebrochen worden sind, auf demselben Wege wieder nach außen in das Auge des Beobachters und lassen die ganze Facette schwarz erscheinen, während in dem zweiten Fall die sehr schief auffallenden Strahlen schon in dem distalen Teil des Krystallkegels austreten und zu dem grünlichgelben Pigment gelangen, das sich distal noch über das schwarze Retinapigment vorlagert und besonders bei ungefärbten Präparaten deutlich zu erkennen ist. Da das Auge von *Squilla* ein Appositionsbild gibt, läßt sich auf diese Weise ziemlich genau ermitteln, welcher Ommenkomplex von einem bestimmten Punkt aus Licht empfängt. Hierbei kann natürlich aus dem gewonnenen Resultat nicht etwa das Receptionsfeld des einzelnen Ommas bestimmt werden, da man keinen Anhaltspunkt hat, welche Strahlen von dem Pigment und welche von dem Rhabdom herkommen. Das was auf diese Weise festgestellt werden kann, ist lediglich die Sehlinie. Denn wenn ein Omma schwarz gesehen wird unter einem Winkel von 10° über der Horizontalen bis zu einem Winkel von 30° über der Horizontalen, so ergibt sich hieraus, daß die Sehlinie einen Winkel von 20° mit der Horizontalen bildet, und da das Receptionsfeld eines Ommas, wie ich gleich zeigen werde, nur etwa 12 Bogenminuten umfaßt, so geben die Sehlinien annähernd auch das Sehfeld. Mit andern Worten: Ich habe jeweils die Ausdehnung der Pseudopupille bestimmt, soweit dieses Phänomen durch das verschiedene Pigment bedingt ist. Da mir kein Augenspiegel zur Hand war, war es mir nicht möglich, hinsichtlich der leuchtenden Pseudopupille Untersuchungen anzustellen; mit bloßem Auge ist nichts davon zu erkennen, wie auch das geringe auf andere Weise festgestellte Receptionsfeld erwarten läßt.

Aus Textfigur Ca und b geht hervor, daß die Ommen der obern Augenhälfte etwas nach unten, die der untern etwas nach oben

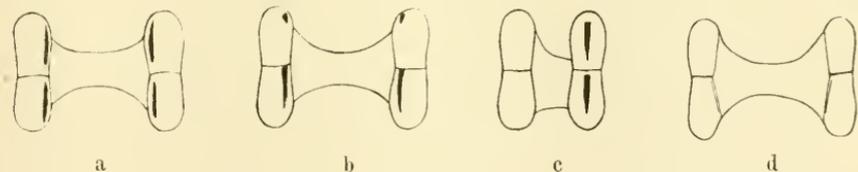


Fig. C.

a von vorn gesehen. b von vorn oben (Vertikalerhebung 6—15°). c von vorn seitlich (40°). d von hinten gesehen.

sehen und zwar so, daß die Sehlinien des Hauptkomplexes der untern Ommen bei vertikaler Stellung der Augenlängsachse mit der Horizontalen einen Winkel von 5° nach oben bilden, während die Sehlinien der Ommen der entsprechenden obern Hälfte mit 5° Neigung nach unten sehen. Hieraus folgt aber, daß ein binokulares Recipieren mit einem Auge nicht durch die Ommen der Stelle deutlichsten Sehens in der obern und durch die in der untern Augenhälfte zustande kommt. Sondern es kommt jeweils nur einer dieser beiden Ommenkomplexe in Betracht in Verbindung mit einigen Ommen am Vorderrand der Kuppe der andern Augenhälfte. Da aber die letztern an Zahl gegenüber den andern stets weit zurückstehen und mithin ein ganz anderes Bild liefern müssen, so folgt weiter daraus, daß die Entfernungssignalisierung nicht dadurch zustande kommen kann, daß entsprechend der Entfernung das von beiden Gruppen rezipierte Bild größere oder geringere Differenzen zeigt — diese werden immer so bedeutend sein, daß eine Änderung durch Annäherung oder Entfernen des Objekts keine Rolle spielen kann —, eine Entfernungssignalisierung kann hier nur dadurch ermöglicht werden, daß bei Fixierung des Objekts mit der Stelle deutlichsten Sehens je nach der Entfernung des Objekts ganz bestimmte Ommen am Kuppenrand der andern Augenhälfte mitgereizt werden. Aus der Lage dieser mitgereizten Ommen resultiert dann eine Entfernungssignalisation.

Nur in einem bestimmten Falle kann diese auf stereoskopischem Recipieren beruhen, nämlich dann, wenn die physiologisch gleichwertigen Ommengruppen der untern und der obern Stelle deutlichsten Sehens gemeinsam in Betracht kommen. Da aber beide einen Winkel von 5° mit der Horizontalen bilden, so kann dies nur für Objekte gelten, die vom Auge ungefähr einen Abstand von 3 cm haben. Dies ist aber die Entfernung, bei der *Squilla* mit ihren Raubbeinen nach den Objekten zu schlagen pflegt. Es ist diese Möglichkeit der Entfernungssignalisierung um so eher in ihrem Nutzen für das Tier zu verstehen, als sie den Vorteil schärfern Recipierens bietet, indem hier beide Stellen deutlichsten Sehens nach dem Tier gerichtet sind. Der Moment des blitzschnellen Zuschlagens nach der Beute oder nach dem Angreifer verlangt aber eine maximale Receptionstüchtigkeit.

Weiter geht aus dem Schema a und b hervor, daß die Stelle deutlichsten Sehens in der Vertikalen einen Winkel von nur 10° einschließt. Hieraus resultiert einerseits eine bedeutende Leistungsfähigkeit auch für weiter entfernte Objekte; andererseits verliert

aber *Squilla* dadurch ein Moment, das das Entfernungssignalisieren bei andern Tieren fördert und welches darin besteht, daß die Objekte mit zunehmender Entfernung sehr schnell jede scharfe Kontur einbüßen. Um so verständlicher wird es, daß bei *Squilla* in der Vervollkommnung des binokularen Sehens Einrichtungen bestehen, dieses Minus aufzuwiegen.

In der Verschiebung des schwarzen Streifens nach medial in Fig. a und b kommt die Neigung der Sehlinien der medialen Ommen nach der Verlängerung der Stielachse hin entsprechend dem Querschnitt Fig. 9 deutlich zum Ausdruck. Ebenso läßt Fig. C erkennen, daß infolge dieser Schrägstellung das binokulare Receptionsfeld beider Augen von einem Winkel von etwa 70° eingeschlossen wird, da bei den unter der Figur angeführten Bedingungen an dem anderen seitigen Auge bereits an keinem größern Ommenkomplex mehr schwarzes Pigment sichtbar ist.¹⁾ Gegenüber diesem Maximalwert ergibt sich als Minimalwert in dem früher schon angedeuteten Sinne für die obere Augenhälfte ein binokulares Receptionsfeld von 28° , für die untere ein solches von 32° . Man findet also auf diese Weise dieselben Resultate wie aus der Berechnung der Facettenstellung.

Fig. d gibt das Bild des Auges direkt von hinten gesehen und zeigt, daß die Tiere, wenn man beide Augen in Betracht zieht, ein nahezu vollständig geschlossenes, kugelförmiges Receptionsfeld besitzen. Da auch hier die schwarzen Striche auf dem optischen Querschnitt medial von der Augenhängsachse zu liegen kommen, so müssen auch hier die Sehlinien dieser Ommen einen nach medial offenen stumpfen Winkel mit der Tangente der Cornea bilden, wie es dem Querschnitt entspricht. Es sei noch darauf hingewiesen, daß entsprechend der Feinheit der schwarzen Linie nur relativ wenig Ommen und nur in der untern Augenhälfte ein Sehen nach hinten ermöglichen.

Die Dioptrik des Auges.

Die Dioptrik des Squillen-Auges wurde bereits von EXNER untersucht. Doch hat er sich in seinem umfassenden Werk über das Facettenauge darauf beschränkt, das festzustellen, was für ihn hauptsächlich in Frage kam, nämlich, daß hier Cornea + Krystall-

1) Bei den schmalen medialen Corneafacetten kann die Abweichung, die die Strahlen, die von dem schwarzen Pigment zurückgeworfen werden, mit der Sehlinie zeigen, vernachlässigt werden.

kegel ein umgekehrtes Bild entwerfen. Ich hielt es daher nicht für überflüssig, die Wirkungsweise der Cornea allein zu studieren, um dann aus dem Vergleich dieser Wirkung mit der von Cornea + Krystallkegel auch die Wirkung des Krystallkegels bestimmen zu können. Hierbei bediente ich mich der üblichen Methoden; nur verwendete ich außer verdünntem Glycerin auch das durchsichtige Blut von *Squilla*, erhielt jedoch beidemale die gleichen Resultate.

Die Corneafacetten sind sechseckig und haben bei größern Tieren eine Höhe von 125μ und einen Abstand zweier gegenüberliegender Seiten von 140μ . Die Außenfläche ist etwas stärker vorgewölbt als die innere. Jede Facette ist aus einzelnen Blättern zusammengesetzt, die nach innen immer feiner werden. Sie verlaufen parallel der äußern resp. innern Begrenzungsfläche, d. h. die Corneafacette ist konzentrisch geschichtet. Besonders stark lichtbrechend ist, wie auch CIACCIO hervorhebt, die äußerste Lamelle. Die einzelnen Facetten werden gegeneinander durch eine feine, sich nicht färbende Schicht abgegrenzt, die auf Schnitten als helle Sutura erscheint. Stellt man den Tubus tief in das Innere der Facetten ein, so hebt sich diese Trennungslinie hell von dem übrigen Teile ab. Bei höherer Einstellung beginnt von dieser hellen Zone aus nach dem Mittelpunkt jeder Facette zu ein heller Lichtkreis zu wandern, der jedoch unscharf wird, lange bevor er die Mitte erreicht hat. In demselben Maße erscheint die Umrandung jeder Facette in immer größerem Umfang dunkel. Hieraus folgt, daß von der Trennungsschicht aus kein Licht in das Innere des Auges gelangt.

Was nun die Bildproduktion der Cornea betrifft, so ergibt sich zunächst, daß durch Variieren des Gegenstandabstandes nur sehr geringe Differenzen in der Bildproduktion erzielt werden. Der Abstand des Bildes von der Hinterfläche der Cornea beträgt 480 bis 510μ , die Bildgröße $230-240 \mu$. Das Bild selbst ist umgekehrt und scharf. Ein Viereck wird an den Ecken etwas ausgezogen. Hieraus folgt, daß die Randstrahlen relativ weniger stark gebrochen werden.

Während also bei den Decapoden der Krystallkegel die wichtigste Rolle als lichtbrechendes Organ übernimmt, gilt dies nicht auch für *Squilla*. Hier ist der dioptrisch wirksamste Apparat die Corneafacette.

Zur Bestimmung des Receptionsfeldes wandte ich folgende Methode an, da sie mir die präzisesten Resultate zu geben schien. Ich beobachtete eine Facette in der Mitte des Gesichtsfeldes bei Einstellung auf den Bildabstand und zog nun langsam die Irisblende

zu, bis zu dem Moment, wo eben eine dunkle Randzone sichtbar wurde. Aus der Weite der Blende und deren Abstand von der Cornea läßt sich dann das Sehfeld ermitteln. Hierbei fand ich einen Winkel hierfür von $42^{\circ} 36'$. Aus dem Vergleich dieser Zahlen mit denen, die sich bei einer Bildgröße von $230-240 \mu$ im Abstand von 500μ für die Divergenz der Strahlen ergeben würde, falls man den Schnittpunkt in der Cornea selbst annehmen wollte ($= 26^{\circ}$), ergibt sich weiter, daß die Corneafacette nicht als Lochkamera wirkt, sondern daß das von ihr entworfene Bild ihrer dioptrischen Eigenschaften zufolge entsteht, wie die Lichtstärke und die Bildschärfe a priori schon vermuten lassen.

Hinsichtlich des feinem Baues der Krystallkegel muß ich, um Wiederholungen zu vermeiden, auf CIACCIO verweisen. Die Krystallkegel zeichnen sich durch ihre weiche Konsistenz aus, die sich beim Experimentieren dadurch unangenehm bemerkbar macht, daß die Kegel, sobald die Schicht der Rhabdome abgehoben wird, etwas einschrumpfen, so daß es unmöglich wird, das von einem normalen Krystallkegel entworfene Bild zu kontrollieren. Stets haben die zur Beobachtung hergerichteten Kegel ihre feine Spitze eingebüßt. Wenn ich trotzdem bestimmte Maße betreffs des entworfenen Bildes angebe, so tue ich es deshalb, weil sich immerhin auch schon aus der Wirkung des der Spitze beraubten Kegels Schlüsse auf die dioptrische Wirkung desselben, soweit diese unabhängig von der Form ist, ziehen lassen.

Ein in Squillenblut isolierter Krystallkegel wirkt ähnlich einer Sammellinse. Der Brechungsindex ist also größer als der des Blutes. Das Bild, das von ihm im Zusammenhang mit der Corneafacette entworfen wird, hat von der Kegelspitze die Entfernung $0-30 \mu$ und demnach von der Cornea aus gerechnet $320-350 \mu$. Die Bildgröße beträgt $80-100 \mu$, wovon, falls das Retinapigment erhalten bleibt, der größte Teil in dieses hineinfällt, da dieses auch noch die Spitzen der Krystallkegel umscheidet. Das Bild ist umgekehrt, scharf und lichtstark. — eine katoptrische Wirkung des Krystallkegels ist demnach ausgeschlossen —, und wie bei dem von der Cornea allein entworfenen werden auch hier die Ecken eines Rechtecks etwas ausgezogen, d. h. — die Wirkung der Cornea + Krystallkegel auf eine brechende Fläche reduziert — die vom Brennpunkt ausgehenden Strahlen gehen in dem 2. Medium nicht parallel, sondern die Randstrahlen divergieren etwas. Das Sehfeld ist geringer als das der Cornea, es beträgt $23-25^{\circ}$. Diese Ver-

ringerng des Sehfelds mit in Rechnung gezogen, resultiert als Wirkung des Krystallkegels eine wesentliche Verkleinerung des von der Cornea entworfenen Bildes. Vergleicht man ferner noch die Abstände des mit (330—350 μ) und ohne Krystallkegel (500 μ) entworfenen Bildes, so ergibt sich, daß die Wirkung des Krystallkegels gleich der einer Sammellinse mit großer Brennweite ist.

Die Umkehrung des Bildes schließt die Annahme eines Superpositionsbildes aus. Will man an der Theorie vom musivischen Sehen festhalten, so muß man annehmen, daß das Strahlenbündel, das bis zum Rhabdom gelangt, in einem Winkel divergiert, der gleich ist dem Winkel, den 2 einander entferntstehende Ommen miteinander bilden, geteilt durch die Anzahl der zwischenliegenden Ommen $+ 1$. Demnach muß man annehmen, daß der Sehwinkel eines Ommas hinsichtlich der Möglichkeit der Reception der Strahlen = 12 Bogenminuten beträgt, ein überaus kleiner Wert. Alle übrigen Strahlen würden auf das Retinapigment fallen, wie dies auch bei der angeführten Untersuchungsweise beobachtet wird, und die beim Präparieren verstümmelte Spitze des Krystallkegels hätte demnach keinen sehr wesentlichen Einfluß mehr auf den Strahlengang. Die Annahme eines größern Seh winkels ließe die Augen nur dann in ihrem Bau vorteilhaft erscheinen, wenn man den Einzelomma eine Bildreception zugrunde legt. Andernfalls würde sich die nutzbringende Bedeutung der Stelle deutlichsten Sehens in das Gegenteil verwandeln. Denn es könnte dem Tier doch keinen Vorteil bieten, denselben Helligkeitsfleck einige hundertmal zu recipieren auf Kosten des Formenrecipierens. Dies würde aber der Fall sein infolge der annähernden Parallelstellung der Ommen.

Da nun aber der Annahme einer Bildreception erhebliche Schwierigkeiten entgegenstehen, wie sie die MÜLLER'sche Theorie nicht bietet, so möchte ich mich auch im vorliegenden Falle für die letztgenannte entscheiden, zumal da eine eingehende Prüfung der vorliegenden Verhältnisse eine Schwierigkeit, die mir zunächst bei dieser Annahme zu bestehen schien, beseitigte. Es war dies die bedeutende Größe der Corneafacetten. Denn es muß bei einem musivischen Sehen von Vorteil sein, wenn möglichst viele Ommen innerhalb eines bestimmten Winkels liegen. Bei einem in allen übrigen Teilen so hoch entwickelten und gutangepaßten Auge, wie das Squillen-Auge eins ist, muß man aber wohl auch in dieser Hinsicht eine hohe Vollkommenheit erwarten. Gerade das Gegenteil ist aber der Fall. Die Corneafacette hat nämlich eine Flächen-

ausdehnung von $19600 \mu^2$, während man bei weniger hoch entwickelten Augen, wie bei denen von *Hemimysis* und von *Dytiscus*, nur eine Flächenausdehnung von $324 \mu^2$ bzw. $625 \mu^2$ findet.

Noch ein zweiter Punkt scheint zunächst gegen die MÜLLER'sche Theorie zu sprechen. Dieser besteht nämlich in derselben Überlegung, die vor Jahren GOTTSCHÉ zu seiner Stellungnahme gegen sie veranlaßte, nur mit dem Unterschied, daß hier tatsächlich ein scharf gezeichnetes Bild etwa in der Höhe des ersten Fünftels der Rhabdome entworfen wird. Sollte dieses Bild keine Verwertung finden, obwohl ein ganz bestimmter Bau des dioptrischen Apparats zu seiner Entstehung nötig ist? Trotz dieses Widerspruchs halte ich auch hier die MÜLLER'sche Theorie für die richtige.

Um zunächst auf die Frage nach der Größe der Facetten zurückzukommen, so ist ja wohl einerseits eine möglichst hohe Facettenzahl erwünscht, andererseits aber ist die untere Grenze der Größe der Corneafacette durch einen andern Faktor festgelegt, der mit zunehmender Sehschärfe eine immer größere Facette fordert. Dieser die Größe bestimmende Faktor ist die Lichtintensität. Diese wird für jedes Bild um so geringer sein, je kleiner die Corneafacette ist. Da sie aber eine bestimmte Größe haben muß, wenn der Reiz nicht unter den Schwellenwert sinken soll, so folgt zunächst hieraus, daß bei Häufung der Ommen die Cornea derselben nicht kleiner werden darf, daß also mithin der Radius des Auges vergrößert werden muß. Da bei Superpositionsbildern dieser Faktor allein in Betracht kommt, so werden hier bei zunehmender Sehschärfe durch Vermehrung der Ommen die Facetten gleichgroß bleiben müssen. Für das Auge mit Appositionsbild gilt aber weiter, daß bei Häufung der Ommen das Lichtbündel, das zur Reception kommen darf, immer kleiner werden muß, da andernfalls die Bildschärfe durch Zunahme des Zerstreuungskreises verlieren würde. So hat dieses Lichtbündel bei *Squilla* nur noch eine Divergenz von etwa $12'$, wobei allerdings ein wohl immer vorhandener kleiner Zerstreuungskreis nicht mit in Rechnung gezogen ist. Doch würde sich hierdurch nur eine geringe Zunahme ergeben. Würde also hier die Corneafacette an Größe gleichbleiben, so würde dennoch eine Verminderung der Intensität des Reizes eintreten müssen. Um dies zu vermeiden, muß mit Erhöhung der Receptionstüchtigkeit die Corneafacette an Größe zunehmen. Bedingt also schon der erste Faktor bei der z. B. 4fachen Ommenzahl eine Verlängerung des Augenradius um das Doppelte, so fordert der zweite Faktor noch eine

weitere Radiusvergrößerung abermals um die doppelte Größe¹⁾, so daß schließlich eine direkte Proportionalität besteht zwischen der Vermehrung der Ommenzahl innerhalb eines bestimmten Achsenschnittwinkels und der Vergrößerung des Radius.

Oder in andern Worten: 1. Bei Augen mit Appositionsbild ist der Augenradius dem Wert des Formenrecipierens direkt proportional. 2. Bei Augen mit Superpositionsbild ist das Quadrat des Radius dem Wert des Formenrecipierens proportional, d. h. die Facettengröße ist hier unabhängig von dem Radius. Bei dieser Berechnung muß darauf geachtet werden, daß nicht das Hell- sondern das Dunkelsehen die unterste Grenze der Lichtintensität bestimmt. Immerhin wird man in diesem letzten Falle die Proportionalität nie so exakt erwarten dürfen, da hier die Änderung des Abstandes der Cornea von den Rhabdomen eine Rolle spielen kann und außerdem die Veränderung der Dichtigkeit, in der die Rhabdome stehen, eventuell Abweichungen bedingen kann. Für katoptrisch entstehende Bilder gilt das an erster oder zweiter Stelle Gesagte, je nachdem diese ein Appositions- oder ein Superpositionsbild entwerfen. Denn auch der zweite Fall ist durchaus denkbar, nämlich dann, wenn die Strahlen, die das Wesen des Superpositionsbildes ausmachen, aus dem Krystallkegel austreten, bevor derselbe sich in die feine Spitze verjüngt, d. h. also bevor dieser katoptrisch wirkt. Dies ist überall da sehr wohl möglich, wo der Krystallkegel wohl entwickelt und der Abstand von der Retina nicht zu groß ist. Dies trifft z. B. zu für den frontalen Teil des Auges von *Bythotrephes*.

Die beigegebene Tabelle gibt eine willkürliche Zusammenstellung der betreffenden Maße einiger Augen. In Rubrik 2 ist die Anzahl der Rhabdome, die auf ein Sphäroid mit dem Achsenschnittwinkel von 10° entfallen, angegeben. Die betreffenden Zahlen können dem-

1) Bei Vermehrung der Ommen von 1 auf 4 wird der Schwinkel der 4 Ommen gleich dem des ursprünglichen Ommas, mithin der eines jeden einzelnen der 4 Ommen = $\frac{1}{4}$ der ursprünglichen Größe. Hierdurch wird auch die Lichtstärke auf $\frac{1}{4}$ reduziert. Um diese auf der ursprünglichen Höhe zu erhalten, ist also eine 4fache Vergrößerung der Cornealinse und mithin eine doppelte Größe des Radius nötig. Die Verminderung des Sehfeldes von 1 auf $\frac{1}{4}$ wird dadurch erreicht, daß von der größern Corneafacette in größerm Abstand nun auch ein größeres Bild von demselben Gegenstand entworfen wird. Hiervon wird nun von dem Rhabdom eine absolut gleiche, relativ also geringere Fläche des Bildes rezipiert.

nach direkt als Maß für die Bewertung des Formensehens gelten — Ausnahmen stellen die Fälle dar, in denen die Rhabdome und die Krystallkegelachsen nicht in einer Geraden liegen (*Bythotrephes*). — Diese zeigen bei Augen mit Appositionsbild eine Proportionalität dem Radius gegenüber. Differenzen werden sich stets dadurch ergeben, daß die Biologie bei verschiedenen Tieren ein mehr oder weniger ausgedehntes Fernrecipieren bedingt, das lediglich auf der größern oder geringern Lichtintensität basiert und diese wieder in der Luft und in verschiedenen Meerestiefen eine sehr verschiedene ist. Immerhin läßt sich zunächst erkennen, daß die Maßzahlen für das Auge eines Tieres durch sämtliche Rubriken hindurch gegenüber denen eines andern Tieres in ähnlichem Verhältnis bleiben.¹⁾

	1.	2.	3.	4.	
	Auf einen Winkel von 10° kommen im Schnitt Rhabdome	Anzahl der Rhabdome eines Sphäroids mit dem Achsen-schnittwinkel von 10°	Radius des Auges in "	Verhältnis der Werte der Rubriken 1 : 3 2 : 3	
<i>Squilla mantis</i> (Stelle deutlichsten Sehens)	50	2500	30000	—	—
<i>Sergestes arm.</i> (Superpositionsbild)					
dorsale Partie	2 ³ / ₄	7,56	570	1 : 207	—
horizontale Partie	2	4	420	1 : 210	—
ventrale Partie	1 ¹ / ₅	1,44	261	1 : 217	—
<i>Nematoscelis mant.</i> (Superpositionsbild)					
Frontauge	7	49	1100	1 : 157	—
Seitenauge	3	9	460	1 : 153	—
<i>Hemimysis lam.</i>	2	4	230	—	—
<i>Dytiscus</i>	7	49	940	—	—
<i>Aeschna</i> (Appositionsbild)					
dorsale Partie	15	225	4600	—	1 : 18
ventrale Partie	7	49	1092	—	1 : 22
<i>Libellula depr.</i> (Appositionsbild)					
dorsale Partie	16,5	272	6000	—	1 : 22
ventrale Partie	10	100	1900	—	1 : 19

1) Die Maße für *Sergestes* und *Nematoscelis* sind den Abbildungen in der Atlantis von C. CHUN entnommen.

Ein Vergleich des ventralen Auges mit dem dorsalen bei *Aeschna* sowie bei *Libellula* ist besonders interessant, weil hier der Faktor der Biologie für beide Augen einigermaßen gleich gesetzt und daher hier vernachlässigt werden kann. Vergleicht man nun die Zahlen der Rubrik 2 mit denen der Rubrik 3, so ergibt sich ein annähernd konstantes Verhältnis der beiden Faktoren. In Rubrik 4 ist dieses angegeben. Während also hier die von theoretischen Erwägungen verlangte Proportionalität zwischen Receptionstüchtigkeit und Augenradius besteht, liefern uns *Nematoscelis* und *Sergestes* Beispiele für das Superpositionsauge, wo ein solches konstantes Verhältnis zwischen der Wurzel aus der Maßzahl für die Receptionstüchtigkeit und dem Augenradius zutage tritt.

Daß nicht an allen Augen, bei denen verschiedene Radien vorkommen, diese Relation beachtet wird, darf nicht in Erstaunen setzen, wenn man bedenkt, daß auch die Biologie für die verschiedenen Teile des Auges eine recht verschiedene sein kann. So zeigt gerade *Squilla* dieses Verhältnis nicht, obwohl ein sehr bedeutender Unterschied besteht zwischen dem Radius der Kuppe und dem der übrigen Teile. Hier werden aber auch an die Kuppenfacetten ganz andere Forderungen gestellt als an die Zylinderseitenwand. Während hier ein möglichst vollkommenes Formenrecipieren den Bauplan bestimmt, wirken die Kuppenfacetten, wie ich im nächsten Kapitel zeigen werde, in erster Linie reflexauslösend. Die Leistungen der beiden Augenteile können daher auch nicht von den ausgeführten Gesichtspunkten aus miteinander verglichen werden. Ich werde gleich darauf zurückzukommen haben. Zunächst muß ich auf die geistvolle Untersuchung CHUN's übergehen, die er an Augen von Tiefseeformen anstellte. Er führt hierin an, daß bei Sergestiden und Hyperiidien häufig in einem Teil der Augen die Facetten stark verlängert sind, ohne auch an Breite zuzunehmen. Dies entspricht aber der theoretischen Forderung in betreff des Verhaltens der Augen mit Superpositionsbild. Das Formenrecipieren muß demnach in den betreffenden Teilen des Auges einen höhern Wert erreichen. CHUN zieht jedoch andere Konsequenzen. Er leitet hieraus eine größere Vollkommenheit im Bewegungssehen ab. Beachtet man nun, daß das Sehfeld sich bei beiden Ommenformen konstant erhalten muß, wenn die Reizintensität nicht unter den Schwellenwert sinken soll — denn wir dürfen wohl annehmen, daß die Facetten nie größer sind als nötig ist, daß also durch die Reizintensität geforderte Größe des Augenradius bei dem ursprünglichen,

sphärischen Auge vorhanden war ohne aber diese zu überschreiten; auf dieser Voraussetzung basiert die effektiv vorhandene Proportionalität —, so ergibt sich, daß die von CHUN aufgestellte Behauptung zu Recht besteht, daß nämlich diese Augen besonders befähigt sind zur Motoreception, da hier der Zerstreuungskreis eines Lichtpunktes wesentlich mehr Ommen trifft, ohne dadurch der Formenreception irgendwie Abbruch zu tun.

Angeregt durch die Untersuchung CHUN'S versuchte ich nun, die Abhängigkeit der Werte für das Bewegungssehen, soweit dieses auf dem Vorhandensein von Zerstreuungskreisen beruht, näher festzustellen. Hierbei gilt für das Auge mit Appositionsbild: der Wert der Motoreception bleibt bei Änderung des Radius und mithin des Wertes für das Formenrecipieren konstant, da einer Zunahme dieses Wertes durch Vermehrung der Ommen im gegebenen Sphäroid eine Abnahme durch Verkleinerung des Receptionsfeldes in direkter Proportion entgegensteht. Die beiden Faktoren heben sich also auf. Bei dem Auge mit Superpositionsbild entspricht der Wert der Motoreception in Annäherung dem Quadrate des Radius, wenn nicht das Strahlenbündel, das den Zerstreuungskreis bildet, mit der Vergrößerung der Augen durch Änderung der Dioptrik, die ja sowieso eintreten muß, indem die Linsenzylinder weniger stark ablenken, vermindert wird.

Obwohl nun die von CHUN angeführten Tiefseeformen ein Superpositionsbild geben und obwohl infolge davon das Frontalauge entsprechend dem größern Radius möglicherweise ein vervollkommnetes Bewegungssehen besitzt, so scheint mir dennoch dies nicht das treibende Motiv bei der Entstehung dieser Augenpartien gewesen zu sein, da dieser Effekt auf andere Weise, nämlich durch Vergrößerung des Zerstreuungskreises, erzielt worden wäre, ohne eine so bedeutende Zunahme des Radius nötig zu machen. Es scheint mir daher, daß die Frontaugen dieser Tiefseeformen in erster Linie einer Verbesserung des Formensehens ihren Ursprung verdanken, wobei allerdings die hiermit vielleicht erfolgende Erhöhung des Wertes für Bewegungssehen jeden Fortschritt in dieser Hinsicht doppelt wertvoll machen mußte.¹⁾

1) Eine Steigerung der Entfernungssignalisation durch Zunahme des Zerstreuungskreises, wie sie CHUN annimmt, scheint mir nicht möglich zu sein, da zwischen diesen beiden Vorgängen keine konstante Beziehung denkbar ist, solange nicht die Objektgröße eine konstante ist. Denn ein junges Beutetier in der Nähe des Auges wird in dieser Hinsicht genau

Da, wie oben erwähnt, das Appositionsauge durch Größenzunahme hinsichtlich der Motoreception nicht gewinnt, so wird dadurch die Frage nahe gelegt, wie bei diesem Auge eine Steigerung des Bewegungssehens erreicht werden kann, falls eine solche nötig ist. Eine einfache Überlegung zeigt, daß hier eine Erweiterung des Receptionsfeldes des einzelnen Ommas die gleichen Dienste tut wie dort eine Vergrößerung des Augenradius. Allerdings geht diese Erweiterung auf Kosten des Formensehens.¹⁾ Eine Arbeitsteilung innerhalb des Auges wird also hier besonders erwünscht sein, und zwar in dem Sinne, daß ein Teil besonders an die Motoreception, der andere an das Formenrecipieren angepaßt ist. Da für den erstgenannten Teil aber keine direkte Abhängigkeit seiner Funktionstüchtigkeit von dem Radius besteht, für den zweiten aber sehr wohl, so werden wir bei jenen Augenpartien einen kleinen, bei diesen einen relativ großen Radius erwarten müssen. Dies führt uns wieder zu *Squilla* zurück. Hier haben wir eine solche Arbeitsteilung in eine Augenpartie mit großem Radius (Zylinderseitenwand), die dem Formenrecipieren dient, und eine Partie mit kleinem Radius (die beiden Kuppen), die lediglich reflexauslösend wirkt und hierdurch das Objekt in das Receptionsfeld der erstgenannten Augenteile bringt, zum Formenrecipieren aber absolut untauglich zu sein scheint, wie aus den gleich zu beschreibenden Augenstielreflexen des weitem erhärtet, eine Partie also, die lediglich der Motoreception dient. Daß die Facetten hier an Breite nicht vermindert sind, ist wohl dadurch zu erklären, daß der Effekt in diesem Falle derselbe ist, ob ein Rhabdom einen Impuls von der Stärke 1 gibt oder ob 4 Rhabdome 4 qualitativ annähernd gleiche Impulse von der Gesamtstärke 1 geben.

Hier möchte ich noch einige Werte über das Wachstum der

denselben Effekt hervorrufen wie ein größeres Tier derselben Art und der gleichen Form in größerer Entfernung des Auges.

1) Die Erweiterung des Receptionsfeldes wird sehr einfach dadurch erreicht, daß der Krystallkegel verkürzt wird und auf diese Weise das Rhabdom näher an die Cornea zu liegen kommt. Je näher dieses aber dem Schnittpunkt der Strahlen zu liegen kommt, um so größer wird das Receptionsfeld werden, wie in dem Fall, daß das Rhabdom den Schnittpunkt erreicht, dieses gleich wird dem Sehfeld der Cornea, d. h. alle Strahlen, die von der Cornea homozentrisch gebrochen werden, werden recipiert. Solche verkürzte Krystallkegel im Sinne einer Erweiterung des Receptionsfeldes traten uns an den Kuppenommen von *Squilla* entgegen. Infolgedavon ist die Pseudopupille dieses Augenteiles trotz der starken sphärischen Krümmung relativ groß.

Augen anfügen. Da eine Nah- und Ferneinstellung nicht existiert, so wird, zumal bei Wassertieren, das Fernrecipieren lediglich eine Funktion der Lichtintensität sein. Je stärker der Lichtreiz, auf um so größere Entfernung wird er recipiert. Mithin wird bei sonst gleichem Bau ein kleines Auge, also z. B. das einer jungen *Squilla*, sich von dem einer bewachsenen dadurch unterscheiden, daß es weniger geeignet ist, in die Ferne zu sehen. Dies entspricht der geringern Geschwindigkeit beim Schwimmen. Ich lasse hier die Verhältniszahlen für die Corneafacetten eines jüngern und eines ältern Tieres folgen.

	Längsachse einer Corneafacette (individuell sehr variierend)			Breite der Corneafacette		
	lat.	ax. ¹⁾	med.	lat.	ax.	med.
6 cm langes Tier	25,5	13,5	23	18	21	7,5
18 " " "	44,5	33,5	54	34	38,5	28

Da nur ein kleines axiales Strahlenbündel nach den Rhabdomen gelangt, hängt die Reizintensität auch lediglich von der Breite und nicht auch von der Höhe der Facetten ab. Die Breite ist aber selbst bei den medialen Ommen bei ältern Individuen nicht mehr sehr verschieden von der axialen. Im übrigen sei hier nochmals auf die früher schon besprochene Längendifferenz hingewiesen, die zwischen den axialen und den medialen Facetten bei ältern Tieren zutage tritt.

Um nun noch auf den zweiten Punkt zurückzukommen, der gegen die Annahme eines musivischen Sehens zu sprechen scheint, nämlich die Produktion eines lichtstarken, scharfen Bildes in der Höhe der Rhabdome und die Reception eines nur minimalen Teiles dieses Bildes, so wird auch dieser Widerspruch als ein nur scheinbar existierender erkannt, wenn man nur im Auge behält, daß es im Interesse der Reizintensität liegt, daß alle Strahlen, die unter einem Winkel von 12' auf der Facette auffallen, nach dem Rhabdom hingeleitet werden. Wenn man das Rhabdom in seinem Querschnitte in Anbetracht seiner geringen Breitendimensionen gegenüber der Corneafacette als Punkt betrachtet, so lautet obiger Satz, anders formuliert: Eine rationelle Ausnützung der unter 12' Divergenz auffallenden Strahlen fordert eine homozentrische Brechung. Eine solche wird aber auch die übrigen Strahlen mehr oder weniger in einem Punkte vereinigen, ohne daß das System ihretwegen besondere Eigenschaften zeigen müßte. Es wird also ein größeres scharfes

1) axial = in Verlängerung der Augenstiele gelegen.

Bild entstehen, als gefordert ist, oder das von dem Krystallkegel + Cornea entworfene Bild ist in seinem größten Teil für das Tier eine irrelevante Begleiterscheinung.

Da nun der Augenradius der Receptionstüchtigkeit, resp. der Wurzel aus dieser proportional sein muß, der Größe der Augen aber andererseits durch die Körpergröße eine obere Grenze gesetzt ist, so folgt, daß die Sehtüchtigkeit des Facettenauges, zumal bei kleinen Insecten, innerhalb enger Grenzen liegen muß. Allerdings sehen wir fast überall das Höchstmaß angestrebt. Ich erinnere nur an die im Verhältnis zur Körpergröße ungeheuerlichen Augen der Libellen, der Drohnen und der Nachtschmetterlinge. Eine Umgehung solcher umfangreichen Augen wird ermöglicht durch die Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens, die ihrerseits jedoch erst wieder durch Beweglichkeit der Augen, d. h. durch Ausbildung von Augenstielen, in vollem Umfange ausgenutzt werden kann. Dementsprechend scheint auch bei den Krebsen die Ausbildung einer besonders receptionstüchtigen Stelle weiter verbreitet zu sein. So berechtigt die schwächere Krümmung der Cornea in der Mitte der Augen der Brachyuren, auf die EXNER bereits hingewiesen hat, auch hier von einer Stelle deutlichsten Sehens zu sprechen. Ob dieselbe jedoch noch eine weitere Ausbildung erfahren hat durch schräge Einstellung der Nachbarommen, konnte ich bisher nicht eruieren.

Auch bei niedern Krebsen findet man häufig den Radius des dorsalen Augenteiles verlängert (*Leptodora*), so daß man bei einigen Formen (*Bythotrephes*, *Polyphemus*) ein Frontauge und Ventralauge (CHUN) unterscheiden kann. Hier werden die Augenstiele durch die ausgiebigen Rotierungsbewegungen der Augen ersetzt, auf die WEISMANN schon vor langer Zeit bei *Leptodora* aufmerksam machte, ohne aber den Sinn hierfür bei den sowieso nach allen Seiten sehenden Augen finden zu können. Die erhöhte Receptionstüchtigkeit der dorsalen Augenpartie läßt jedoch die Augenbewegungen als Fixierungsbewegungen verständlich erscheinen. ¹⁾

1) MILTZ hat in seiner ausführlichen Arbeit über das Auge der Polyphemiden eine Erklärung der dorsalen, verlängerten Augenfacetten zu geben versucht und kam hierbei teilweise zu Resultaten, die den meinigen widersprechen. Zunächst sieht er das Motiv zur Verbreiterung der Facetten in einer Erhöhung der Licht- und mithin der Reizintensität. Soweit muß ich ihm natürlich beipflichten. Er ist jedoch der Ansicht, daß stets mit der Häufung der Ommen eine Verbreiterung derselben Hand in Hand gehen müsse. Ich glaube aber nachgewiesen zu haben,

Bei *Squilla mantis* wird auf diese Weise eine bedeutende Leistungsfähigkeit erzielt. So konnte ich in diffusum Tageslicht durch eine im Wasser bewegte schwarze Kugel von 12 mm Durchmesser noch eine der gleich zu besprechenden Augenreaktionen in

daß dies gerade für das Superpositionsbild nicht der Fall ist. Und ein solches müssen wir hier dem ganzen Bau des Auges nach wohl vermuten. Aber auch, wenn ein Appositionsbild entworfen werden sollte, so entspricht die Vergrößerung der Facetten nicht der theoretischen Forderung, sondern sie übersteigt diese. Hieraus folgt aber, daß diese Vergrößerung nicht oder im zweiten Fall nicht allein von dem Radius bedingt wird. Es scheint mir hier vielmehr, daß diese Augenform ihren Ursprung einer Arbeitsteilung verdankt, die in dem Sinne eingetreten ist, daß das Frontalauge besonders zur Fernreception eingerichtet ist, das Ventralauge aber an das Recipieren des bereits bis auf Greifnähe verfolgten Tieres angepaßt ist. Hieraus ergibt sich ohne weiteres, daß dort die Facetten größer sein müssen als hier, da bei Wassertieren mit Facettenaugen das Fernrecipieren in erster Linie eine hohe Lichtintensität verlangt. Auch die Stellung der Augen, einmal nach oben vorn und bei dem ventralen Teil nach unten vorn, machen eine solche Erklärung wahrscheinlich. Nun ist aber der Radius des dorsalen Auges stärker vergrößert, als es die Verbreiterung der Ommen bedingt, so daß hieraus eine geringere Divergenz der Ommen und mithin ein erhöhtes Formen- und, falls es sich um ein Superpositionsbild handelt, auch ein erhöhtes Bewegungsrecipieren resultiert. Auch dies wird verständlich bei einem Angenteile, der dem Fernrecipieren angepaßt sein soll, wenn man nur bedenkt, daß das Facettenauge sowieso beim Fernsehen unverhältnismäßig schlechter gestellt ist als beim Nahsehen, daß also hier jede Vermehrung der Ommen im Sphäroid doppelt wertvoll wird. MILTZ kommt jedoch zu dem Schlusse, daß gerade das ventrale Auge, trotz der starken Divergenz der Ommen, das sehtüchtigere sein soll, und begründet diese Behauptung damit, daß durch Vermehrung der Ommen in einem gegebenen Sphäroid der Zerstreungskreis an Ausdehnung gewinnen und mithin das Bild an Schärfe leiden soll. Konsequenterweise müßte er demnach das Auge von *Machilis* für sehtüchtiger halten als das einer Libelle.

Das Frontalauge soll nach MILTZ deshalb verbreiterte Ommen haben, „weil die oberhalb befindlichen Gegenstände mit ihren dem Licht abgewendeten Flächen im Wasser nur ein lichtschwaches Bild liefern können, wogegen die unterhalb gelegenen Objekte das auf sie fallende Licht nach oben zurückstrahlen und deshalb viel besser sichtbar sind“. Ich glaube, mich mit dem Hinweis begnügen zu können, daß es lediglich auf den Kontrast zwischen Objekt und Milieu ankommt, daß daher schwarz auf weiß ebenso leicht gesehen wird wie weiß auf schwarz und daß die Schutzanpassung bei allen Wassertieren auf der Bauchseite nicht, wie man nach MILTZ erwarten müßte, möglichst lichtschwach, sondern stets möglichst lichtstark ist.

MILTZ sucht ferner eine Erklärung der Rotation des Auges von

einer Entfernung von 80 cm wahrnehmen. Daß hierbei noch eine Reception ziemlich scharfer Umrisse stattfindet, darf wohl angenommen werden, da die von dem Objekt ausgehenden Strahlen in dieser Entfernung noch einen Komplex von 12 Ommen reizen werden.

Zu den Tieren mit einer Stelle deutlichsten Sehens kann man ferner auch die von CHUN beschriebenen Tiefsee-Schizopoden rechnen. Sehr beachtenswert ist, daß CHUN ausdrücklich betont, daß sich in erster Linie bei räuberischen Tiefseeformen eine Teilung der Augen in zwei histologisch und physiologisch voneinander abweichende Partien findet. Daß solche Augenformen bei Tiefseetieren aber besonders häufig vorkommen, erklärt sich wieder aus der Ab-

Leptodora hyal. u. a. zu geben, mit der ich mich nicht einverstanden erklären kann. Er nimmt an, daß durch die Rotation ein Sichbewegen des Zerstreuungskreises über mehrere Ommen erreicht werden soll und daß hierdurch die Entfernungskalisation gefördert werde. Hierbei stützt er sich auf eine psychologische Tatsache unseres Sehens. Demgegenüber möchte ich bemerken, daß die Rotation eines sphärischen Auges um seinen Mittelpunkt allenfalls noch mit den Bewegungen eines Linsenauges bei feststehendem Kopf verglichen werden könnte. Nicht aber darf man dort als Motiv eine bessere Ermöglichung der Entfernungskalisation annehmen, weil wir, um dies zu erreichen, bei monokularem Sehen den Kopf hin und her bewegen. Wir erstreben hierdurch ein zeitlich getrenntes binokulares Sehen. Die Verschiebung des Zerstreuungskreises hat hiermit nichts zu tun und kann aus den auf S. 187 Anm. 1 angeführten Gründen keine Entfernungskalisation ermöglichen. Und selbst eine solche Wirkung als bestehend vorausgesetzt, so würden sich hierdurch nur Rotationen mit geringer Exkursionsweite, nicht aber so ausgiebige, wie sie tatsächlich vorkommen, erklären lassen.

Freilich zeigen die genannten Tiere auch Bewegungen mit geringer Exkursion, die mehr den Eindruck von einem Zittern machen. Hierdurch wird erstens erreicht, daß das ganze Objekt, wenn auch nicht gleichzeitig, so doch immerhin in sehr schneller Zeitfolge von der Stelle deutlichsten Sehens gesehen werden kann; außerdem wird aber auch hierdurch das Formenrecipieren einen höhern Wert erreichen, indem ein Bildpunkt auf diese Weise abwechselnd bald von 4 Rhabdomen recipiert werden kann, indem er je $\frac{1}{4}$ des Sehfeldes des einzelnen Rhabdoms ausfüllt, bald wieder nur von einem einzigen Rhabdom recipiert wird, dessen Sehfeld dann ganz von dem Bildpunkte eingenommen ist. Im zweiten Falle wird aber die Kontur des Bildpunktes viel bestimmter aufgenommen als in dem ersten. Indem so für jeden Bildpunkt infolge der zitternden Augenbewegungen die Möglichkeit besteht, für Augenblicke von der — entsprechend der Bildgröße — möglich geringsten Zahl von Rhabdomen recipiert zu werden, so ist hierdurch eine Erhöhung des Wertes für Formenreception gegeben.

hängigkeit des Radius von der Receptionstüchtigkeit. Die geringe Lichtintensität fordert hier noch wesentlich breitere Facetten bei der selben Receptionstüchtigkeit als bei Lufttieren, mithin also einen größern Radius. Eine Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens mußte also hier besonders wertvoll sein, sind doch diese Augen trotz dieser Umgehung eines noch größern Auges mit überall gleichem Radius immerhin noch so beträchtlich, daß CHUN z. B. von *Stylocheiron chelifer* CHUN, einer Tiefsee-Euphauside, sagt, daß man es hier mit Größenverhältnissen zu tun hat, „wie sie unter den übrigen Ordnungen der stielängigen Krebse nicht annähernd zur Beobachtung gelangen“.

Übersieht man nun den ganzen Bau des Squillen-Auges, so kommt man zu der Überzeugung, daß ein Auge mit Superpositionsbild hier wesentlich vorteilhafter wäre, da die Facetten in diesem Falle keine so gewaltigen Breitendimensionen ($19600 \mu^2$), wie ich sie sonst nie in dieser Größenordnung fand, nötig hätten und mithin das Auge bei der gleichen Dimension noch viel receptionstüchtiger sein könnte. Eine Hypothese, diese Verirrung in der Entwicklung zu erklären, scheint mir mit Hilfe der Annahme möglich, daß *Squilla* in phylogenetisch frühen Zeiten ein an der Oberfläche lebendes Tagraubtier war. In diesem Falle war ein Appositionsauge nicht unvorteilhaft. Nachdem sich aber eine stark brechende Cornea entwickelt hatte, die schon in mäßigem Abstand ein umgekehrtes Bild entwarf, war, wie kaum anders denkbar, eine Umwandlung zum Superpositionsauge, das mit dem Herabsteigen, wenn auch nur in geringe Tiefen, vorteilhafter wurde, wohl so gut wie ausgeschlossen, da jeder allmähliche Übergang hier zunächst negativen Selektionswert haben mußte, während bei dem Augenbau der Decapoden viel eher eine Umwandlung des einen Typus in den andern denkbar ist.

Reflexbewegungen des Augenstiels, ausgelöst durch Photoreception.

Der Reiz wurde jeweils mit einer schwarzen Papierkugel gegeben, die an einem langen dünnen Glasstab befestigt war, so daß nur die Kugel von dem Tier berücksichtigt wurde. Die Bewegungen derselben führte ich durch Drehung der Hand möglichst ruhig aus, um das Resultat nicht zu beeinträchtigen.

Bei diesen Versuchen ist sehr darauf zu achten, daß die Tiere munter und lebenskräftig sind, da sie sonst die Reaktion nicht in vollem Umfange zeigen.

1. Nähert man das Objekt direkt von vorn, so beobachtet man, falls das Tier vorher die Ruhestellung (Fig. 1) zeigte, außer einem geringen Konvergieren der Augenstiele keine Reaktion.

2. Bewegt sich der Gegenstand horizontal in Augenhöhe vor dem Tier von rechts nach links, so erhält man ebenfalls keine Reaktion.

In beiden Fällen läßt sich jedoch eine solche beobachten, wenn die Augen vorher nicht die Ruhestellung, sondern die Lichtschutzstellung — die ich später zu besprechen habe — zeigen. In diesem Falle kehren die Augen in die Ruhestellung zurück.

3. Nähert man das Objekt von der Seite und führt es über den Augen des Tieres hin, so tritt ein Konvergieren der Augenlängsachsen nach oben in dem Maße ein, als das Objekt sich nähert, bis die beiden Augenlängsachsen sich in einem Winkel von 90 bis 100° schneiden. Hat das Objekt die Mittellinie des Tieres dorsal überschritten, so kehren die Augen mit zunehmender Entfernung des Objekts wieder in die ursprüngliche Lage zurück. Wiederholt man den Versuch häufig oder ist der Reiz nur schwach, so reagiert jeweils nur das gleichseitige Auge (Fig. 2), wobei das Auge, das zunächst dem sich nähernden Körper abgewendet ist, ziemlich schnell das Maximum der Achsendrehung erreicht, sobald das Objekt die Mittellinie überschritten hat, und sich nun auf derselben Seite bewegt, dann aber, wie auch bei der beiderseitig symmetrischen Reflexbewegung, langsam wieder in die Ruhelage zurückkehrt.

4. Bringt man das Objekt senkrecht von oben her den Augen des Tieres näher, so tritt ebenfalls ein Konvergieren der beiden Augen nach oben ein im selben Maße wie bei der maximalen Augendrehung in Versuch 3. Seitliche Annäherung von oben ruft einseitige Reaktion entsprechend der Fig. 2 hervor.

5. Läßt man den optischen Reiz direkt von unten einwirken dadurch, daß man den gut beleuchteten Gegenstand unterhalb des Glastroges an das Tier heranzuführt, so werden die Augenlängsachsen möglichst parallel zu der Längsachse des Körpers gestellt, so daß also das Tier die volle Längsseite der Augen dem Gegenstand zukehrt.

6. Nähert man nun weiter den Gegenstand von hinten oben, so nehmen die Augen eine Stellung ein wie in Fig. 3, wobei eine Neigung der Augenlängsachse nach vorn um 40—50° beobachtet wird. Zugleich konvergieren diese nach oben, wie auf Fig. 3 zu er-

kennen, während die Augenstiele eine größere Divergenz zeigen. Meist ist diese Reaktion von einem Abwärtsneigen des Cephalothorax begleitet, wie es auch auf Fig. 3 (vgl. Fig. 1) deutlich zum Ausdruck kommt.

7. Bringt man schließlich das Objekt von vorn oben dem Tiere nah, so findet eine Drehung der Augenlängsachsen nach oben hinten mit Konvergenz nach oben statt. Hierzu tritt noch ein Konvergieren der Augenstiele. Meist beobachtet man in dieser Stellung ein Aufrichten des Cephalothorax, worauf dann häufig, falls sich das Objekt nahe genug befindet, ein blitzschnelles Zuschlagen mit den Scheren erfolgt.

Steht das Tier vorn stark aufgerichtet oder vertikal, wie bisweilen vorübergehend, in den Ecken des Aquariums und zeigt in dieser Stellung die Kompensationsstellung der Augen, wobei deren Längsachse parallel zu der Längsachse des Tieres verläuft (Fig. 7), so ruft die Annäherung eines Objekts von oben meist nicht ein Zurückneigen der Augen, sondern ein noch stärkeres Abwärtssinken hervor, so daß nun die sonst nach oben zeigenden Kuppenommatidien nach vorn unten sehen.

Verhindert man bei den Versuchen 4 und 7 die Reflexbewegungen der Augenstiele dadurch, daß man die Gelenke mit Collodium überpinselt, so beobachtet man bei starkem Reiz ein Zurseiteneigen des Cephalothorax, verbunden mit Aufrichten der nun dem Objekt zugekehrten Seite. Hierdurch wird wenigstens für ein Auge dasselbe erreicht, was normal durch die Reflexbewegungen für beide erreicht wird, nämlich eine solche Orientierung der Augen, daß deren Längsachse senkrecht zur Verbindungslinie der Augen mit dem Objekt zieht.

Die Bahnen dieser Reflexe verlaufen durch das Gehirn. Überstreicht man das eine Auge mit Maskenlack und nähert das Objekt dem Tier wie in Versuch 3, so beobachtet man häufig, besonders bei starken Bewegungen und solange das Tier frisch ist, daß das geblendete Auge ebenfalls Reflexbewegungen zeigt, die denen des andern Auges symmetrisch sind. Immerhin scheint der Schwellenwert zur Auslösung des Reflexes auf der gegenüberliegenden Seite höher zu liegen.

Um nachzuweisen, ob die Kuppenommen allein reflexauslösend wirken, genügt nun nicht, diese zu überstreichen, da in diesem Falle das Objekt von dem Tier erst gesehen wird, wenn es in das Sehfeld der Stelle deutlichsten Sehens eintritt. Dann aber ist keine

Reaktion mehr nötig. Ich mußte mich daher eines andern Verfahrens bedienen. Ich überstrich zunächst die Kuppenommen eines Auges mit Maskenlack. Näherte sich nun das Objekt von der andern Seite, so erfolgte eine Reaktion, wie in Versuch 3 angegeben ist. Es wurde demnach von dem Auge der gleichen Seite die Bewegung des andern Augenstiels ausgelöst, da das anderseitige Auge infolge des Überstreichens der Kuppenommen das Objekt erst nach erfolgter Reaktion zu sehen bekam. Hierauf überstrich ich auch bei dem gleichseitigen Auge die Kuppenommen. Da ich nun nie mehr auf die angegebene Weise eine Reaktion des gegenüberliegenden Auges hervorrufen konnte, obwohl die Stelle deutlichsten Sehens des gleichseitigen Auges dem Objekt normal folgte, so muß man wohl den Schluß ziehen, daß die Reflexbewegungen des gegenüberliegenden Auges durch die Kuppenommen ausgelöst wurden, und allgemeiner, daß in erster Linie die Kuppenommen reflexauslösend wirken und daß hiermit ihre Funktion erschöpft ist. Andererseits können allerdings auch die übrigen Teile des Auges einen ähnlichen Reflex auslösen, da die Stelle deutlichsten Sehens nur durch einen Reflex dem Objekt folgen kann; hierzu sind aber die Kuppenommen nicht absolut nötig.

Biologische Bedeutung dieser Reflexbewegungen.

Die Versuche lehren, daß, mit einer gleich zu erwähnenden Einschränkung, die Augen immer so gestellt werden, daß die Verbindungslinie des Auges mit dem Objekt nach Möglichkeit senkrecht auf der Augenlängsachse steht, oder, mit andern Worten, sie werden stets so gestellt, daß das Objekt von den Ommen der Längsseite des Augenzylinders gesehen wird. Der Vorteil, der dem Tier hieraus entspringt, ist klar. Erstens recipiert es auf diese Weise binokular, wo sich auch das Objekt befinden mag, und dann recipiert es ungleich schärfer als mit den Kuppenommen, auch dann, wenn sich das Objekt von hinten nähert und daher das Bild nicht von der Stelle deutlichsten Sehens recipiert wird. Eine genaue Beobachtung zeigt jedoch, daß eine vollständige Senkrechtstellung der Augenachse zur Verbindungslinie mit dem Objekt in der Sagittalebene nie erfolgt, wenn dieses sich in der Medianebene oben hinten oder oben vorn nähert. Immer ist die Senkrechtstellung nur annähernd mit einer Differenz von mehr als 5° erreicht. Wie erklärt sich dies? Was hat ferner das Konvergieren der Augenlängsachsen nach oben bei

diesen Versuchen für einen Sinn? Ich werde zu zeigen versuchen, daß die beiden Erscheinungen eng miteinander verknüpft sind, und die Lösung der einen Frage wird uns auch die der andern ohne weiteres ergeben.

Was zunächst das Konvergieren betrifft, so läßt sich leicht zeigen, daß dies durch den eigentümlichen Bau der Augen bedingt ist. Ich habe bereits darauf hingewiesen, daß die am weitesten caudal gerichteten Ommen des Auges auf der lateralen Seite des Auges liegen und daß diese, obwohl die einzigen, die von hinten Licht empfangen können, dennoch den übrigen gegenüber einen etwas verkümmerten Eindruck machen. Dazu kommt noch, daß sie sehr stark gegeneinander divergieren, wodurch die Receptionstüchtigkeit noch weiter vermindert wird. Es muß also im Interesse des Tieres sein, falls ein Objekt von hinten oben naht, die Augen so stellen zu können, daß auch die receptionstüchtigeren, lateralen Augenpartien nun nach hinten zeigen, wodurch zugleich das binokulare Receptionsfeld beider Augen in dieser Richtung wächst, während es vorher eine nicht erwähnenswerte Ausdehnung besaß.

Würden nun die Augen nur nach vorn gelegt und nicht zugleich konvergiert, so würde eine gedachte Sehlinie einer der äußern, caudalen Ommen des Zylindermantels einen Teil eines Kegelmantels beschreiben (Textfig. D, rechts), wobei jeder Punkt der Sehlinie immer den gleichen Abstand von der Medianebene des Tieres behielte. Der einzige Vorteil der Augenbewegung würde dann darin bestehen, daß die Sehlinie der hintern, äußern Zylinderwand insgesamt gehoben und mithin in die Ebene gebracht würde, die das Objekt mit dem Auge verbindet. Nun ist aber, wie gezeigt, mehr erforderlich, wenn das Tier nach hinten relativ deutlich recipieren soll. In diesem Sinne wirkt nun einmal das stärkere Divergieren der Augenstiele, dann aber auch das Konvergieren der Augenlängsachsen nach oben. Bei dieser zweiten Bewegung verläuft die Drehachse der gedachten Sehlinie parallel zur Längsachse des Tieres. Dadurch wird dann notwendig eine Annäherung der betreffenden Sehlinie an die Medianebene herbeigeführt (Textfig. D, links). Außerdem wird hierbei die Sehlinie gehoben, so daß nun das Auge nicht so weit nach vorn geneigt zu werden braucht, als es ohne das Konvergieren erforderlich wäre. Hiermit hat also auch die zweite vorhin aufgeworfene Frage ihre Lösung gefunden; denn es wird auf diese Weise erreicht, daß das Objekt von den Sehlinien der Ommen der Zylinderseitenwand getroffen wird, ohne daß die

Augenlängsachsen eine der Höhenlage des Objekts entsprechende Neigung nach vorn erfahren. Denn es wird hier die Senkrechtheit zur Verbindungslinie nicht allein durch Neigung in der Sagittalebene erreicht, sondern durch eine kombinierte Drehung in zwei Ebenen, so daß in Summa eine geringere Exkursion nötig ist.

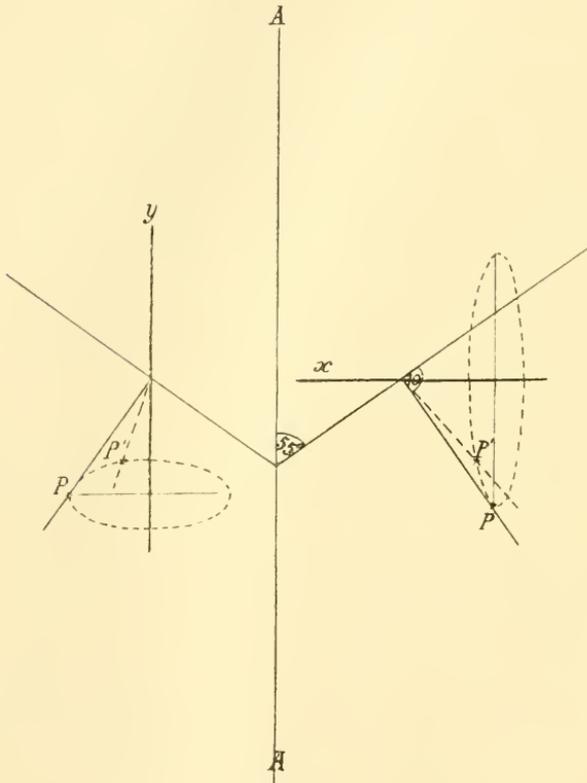


Fig. D.

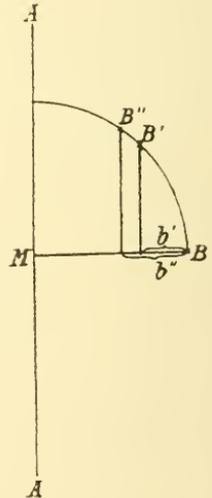


Fig. E.

Fig. D. Drehbewegungen der Sehlinie P , rechts um die Achse x , links um die Achse y . $A-A$ Mediansagittalebene des Tieres.

Fig. E. Annäherung der Sehlinie, der der Punkt B zugehört, an die Median-sagittalebene $A-A$ um die Strecke b' resp. b'' .

Ein Beispiel möge dies klar machen. Gesetzt: die Drehung, die das Auge durch Konvergenz erfährt, betrage 45° . In Textfig. E sei B der Schnittpunkt der betreffenden Sehlinie mit einer Ebene, die senkrecht zur Medianebene hinter den Augen des Tieres gedacht ist. Durch das Konvergieren nähert sich nun der Punkt B der Medianebene ($A-A$), indem er einen Teil eines Kreisbogens

beschreibt. Und zwar wird er nach einer Drehung von 45° an dem Punkt B' und nach einer Drehung um 55° (das Maximum, das ich schätzungsweise feststellte) bei B'' angekommen sein. Hierbei hat er sich der Medianebene um die Strecke b' resp. b'' genähert. Der Einfachheit wegen ist hierbei angenommen, daß die Drehungsachse nicht nur parallel zur Längsachse des Tieres verläuft, sondern daß sie mit dieser zusammenfällt. Die Differenz, die hierdurch entsteht,

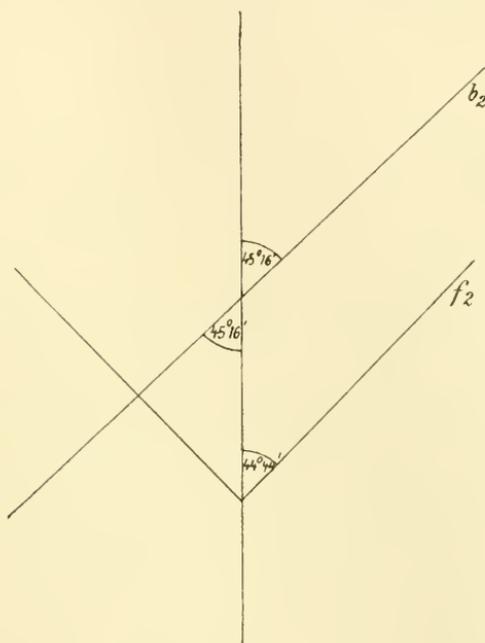


Fig. F.

Binokulares Rezeptionsfeld beider Augen bei Konvergenz der Augenlängsachsen.
Bezeichnungen nach Textfig. B.

Die Sehlinien f_2 und b_2 konvergieren nach außen.

ist bei der Größe des Gegenstandsabstandes gegenüber der des Augenabstandes von der Medianebene unbedeutend. Weiter läßt das Schema die Erhebung des Punktes B durch die Konvergenzbewegung erkennen.

Genau dieselbe Überlegung gilt nun aber auch für das Konvergieren der Augenlängsachsen, wenn sich das Objekt von vorn oben nähert. Hier sind es dann die Sehlinien der Stelle deutlichsten Sehens, die durch die Drehung der Medianebene genähert werden,

was natürlich dem Tier vorteilhaft sein muß. Als Wirkung des Konvergierens der Augenlängsachsen um 45° ergibt sich nach untenstehender Berechnung ¹⁾, daß die mittlern Sehlinien der Stelle deutlichsten Sehens hierdurch um $10\frac{1}{4}^{\circ}$ der Medianebene des Tieres näher gebracht werden. Dadurch aber erwächst dem Tier noch der weitere Vorteil, daß nun die Stelle deutlichsten Sehens auch an dem binokularen Receptionsakt beider Augen teilweise beteiligt ist (Textfig. F), eine Wirkung, die durch das Konvergieren der Augenspiegel noch wesentlich erhöht wird.

Lichtschutzstellung.

Beobachtet man die Tiere im Sonnenlicht oder in diffusen, von einer Seite einfallendem Tageslicht, so bemerkt man, daß die Augenlängsachse so gestellt wird, daß die Seitenwände der Augen möglichst vor senkrecht auffallenden Strahlen geschützt werden. Und zwar besteht die Reaktion, wenn das Licht von hinten einfällt, in einem schwachen Neigen der Augenlängsachsen nach oben hinten, so daß diese nun mit der Vertikalen einen Winkel von etwa 10° bilden. Andererseits aber wird die Schutzstellung sehr deutlich, wenn die zu schützende Ommengruppe die Stelle deutlichsten Sehens ist, d. h. wenn das Tier gegen das schief einfallende Licht gerichtet steht. Dann findet entsprechend der Einfallslinie der Lichtstrahlen ein Senken der Augenlängsachse nach oben vorn statt, wobei die vollständige Parallelstellung zur Körperlängsachse erreicht werden kann. Ein Konvergieren findet hier nicht statt, wie es denn auch in diesem Falle nur nachteilig wäre. Fig. 4 zeigt 2 Tiere, von denen das größere der Sonne zugewendet, das andere abgewendet stand.

Die Reaktion verläuft langsam, so daß die endgültige Einstellung etwa erst nach 1—2 Minuten erreicht ist. Fällt das Licht von der Seite ein, so ist keine Reaktion zu beobachten. Doch zeigt sich unter diesen Bedingungen, daß bei Annäherung eines Objekts in der Medianebene des Tieres von oben, ja selbst bei einer Annäherung auf der dem Lichte zugewandten Seite, stets eine stärkere

1) Für die mittlere Sehlinie der Stelle deutlichsten Sehens ergibt sich folgende Berechnung:

$$\frac{\operatorname{tg} x}{\operatorname{tg} 55} = \frac{MB - b'}{MB} \quad (\text{Bezeichnungen nach Schema E}).$$

Hieraus folgt weiter $\operatorname{tg} x = 1,428 \times 0,69387$ und $x = 44^{\circ} 44'$ (aufgerundet).

Augenstielreaktion auf der dem Lichte abgewandten Seite hervorgerufen wird, während das vom Licht geblendete Auge häufig keine Reaktionen zeigt. Da aber die Reflexe, wie gezeigt, in erster Linie immer gleichseitig ausgelöst werden und da die Kontraste zwischen dem angenäherten Objekt und dem Hintergrund für die Kuppenommatidien beider Augen als gleich gesetzt werden können und ferner beide Kuppen vorher demselben Licht ausgesetzt waren, so kann aus der Tatsache, daß trotz dieser gleichen Bedingungen für die reflexauslösenden Kuppenommen dennoch die Reaktion auf der einen Seite viel prompter und viel stärker ausgelöst wird, der Schluß gezogen werden, daß der Adaptationszustand der übrigen Augenteile, der infolge der verschiedenen Belichtung auf beiden Seiten verschieden sein muß, einen Einfluß auf die Reflextätigkeit besitzt. Ja, man kann noch weiter gelangen und die Grenze, innerhalb deren diese Vorgänge sich abspielen, enger ziehen. Das Experiment zeigt nämlich, daß es lediglich darauf ankommt, bei welchem Auge die Stelle deutlichsten Sehens weniger stark beleuchtet ist. Hierbei ist es ganz gleichgültig, ob z. B. rechts die Lichtintensität x und links $x-1$, oder rechts $x-1$ und links $x-2$ einwirkt. Im ersten Fall bewirkt $x-1$ die stärkere, im zweiten Fall die schwächere Reaktionsfähigkeit. Es kommt also darauf an, welches Auge stärker bestrahlt ist. Daraus aber folgt, daß der Adaptationszustand des Auges seinen Einfluß auf die Reflextätigkeit im Hirn ausübt, da nur hier die Impulse beider Augen eine gemeinsame Wirkung hervorrufen können.

Das Vorhandensein dieser Lichtschutzreaktion im Verein mit den vorherbesprochenen Reaktionen erklärt die einander so sehr widersprechenden Angaben, die bisher über die Augenstellung von *Squilla mantis* gemacht wurden.

Einwirkung verschiedener Lichter.

Durch die Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. KNIEP, der mir seine orthochromatischen, mittels der Thermosäule hinsichtlich der Intensität des durchgelassenen Lichtes von ihm bestimmten ZEISS-Platten zur Verfügung stellte, war es mir möglich, die Wirkung verschiedener Lichter als Reiz zu untersuchen. Ich möchte es nicht versäumen, auch an dieser Stelle Herrn Dr. KNIEP meinen besten Dank hierfür auszusprechen.

Ich beobachtete zunächst, in welcher Entfernung die Annäherung

einer schwarzen Kugel noch eine Reaktion hervorruft, dann, in welcher eine solche noch beobachtet wird, wenn der Schatten des Objekts direkt auf das Auge des Tieres fällt. Schließlich fand ich noch eine sicherere Handhabe zur Beurteilung der Wirkung verschiedener Lichter in dem Grade der Lichtschutzstellung. Da nämlich das Licht horizontal einfiel, zeigten die Tiere je nach der Intensität und Farbe des einfallenden Lichtes eine geringere oder ausgesprochenere Horizontalstellung der Augen. Um diese verschiedenen Stellungen gut miteinander vergleichen zu können, ersetzte ich die eine Lichtsorte durch Hinwegziehen der einen Glasplatte und direktes Nachschieben der andern Platte fast momentan durch eine andere und beobachtete nun, ob ein Senken oder ein Heben der Augen stattfand. Hierbei zeigte sich, daß *Squilla* auf alle Lichter des uns sichtbaren Spektrums Reaktionen zeigt, wenn nur eine bestimmte Intensität erreicht ist. Jedoch ist die Wirkung des kurzwelligen (blauen) Lichtes noch stärker als die des langwelligen (roten) von der siebenfachen Intensität.

Die günstige Möglichkeit, die durch diese Schutzstellung gegeben ist, über physiologische Zustandsänderungen des Receptors Aufschluß zu gewinnen, hoffe ich bei meinem nächsten Aufenthalt am Meer weiter ausnutzen zu können.

Hinsichtlich der Reception aller Lichter des uns sichtbaren Spektrums scheint also eine Übereinstimmung mit den niedern Crustaceen zu bestehen. Denn die Schmuckfarben, die bei vielen Arten die Männchen und auch die Weibchen zur Paarungszeit zeigen, müssen wir wohl, wie WEISMANN gezeigt hat, als durch geschlechtliche Zuchtwahl entstandene, sekundäre Geschlechtscharaktere auffassen. Dies setzt aber eine Receptions- und übrigens auch Empfindungsmöglichkeit der durch die betreffenden Lichter gesetzten Reize voraus. Sie berechtigen sogar weiter zu der Vermutung, daß durch die verschiedenen Lichter nicht nur quantitativ, sondern auch qualitativ verschiedene Empfindungen ausgelöst werden.

Einfluß optischer Impulse auf den Muskeltonus.

Ich führe hier die Veränderungen des Muskeltonus an, wie ich sie nach Überstreichen beider Augen mit Asphaltlack häufig fand.

1. Erhöhen der Reizbarkeit.

2. Herabsetzen der Muskelkraft. Die Tiere schwimmen meist nur kürzere Strecken und lassen sich dann wieder langsam zu Boden sinken.

3. Veränderung des Muskeltonus. Im Abdomen macht sich ein Überwiegen der ventralen Muskulatur bemerkbar. Die Raubbeine werden nicht fest an dem Leib getragen, sondern sind leicht geöffnet. Bisweilen werden die 2 letzten Glieder infolge dauernder Kontraktion der betreffenden Extensoren senkrecht vom Körper nach unten abgespreizt, so daß der Vorderkörper auf diesen 2 Gliedern wie auf Extremitäten aufliegt. Der Cephalothorax ist einige Zeit nach der Operation häufig vornübergefallen. Die Beine sind stark gestreckt, besonders in dem Hüftgelenk (Fig. 5 u. 6).

All diese Symptome führe ich jedoch nicht auf den Ausfall optischer Erscheinungen zurück, sondern lediglich auf den Eingriff, den ein Überstreichen der Augen mit einer alkoholischen Lösung jeweils bedeutet; es sind Reizerscheinungen. Wenn ich trotzdem auf die Veränderungen des Muskeltonus näher eingegangen bin, so geschah dies, um in Anbetracht der weiten Verbreitung dieser Symptome im Tierreich und der fast allgemeinen Auffassung derselben als Ausfallserscheinungen vor voreiligen Schlüssen zu warnen. BETHE hat nach Ausschalten des Gehirns bei vielen Arthropoden nahezu dieselben Symptome beobachtet. Er schreibt: „Der veränderte Tonus, der sich nach Ausschaltung des Gehirns zeigt, beruht einmal in einer allgemeinen Herabsetzung der Muskelkraft..., dann aber auch in einem Überwiegen bestimmter Muskelgruppen, meistens der Flektoren über die Extensoren. Dieses dokumentiert sich in der Haltung der Extremitäten, welche nach der Operation dauernd stärker flektiert sind als normal, besonders im Hüftgelenk, so daß der Körper der Tiere höher liegt als sonst.“ Bedenkt man, daß bei *Squilla* die speziell nur dem Gehirn zukommenden Impulse in erster Linie die optischen sind, so könnte dadurch eine Übereinstimmung der Beobachtungen nach Ausschalten der optischen Eindrücke mit denen, die nach Ausschalten des Gehirns bei andern Tieren gemacht werden, um so verständlicher erscheinen. Was mich dennoch abhält, die Tonusänderung auf Kosten des Ausfalls der optischen Impulse zu setzen, ist die Überlegung, daß dieselben physikalischen Bedingungen, wie sie durch das Überlackieren für das Auge geschaffen werden, auch in einem absolut dunkeln Raume gegeben sind, daß aber die physiologischen Effekte in beiden Fällen nicht dieselben sind, indem die Tiere in einer Dunkelkammer keinerlei

Veränderungen des Muskeltonus beobachten lassen.¹⁾ Mithin scheint mir eine Tonusänderung nach Ausschalten der Photoreception nicht zu bestehen. Daß solche Änderungen Folgen des operativen Eingriffes sind, gewinnt dadurch weiter an Wahrscheinlichkeit, daß dieselben Symptome auch auf andere Weise entstehen können, so durch Sauerstoffentziehung, nach Chloroform- oder Chlorotonnarkose, durch Blutentziehung, Abbinden der Fühler und Überpinseln der Augen mit Alkohol 70%. Bisweilen gelingt es auch, geblendeten Tieren den Lack in einigen großen Schuppen ohne irgendwelche Verletzung des Auges wieder abzunehmen. Auch dann bleibt die Tonusänderung bestehen. Ferner werden die Symptome als Reizerscheinung charakterisiert durch die Tatsache, daß sie alle bei kräftigen Tieren allmählich nur noch zeitweise auftreten und schon etwa nach einem Tage wieder vollständig verschwunden sind, obwohl der Lacküberzug nach wie vor vorhanden ist, während kleinere Exemplare viel länger und viel stärker die angeführten Symptome zeigen. Und schließlich spricht dafür, daß einseitiges Blenden entweder genau dieselben Erscheinungen hervorruft oder aber, wie bisweilen auch doppelseitiges, vollständig wirkungslos bleibt. Einseitige Veränderung der Beinhaltung tritt, wie BETHE gezeigt hat, nach einseitiger Durchschneidung der Schlundcommissur auf.

Dieselben Symptome, wie man sie bei *Squilla* auf die verschiedenste Weise als Reizsymptome dokumentieren kann, fand auch FRÖHLICH bei *Penaeus* nach Läsion der Statocysten. Auch bei otolithenlosen Fröschen wurde eine Schwächung der Beuger und dadurch Extension der Extremitäten und eine Schwächung der Rückenmuskulatur und dadurch Überwiegen der Antagonisten beobachtet. Ferner gibt *Eledone* bei Exstirpation des statischen Apparats die gleichen Symptome.

Bei dem Auftreten dieser Tonusänderung in so verschiedenen Tiergruppen, wie bei den Arthropoden, Mollusken und Wirbeltieren, scheint es geboten, darauf zu achten, ob man es hier stets mit Ausfallerscheinungen oder mit Reizerscheinungen zu tun hat. Für *Squilla* scheint mir letzteres hiermit festgestellt zu sein.

1) Bei den Versuchen habe ich mich der besteingerichteten Dunkelkammer der physiologischen Abteilung bedient. Nachdem die Tiere längere Zeit hierin belassen waren, wurden sie plötzlich mit einer elektrischen Lampe beleuchtet und auf diese Weise die Körperhaltung kontrolliert. Will man das Ausbleiben einer Reaktion in dem nicht absoluten Dunkel eines solchen Raumes sehen, so dürfte man noch weniger eine solche nach Überpinseln der Augen mit Asphaltlack erwarten.

Kompensationsbewegungen der Augen.

Da es bisher nicht gelungen ist, ein statisches Organ bei *Squilla* aufzufinden, so mußte das Vorhandensein von Kompensationsbewegungen von besonderm Interesse sein, da man infolge davon den reflexauslösenden Reiz nur in den optischen Impulsen sehen konnte. Ich werde zu zeigen versuchen, daß diese Anschauung irrig ist und daß bei *Squilla* ebenso wie bei allen höhern Krebsen die Kompensationsbewegungen von einem statischen Organ ausgelöst werden.

BETHE gibt an, daß die Kompensationsbewegungen nur in der vertikalen Ebene, d. h. also nur bei einer Drehung des Körpers um seine Querachse, stattfinden, und zwar in einem Betrag von 20 bis 35°. Meine Beobachtungen stimmen damit überein, abgesehen von den Angaben über den Umfang der Bewegung. Diese sind wesentlich bedeutender. So läßt sich an Tieren, die sich in gutem Zustand befinden, beim Aufwärtsschwimmen ein Senken der Augenlängsachsen nach oben vorn aus der Vertikalen bis nahezu zur Parallelstellung, also etwa um 80°, beobachten (Fig. 7). Ferner zeigen solche Tiere auch beim Abwärtsschwimmen eine geringe Neigung (10°) der Augenlängsachse nach oben hinten, so daß die gesamte Kompensationsbewegung etwa einen rechten Winkel umfaßt.

Um nun zunächst die Wirkung der Kompensationsstellung des Auges auf den Muskeltonus festzustellen, bediente ich mich zweier verschiedener Verfahren, die beide den Nachteil bieten, daß man vermittels derselben nicht imstande ist, das Tier dauernd unter die gewünschten Bedingungen zu setzen, indem sowohl die Collodiumbrücke, die ich von dem Cephalothorax nach den Augenstielen anlegte, um diese in bestimmter Lage zu fixieren, ohne das Augenstielgelenk zu beschädigen, nach kurzer Zeit wieder von dem Tiere beseitigt wurde, ebenso wie die Korkplättchen, die ich mittels Collodium hinter den Augen an den Augenstielen befestigte. Immerhin gelang es mir einmal, ein nach der ersten Methode gut operiertes Tier 2 Tage lang unter den erstrebten Bedingungen zu beobachten. Das betreffende Individuum bot außerdem noch den Vorteil, daß die Störungen beim Schwimmen infolge der geringen Länge des Tieres (8 cm) auch in einem kleinern Bassin leicht verfolgt werden konnten.

Ich hatte diesem Tier das linke Auge in der Weise fixiert, daß dessen Längsachse mit der Körperlängsachse parallel lief. Hierauf fand beim Schwimmen ein Rollen des Körpers um die Längsachse

oder ein Schwimmen in Spiralgängen statt, und zwar, von vorn gesehen, im Sinne des Uhrzeigers. Reizt man das Tier, so erfolgt häufig, wie bei dem normalen Tier, ein Überschlagen entweder nach oben oder nach unten, doch mit dem Unterschied, daß im ersten Falle dabei meist ein Ausbiegen nach der operierten Seite, im zweiten Falle nach der nichtoperierten Seite zu erfolgt.

Alle die übrigen Fälle, in denen die Tiere sich nach kurzer Zeit wieder das Collodium entfernten oder wenigstens die Augen wieder in die normale Lage brachten, lasse ich unerwähnt.

Ich überstrich nun weiter dem linksseitig operierten Tiere erst das linke, dann auch das rechte Auge mit Asphaltlack, wobei sich zeigte, daß die Kompensationsstellung der Augen unabhängig von der Photoreception die Muskelinnervation beeinflusst, da das Verhalten des Tieres sich hierauf nicht änderte. Ob diese Reflexbahnen in den sensibeln Nerven der Muskeln oder, was wahrscheinlicher ist, in denen der Gelenkhäute der Augenstiele ihren Ursprung nehmen, läßt sich aus diesem Versuch nicht ersehen. Ein Anästhetisieren der Gelenkhaut bietet infolge der topographischen Lage des Gehirns einige Schwierigkeiten. Auch über die Art der Innervationsänderung der Muskulatur vermögen diese vereinzelt Versuche noch kein Bild zu geben. Ich verfuhr nun bei andern Tieren so, daß ich an den Augenstielen kurz hinter den Augen kleine Korkplättchen mittels Collodiums befestigte, wobei diese so abgeglichen waren, daß die Augen + Augenstiele, die spezifisch schwerer sind als das Meerwasser, infolge der Korkplättchen einen Auftrieb hatten, der dem normalen Abwärtstrieb der Augen + Augenstiele ungefähr gleichkam. Diese Methode bietet der andern gegenüber neben Nachteilen doch immerhin den einen Vorteil, daß sie sehr leicht auszuführen ist, so daß die Tiere sich wieder relativ schnell erholt haben und daß das Gelingen derselben nicht wie bei jener zum großen Teil vom Zufalle abhängig ist.

Die beiderseits so behandelten Tiere schwimmen, sobald die Beine den Boden nicht mehr berühren, in kurzem Bogen nach oben. Haben sie die Wasseroberfläche erreicht, so gleiten sie unter dieser hin, wobei die Augen zum Teile aus dem Wasser hervorragen. Bei kleinern Tieren, bei denen die Bewegungsstörungen deutlicher zum Ausdruck kommen können, beobachtete ich bisweilen ein mehrmaliges Schwimmen in senkrecht stehenden Kreisen. Führt man die Operation nur einseitig aus, so findet man bei den eben beschriebenen Bewegungen meist ein Ausbiegen nach der nicht operierten Seite

Die Kompensationsstellung eines Auges wirkt demnach nur einseitig auf die Muskelinnervierung, ob gekreuzt oder ungekreuzt, konnte ich nicht feststellen. Einseitige Änderung des Innervationsrhythmus der Schwimfüße erhält man auch durch Abbinden des einen Auges. Auf diese Weise behandelte Tiere schwimmen Kreise nach der operierten Seite. Bindet man auch das andere Auge ab, so ist das Verhalten wieder normal. Hierbei kann nicht, wie aus den früheren Versuchen hervorgeht, der Ausfall der optischen Impulse in Betracht kommen, sondern lediglich das Ausschalten der sensibeln Kontrolle der Augenstellung.

Es scheint mir nun nicht ratsam, auf Grund dieser Beobachtungen bereits eine Analyse dieser Verhältnisse wagen zu wollen. Immerhin läßt sich wenigstens ein gesicherter Schluß daraus gewinnen: Die Tiere bringen die Körperachse nicht in eine Stellung, der die jeweils aufgezwungene Augenstielstellung als Kompensationsstellung entsprechen würde, sondern sie machen stets diejenigen Bewegungen, die die Körperachse in die normale Senkrechstellung zur Augenlängsachse bringen würden, falls das Auge im Raum feststehen würde.

Ich habe bereits oben erwähnt, daß die Kompensationsstellung der Augen unabhängig von der Photoreception den Muskeltonus beeinflusst. Es läßt sich aber auch weiter zeigen, daß auch die Kompensationsbewegungen unabhängig von optischen Impulsen sind. Überstreicht man Tieren die Augen mit Asphaltlack, so zeigen sie, sobald die Reizsymptome vorbei sind, auch geblendet in vollem Umfange die Kompensationsbewegungen.

Daß BETHE zu gegenteiligem Resultat kam, scheint mir daran zu liegen, daß er infolge Mangels an Material nur Tiere beobachten konnte, die sich infolge der Reizung, die der Alkohol auf das Auge ausübt, in anormalem Zustand befanden und sich bereits wieder den Lack abgekratzt hatten, bevor die Reizerscheinungen verschwunden waren. Bei Tieren, die sich von der Operation vollständig wieder erholt haben, zeigt sich aber eine Unabhängigkeit der Kompensationsbewegungen von der Photoreception. Solange allerdings die Tiere an den Augen scheuern und kratzen und mithin ein anormaler Reiz von diesen ausgeht, solange darf man auch keine normalen Reaktionen erwarten.

Das Vorhandensein von Kompensationsbewegungen bei geblendeten Tieren fordert nun aber die Annahme eines statischen Sinnes, ebenso wie die Tatsache, daß, abgesehen von den Reiz-

erscheinungen, durch Blenden keinerlei Veränderungen im Schwimmen hervorgerufen wird, ein Verhalten, wie es bei Tieren mit Statocysten allgemein beobachtet wird (BEER an *Penaeus*; DELAGE an *Mysis*, *Palaemon*, *Gebia*, *Corystes*, *Carcinus*, *Polybius*; CLARK an *Gelasimus*).

Noch auf eine andere Weise läßt sich der Nachweis eines statischen Sinnes erbringen. Schneidet man einer *Squilla* die flügelartig verbreiterten Platten des hintern Fühlers ab, so beobachtet man bereits an geblendeten wie an ungeblendeten Tieren, daß sie häufig kurze Strecken auf dem Rücken schwimmen, dabei aber stets Anstrengungen machen, die Bauchlage wieder zu gewinnen, was ihnen infolge des Mangels dieser zum Steuern wichtigen Plättchen nicht leicht gelingt. Wenn schon dies vermuten läßt, daß *Squilla* entgegen dem physikalischen Gleichgewicht in Bauchlage schwimmt, so wird dies durch Belastungsversuche zur Gewißheit. Zunächst brachte ich ein totes Tier durch einen dünnen Draht in die Lage, die ein schwimmendes Tier gewöhnlich zeigt. In das Wasser gebracht, drehte sich das Tier meist langsam in Rückenlage und sank so zu Boden. Bisweilen erfolgte jedoch auch keine Drehung, und das Tier kam in normaler Bauchlage am Boden an. Hieraus folgt, daß die Tiere mindestens im indifferenten, wenn nicht schon im labilen Gleichgewicht schwimmen. Nun belastete ich weiter kräftige, frische Tiere mit immer größern Gewichten, die in Gestalt von Bleiplättchen, die der Rückenwölbung angepaßt waren, ohne aber beiderseits weit herabzureichen, über den 3 Gangbeinen mittels eines feinen Drahtes befestigt waren. Hierbei fand ich als Maximalgewicht, mit dem sich ein 39 g schweres Tier noch eben vom Boden erheben konnte, 8,2 g (den Auftrieb durch Wasserverdünnung nicht mit in Rechnung gezogen). Mit dieser Last vermochte das Tier sichtlich nur mit äußerster Anstrengung Bauchlage einzuhalten. Ständig schwankte es nach beiden Seiten und wurde momentan in Rückenlage herumerissen, sobald es weniger energische Schwimm- und Balancierbewegungen machte. Ein Blenden des Tieres hatte auch hier keine Änderung im Verhalten zur Folge. Weiter befestigte ich ein Gewicht von 4 g seitlich, so daß zweifelsohne hiermit der Schwerpunkt nach dieser Seite verlegt war. Trotzdem schwamm auch in diesem Falle das geblendete wie das nicht-geblendete Tier, freilich mit sichtlicher Anstrengung, größere Strecken vollständig in Bauchlage.

Diese Versuche rechtfertigen den Schluß, daß bei *Squilla* ein statischer Sinn vorhanden ist. Wo man denselben zu suchen hat,

weiß ich leider noch nicht zu sagen. Immerhin zeigen die Kompensationsbewegungen, daß sie nur abhängig sind von der Lage des Cephalothorax, während die des Abdomens irrelevant ist. Ich habe nun weiter noch die Augentiele an den Gelenken abgebunden, dann ebenso die vordern und hierauf auch die hintern Antennen jeweils an dem Basalglied, doch stets mit negativem Resultat. Das statische Organ wird demnach wohl in dem Cephalothorax selbst zu suchen sein. Leider konnte ich meine Untersuchung in dieser Hinsicht nicht zu Ende führen; doch hoffe ich, daß mir bei meinem nächsten Aufenthalt am Meer das Auffinden dieses Organs gelingen wird.

Literaturverzeichnis.

- BEER, TH., Vergleichend physiologische Studien zur Statocystenfunktion, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 73, 1898; Vol. 74, 1899.
- BELLONCI, G., Nuove ricerche sulla struttura del ganglio ottico della Squilla mantis, in: Rendicont. Accad. Sc. Istit. Bologna, 1881—1882.
- BERGER, E., Untersuchungen über den Bau des Gehirns und der Retina der Arthropoden, in: Arb. zool. Inst. Wien, 1878.
- BERGMANN und LEUCKART, Anat.-physiol. Übersicht des Thierreichs, 1852, Stuttgart.
- BETHE, A., Über die Erhaltung des Gleichgewichts, in: Biol. Ctrbl., Vol. 14, 1894.
- , Die Otocyste von Mysis, in: Zool. Jahrb., Vol. 8, Anat., 1895.
- , Vergl. Untersuchungen über die Funktionen des Centralnervensystems der Arthropoden, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 68, 1897.
- , Das Nervensystem von Carcinus maenas, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 50 u. 51, 1897.
- CHUN, C., Atlantis, in: Biblioth. zool., Heft 19, 1896.
- , Die pelagische Thierwelt in größeren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna, *ibid.*, Heft 1, 1887.
- CIACCIO, G. V., Osservazioni microscopiche circa l'interna fabbrica degli occhi delle Squille etc., in: Rendicont. Accad. Sc. Istit. Bologna, 1893—1894.
- CLAPARÈDE, E., Zur Morphologie des zusammengesetzten Auges bei den Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 10, 1860.
- CLARK, J., Über Gleichgewichtsphänomene in gewissen Crustaceen, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 8, 1894.
- DELAGE, Y., Sur une fonction nouvelle des otocystes comme organes d'orientation locomotrice, in: Arch. Zool. expér. (2), Vol. 5, 1887.
- DOFLEIN, F., Brachyura, in: Wiss. Erg. Deutsch. Tiefsee-Exp., Vol. 6, 1904.
- ENGELMANN, TH. W., Über die Funktion der Otolithen, in: Zool. Anz., Jg. 10, 1887.
- EXNER, S., Die Physiologie der facettierten Augen, Leipzig, Wien 1891.
- FRÖHLICH, A., Studien über die Statocysten. 1. Mitt. Versuch an Cephalopoden etc., in: Arch. ges. Physiol., Vol. 102, 1904.
- , Studien über die Statocysten wirbelloser Tiere. 2. Mitt. Versuche an Krebsen, *ibid.*, Vol. 103, 1904.
- GOTTSCHKE, C. M., Beitrag zur Anatomie und Physiologie des Auges der Fliegen und Krebse, in: Arch. Anat. Physiol., 1852.

- GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen 1879.
- HENSEN, V., Studien über das Gehörorgan der Decapoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 13, 1863.
- , Wie steht es mit der Statocysten-Hypothese?, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 74, 1899.
- HESSE, R., Untersuchung über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren (7), in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, 1901.
- , Das Sehen der niederen Tiere, Jena 1908.
- LEE, Über den Gleichgewichtssinn, in: Ctrbl. Physiol., Vol. 6, 1892.
- LEINEMANN, K., Über die Zahl der Facetten in dem zusammengesetzten Auge der Coleopteren, Diss. Münster (Hildesheim) 1904.
- LEYDIG, F., Das Auge der Gliedertiere, Tübingen 1864.
- LOWNE, B. T., On the compound vision and the morphology of the eye in Insects, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 2, 1884.
- LYON, Compensatory motions in fishes, in: Americ. Journ. Physiol., Vol. 4, 1901.
- MILTZ, O., Das Auge der Polyphemiden, in: Biblioth. zool., Heft 28, 1899.
- PARKER, G. H., The retina and optic ganglia in Decapods, especially in *Astacus*, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, 1897.
- PRENTISS, C. W., The otcyst of Decapod Crustacea, its structure, development and functions, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard College, Cambridge Mass., 1900—1901.
- RADL, E., Über die Krümmung der zusammengesetzten Arthropodenaugen, in: Zool. Anz., Vol. 23, 1900.
- , Untersuchungen über den Bau des Tractus opt. von *Squilla mantis* und von anderen Arthropoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 67, 1900.
- SCHMIDT, O., Die Form der Krystallkegel im Arthropodenauge, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, 1878.
- SCHULTZE, M., Untersuchungen über die zusammengesetzten Augen der Krebse und Insekten, Bonn 1868.
- VERWORN, M., Gleichgewicht und Otolithenorgan, in: Arch. ges. Physiol., Vol. 50, 1891.
- VIALLANES, H., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes, in: Ann. Sc. nat. (7), Vol. 13, 1892, p. 349.
- , Contribution à l'histologie du système nerveux des Invertébrés, *ibid.*, p. 385.
- WAGNER, R., Einige Bemerkungen über den Bau der zusammengesetzten Augen der Insekten, in: Arch. Naturg., Jg. 1, 1835.
- WEISMANN, A., Über den Bau und die Lebenserscheinungen von *Leptodora hyal.*, Leipzig 1874.
- , Über die Schmuckfarben der Daphnoiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., 1878.

ZENKER, F., Monographie der Ostracoden, in: Arch. Naturg., Jg. 20, Bd. 1, 1854.

ZIMMER, C., Die Facettenaugen der Ephemeriden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 63, 1898.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 13.

Fig. 1. *Squilla mantis*, verkl. Die Augen befinden sich in Ruhestellung.

Fig. 2. Das Tier von vorn. Reaktion des rechten Auges bei Annäherung des Objekts von oben lateral und etwas caudal. Die Längsachse des Photoreceptors neigt oben nach median und vorn.

Fig. 3. Reaktion der Photorezeptoren bei Annäherung des Objekts von oben hinten. Die Augenlängsachsen neigen oben nach vorn. Außerdem findet Konvergenz nach oben statt. Der Cephalothorax ist etwas vorn abwärts geneigt.

Fig. 4. Lichtschutzstellung. Das kleinere Tier hat die Lichtquelle im Rücken, seine Augen sind etwa vertikal gestellt. Das größere Tier, das der Lichtquelle entgegen steht, zeigt in der Einstellung der Augenlängsachsen parallel dem einfallenden Lichtstrahl die typische Lichtschutzstellung.

Fig. 5 u. 6. Tiere, die die Reizsymptome — Hochlagern des Körpers auf gestreckten Extremitäten, leichtes Öffnen der Scheren, eventuell Vornüberfallen des Cephalothorax, Überwiegen der ventralen Abdominalmuskulatur — zeigen.

Fig. 7. Vertikal nach oben schwimmendes Tier. Die Augen zeigen die Kompensationsstellung, indem sie im Raum vollständig vertikal stehen und mit der Körperlängsachse einen Winkel von nur 10° bilden.

Tafel 14.

Fig. 8 Längs- und Fig. 9 Querschnitt durch ein Auge von *Squilla mantis*. Die Geraden geben die Sehlinien resp. die Tangente der betreffenden Ommen an.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren.

Von

Eugen Link.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 15–17 und 5 Abbildungen im Text.

Bei dem Sammeln des Materials zu Untersuchungen über die Stirnaugen der hemimetabolen Insecten richtete ich mein Augenmerk auch auf die Neuropteren und Lepidopteren, um etwa vorhandene Stirnaugen zum Vergleich heranziehen zu können. Da mir ein ziemlich vollständiges Material zur Verfügung stand und die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren nicht bloß von denen der hemimetabolen Insecten, sondern auch von den bisher allein genauer bekannten und allgemein als Typus betrachteten Stirnaugen der holometabolen Insecten (Hymenopteren) in mannigfacher Hinsicht sich unterscheiden, entschloß ich mich, sie im besondern zu bearbeiten.

Von den Neuropteren hat GRENACHER erstmals die Ocelle von *Phryganea maxima* untersucht. HESSE beschäftigte sich nach ihm ebenfalls mit den Ocellen einer Phryganeide (*Anabolia sp.*); er konnte die GRENACHER'schen Befunde in mehrfacher Hinsicht berichtigen und ergänzen. Über die Entwicklung dieser Organe spricht er lediglich Vermutungen aus, da ihm nur Imagines zur Verfügung standen. Sie bietet deshalb ein besonderes Interesse, weil bei diesen Augen zwischen die Retina und die Corneazellen eine besondere Schicht eingeschaltet ist, über deren Herkunft man bei der Imago keinen sichern Aufschluß mehr erhalten kann. Ich verschaffte mir daher durch Züchtung von Phryganeiden das nötige Material, um die Entwicklung dieser Ocelle eingehend zu verfolgen und sowohl

die Entstehung der Retina als auch dieser besondern Schicht klarzulegen. Ferner untersuchte ich eine größere Anzahl der übrigen mit Stirnagen versehenen Neuropteren-Arten, um sie mit den Befunden bei den Phryganeiden zu vergleichen.

Über den feinem Bau der Stirnagen der Schmetterlinge konnte ich in der Literatur keine Angaben finden, obwohl das Vorhandensein dieser Organe schon recht lange bekannt ist. Es wird bei dieser Gruppe ebenfalls nicht nur der Bau der Ocelle bei mehreren Arten, sondern auch ihre Entwicklung geschildert werden.

Das Material zu dieser Arbeit wurde von mir in der Umgegend Tübingens im Lauf des Sommers 1907 gesammelt; nur einige Schmetterlinge bzw. deren Puppen bezog ich von der Naturalienhandlung E. A. BÖTTCHER in Berlin.

Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN bin ich für die mannigfache Unterstützung bei der Bearbeitung dieses Themas zu großem Dank verpflichtet. Desgleichen schulde ich Herrn Prof. Dr. R. HESSE für sein Interesse an dieser Arbeit wie für zahlreiche Ratschläge besonders auch in Beziehung auf das Sammeln des nötigen Materials vielen Dank.

Untersuchungsmethoden: Als Konservierungsmittel benutzte ich hauptsächlich Sublimat-Essigsäure neben ZENKER'schem Gemisch. Um ein gutes Eindringen der Flüssigkeit zu ermöglichen, wurde der die Stirnagen tragende Teil des Kopfes mit dem Rasiermesser flach abgetragen. Geschnitten wurden die Objekte in der Regel nach der kombinierten Einbettung in Celloidin und Paraffin (B. LEE u. MAYER, Grundzüge d. mikrosk. Technik, 1907, p. 116). Diese Einbettung gestattet, wenn sie mit Vorsicht gehandhabt wird, weit dünnere Schnitte als die einfache Einbettung in Paraffin. Es ist besonders darauf zu achten, daß die Celloidinlösung nicht zu dick ist und genügend Paraffin enthält, ferner, daß die Erwärmung, solange viel Chloroform anwesend ist, nur mäßig sein darf und auf kurze Zeit beschränkt werden muß, da sonst das Celloidin spröde und zum Schneiden ungeeignet wird. Die Ablösung der Cuticula von den Weichteilen am eingebetteten Objekt, wie ich es besonders bei den Orthopteren mit gutem Erfolg tat, konnte ich hier nur in beschränktem Maß ausführen.

Zur Färbung verwendete ich größtenteils Eosin und DELAFIELD'S Hämatoxylin und zur Feststellung der feinem Verhältnisse HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin. Das Pigment wurde mit der GRENACHER-

schen oder JANDER'schen Mischung entfernt (B. LEE u. MAYER, 1907, p. 278).

I. Neuropteren.

Die Verteilung der Stirnaugen bei den Neuropteren ist sehr unregelmäßig. Ihr Vorkommen ist nicht an ganze Familien gebunden, sondern es sind fast immer nur einige Vertreter derselben mit Stirnaugen ausgestattet, während sie den andern abgehen. Wenn sie vorhanden sind, finden sie sich stets in der Dreizahl. Die Trichopteren mit der einzigen Familie der Phryganeiden besitzen in ihrer großen Mehrzahl Stirnaugen. Von den bei uns häufigsten Vertretern der Megalopteren sind *Osmylus*, *Rhaphidia*, *Panorpa* und *Bittacus* mit Stirnaugen versehen, während sie bei *Myrmeleon*, *Ascalaphus*, *Chrysopa perla*, *Sialis*, *Inocellia* und *Boreus* fehlen.

1. *Neuronia ruficus* SCOP.

GRENACHER hat den Bau der Ocelle von *Phryganea maxima* beschrieben. Im Unterschied von den Ocellen der übrigen Insecten konnte er bei diesen keine Rhabdome auffinden. HESSE untersuchte eine Art der Gattung *Anabolia* und stellte bei dieser, ebenso wie bei *Phryganea maxima*, fest, daß Rhabdome in der Retina der Ocelle vorhanden sind. Diese liegen an den basalen Berührungsflächen der Sehzellen proximal von den Kernen, so daß sie GRENACHER bei dieser ungewöhnlichen Lagerung wohl entgangen sind. Zwischen der corneagenen Zellenlage und der Retina konnte HESSE eine weitere Zellschicht feststellen, die GRENACHER ebenfalls nicht erwähnt hat. Obwohl ich mit diesen Befunden vollkommen übereinstimme und nur in der Deutung dieser besondern Schicht auf Grund entwicklungs-geschichtlicher Untersuchungen von HESSE abweiche, so werde ich trotzdem im folgenden eine kurze Schilderung der Ocelle der von mir untersuchten Art geben, da ich bei dieser die Entwicklung beschreiben werde, so daß eine genaue Kenntnis des Baues bei der Imago erforderlich ist. Die geringen Unterschiede, die sich den Befunden HESSE's gegenüber ergeben, sind auf Verschiedenheiten, wie sie bei den einzelnen Arten in der Regel sich finden, zurückzuführen.

Die Ocelle von *Neuronia* sind am Kopf als rundliche Vorwölbungen der Cuticula mit heller Außenseite leicht erkennbar. Der Medianocellus liegt in der Mitte zwischen den beiden Antennen-

wurzeln. Sein Sehfeld ist nach vorn und abwärts gerichtet. Die beiden seitlichen sind ziemlich weit voneinander entfernt und liegen etwa in der Mitte zwischen der Antennenbasis und dem hintern Rand des Kopfes. Sie sind scharf nach den Seiten gerichtet (Textfig. A). Dieser Anordnung der Ocelle am Kopf muß man eine große Bedeutung beilegen, wenn man sie für wichtige Orientierungsmittel hält; denn ihre Längsachsen liegen in drei aufeinander senkrecht stehenden Ebenen und stellen die Hauptrichtungen vor, in denen eine Bewegung des Tieres stattfinden kann.

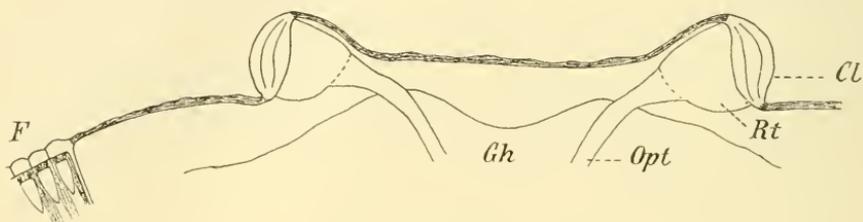


Fig. A.

Neuronia ruficornis. Frontalschnitt durch die Lateralocelle.
Cl Cornealinse. Rt Retina. Opt Sehnerv. Gh Gehirn. F Facettenauge.

Auf einem Sagittalschnitt durch den Kopf von *Neuronia* zeigt sich, daß die Längsachse des mittlern Ocellus der Stirn nahezu parallel läuft (Fig. 1). Die Cornea ist nach außenhin regelmäßig gerundet, nach innen zu fast eben abgeschnitten, so daß sie eine schwache linsenförmige Verdickung aufweist. Seitlich geht sie in die allgemeine Cuticula über, die in ihrer ganzen Ausdehnung dunkel pigmentiert ist und so den seitlichen Lichtschutz übernimmt. Unter der Cornea liegt die corneogene Schicht, die aus kleinen, kubischen, stark färbbaren Zellen besteht. Sie setzt sich zu beiden Seiten in die niedrige Hypodermis fort.

Die Retina wird von zahlreichen, langen Sehzellen gebildet. In ihrem distalen, wenig verdickten Teil sind die rundlichen Kerne, während die Rhabdome an den basalen Berührungsflächen der Sehzellen liegen. Die letztern sind lang und leicht erkennbar. Die von den Sehzellen abgehenden Nervenfasern schließen sich nach dem Durchtritt durch die Basalmembran, die man am Grund des Ocellus stets deutlich verfolgen kann, zu dem Sehnerven zusammen. Dieser verläuft in ziemlicher Ausdehnung eine Strecke weit zwischen der Hypodermis und dem Gehirn, der Cuticula nahezu parallel, um dann nach der Rostralseite umzubiegen und mit dem Gehirn sich zu ver-

einigen. In seine Anfangsteile sind zahlreiche kleine Kerne eingestreut, die wohl Stützzellen angehören. Pigment konnte ich weder in der Retina noch in dem Sehnerven beobachten.

Zwischen der corneagenen Schicht und der Retina lenken noch einige kleine Kerne die Aufmerksamkeit auf sich. Sie liegen zwischen beiden Schichten in einer zarten Membran, die teilweise so dünn ist, daß man sie nur schwer erkennen kann. Diese Membran wurde erstmals von REDIKORZEW bei Dipteren und dann von HESSE ebenfalls bei Dipteren und Phryganeiden gefunden. REDIKORZEW nennt sie „die präretinale Membran“. Da sie jedoch, wie aus dem Studium ihrer Entwicklungsgeschichte hervorgeht, bindegewebigen Ursprungs ist, scheint mir diese Bezeichnung nicht angebracht, da sie schon bei den Spinnenaugen für eine Schicht, die sich aus der Hypodermis infolge einer Faltenbildung herleitet, gebraucht wird. Ich werde sie daher als „Zwischenmembran“ bezeichnen. Den doppelten Kontur, den REDIKORZEW und HESSE mehrfach erwähnt haben, darf man nicht auf eine Zweischichtigkeit der Membran zurückführen; er ist vielmehr dadurch zu erklären, daß sie in frühen Entwicklungsstadien eine teilweise verzweigte Bindegewebseinwucherung darstellt, die erst bei den Imagines auf eine schmale, mehr oder weniger einheitlich aussehende Membran zusammengepreßt wird.

Die seitlichen Ocelle, deren Lage aus der Textfig. A hervorgeht, stimmen in ihrem Bau und in der Größe mit dem mittlern vollkommen überein. Die Sehnerven verlaufen von der Basis des Ocellus schief nach innen und dringen tief in das Gehirn ein, um sich dort aufzulösen.

2. Die Entwicklung der Stirnaugen von *Neuronia ruficus*. Um entwicklungsgeschichtliches Material von Neuropteren zu erhalten, hatte ich vorigen Sommer versucht, eine Zucht von *Panorpa* anzulegen, die jedoch mißlang. Von *Rhaphidia* und *Osmylus* ist die für entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen nötige Anzahl von Larven oder Puppen wegen des beschränkten Vorkommens dieser Tiere nicht leicht zu beschaffen. Daher machte ich dieses Frühjahr Versuche mit der Züchtung von Phryganeiden-Larven, die noch am meisten Aussicht auf Erfolg boten, da sie in Teichen mitunter in großer Menge vorkommen und, wenn sie in stehenden Gewässern gefangen werden, auch im Aquarium leicht zu halten sind.

In einem kleinen Tümpel in der Nähe Tübingens sammelte ich im März und April eine größere Anzahl von Larven, die der Gattung

Neuronia angehören. Sie wurden in verschiedene Aquarien verteilt, die teils mit *Vallisneria spiralis*, teils mit *Elodea canadensis* und *Myriophyllum* dicht bestanden waren. Die Tiere hielten sich, insbesondere in den mit *Vallisneria* bepflanzten Aquarien sehr gut; ihre Nahrung bestand wohl in pflanzlichen Resten des Bodensatzes und in frischen Blättern von *Vallisneria*, die sehr häufig angebissen und auch zum Gehäusebau verwendet wurden. Wenn die Tiere zur Verpuppung schreiten, vergrößern sie ihre Gehäuse bedeutend, um sich den nötigen Raum und Schutz zu verschaffen. Diese werden entweder in den Aquariensand und an den Wasserpflanzen oder, was für die Beobachtung günstiger ist, an der Aquarienwand festgeheftet. Die Larve schwillt stark an und sprengt nach 4—8 Tagen, während deren sie in ihrem Gehäuse liegt und nur Atembewegungen macht, die Larvenhaut. Dann dauert das Puppenstadium noch 12 Tage, bis die Imago auskriecht. Da die Züchtung auf diese Weise leicht gelang, konnte ich Puppen in jedem gewünschten Altersstadium konservieren.

Ein Medianschnitt durch die Anlage des Ocellus, wie man sie bei einer ganz jungen Puppe findet, ist in Fig. 2 abgebildet. Sie besteht in einer mächtigen Anschwellung der Hypodermis, über die die Cuticula der Puppe in ihrer gewöhnlichen Dicke wegzieht. Die Verdickung beruht auf einer starken Verlängerung der einzelnen Hypodermiszellen. In der Mitte der Anlage gewahrt man eine tiefe centrale Einsenkung, die sich auch in der Cuticula als kleiner, nach innen vorspringender Höcker bemerkbar macht. Wie man aus der Vergleichung der einzelnen Schnitte schließen kann, ist sie nicht spaltenförmig, sondern hat eine rundliche Form und nur eine geringe Ausdehnung. Die Anlage in diesem Stadium erinnert an das Aussehen der Larvenocelle bei Wasserkäfern; doch ist sie von diesen dadurch wesentlich unterschieden, daß hier nicht der Grund der Einsenkung sich zu Sinneszellen differenziert. Es scheint vielmehr dieser Bildung keine große Bedeutung zuzukommen; denn die Einsenkung verschwindet bald dadurch, daß die Ränder innig miteinander verwachsen, und bei wenig ältern Puppen ist von ihr nichts mehr zu erkennen. Die Sehzellen kann man in diesem Stadium schon deutlich von den Hypodermiszellen unterscheiden. Sie liegen, allerdings noch in geringer Anzahl, zwischen diesen und fallen durch die rundliche Form ihrer Kerne und ihre stärkere Färbbarkeit ohne weiteres in die Augen. Sie treten zwischen den Hypodermiszellen oder, wie man sie jetzt schon heißen kann, zwischen den Corneagen-

zellen aus und wandern dann der Basis der Anlage zu. Sie entstehen nicht nur zwischen den Zellen, die an der Einsenkung beteiligt sind, sondern auch zwischen den nebenliegenden. Der Sehnerv ist ebenfalls schon angelegt. Er geht von der Anlage in ziemlicher Ausdehnung zum Gehirn. In seinen ganzen Verlauf sind zahlreiche kleine, wenig längliche Kerne eingestreut. Den Durchtritt der Nervenfasern durch die Basalmembran konnte ich auf diesem Stadium nur andeutungsweise beobachten.

Auf einem Schnitt durch die Anlage einer wenig ältern Puppe ist, wie eben erwähnt wurde, von der zentralen Einsenkung nichts mehr zu erkennen. Die Puppenhaut geht über die Anlage weg; von der definitiven Cuticula ist noch keine Spur vorhanden. Die Anlage selbst hat sich noch mehr verdickt. Die Kerne der Corneazellen sind zahlreich und länglich. Sie liegen in dem distalen Teil der Zellen, die von oben bis zur Basalmembran durchreichen. Zwischen diesen Zellen sind jetzt die Sehzellkerne sehr zahlreich vorhanden. Sie liegen teils unmittelbar unter den Corneazellkernen, teils in der Mitte der Zellen oder schon mehr der Basis genähert. Die Sehzellen liegen in der Regel in Gruppen zwischen den Corneazellen; daher findet man, je nachdem der Schnitt eine Gruppe trifft, 2—4 Sehzellen beisammen. In den an die Anlage angrenzenden Hypodermiszellen liegen die Kerne in dem distalen verdickten Teil, wie es in Fig. 2 schon angedeutet ist, während die proximalen Enden dieser Zellen stark verschmälert sind und sich zu beiden Seiten schief nach dem Grund der Ocellanlage hinziehen. Weiter nach den Seiten zu gehen sie in die allgemeine niedrige Hypodermis über. Der Sehnerv hat sich wenig verbreitert. Den Durchtritt einzelner Nervenfasern durch die Basalmembran kann man jetzt leicht verfolgen.

Ein weiteres Stadium, bei dem die Differenzierung in die corneogene Schicht und die Retina schon viel mehr in die Augen fällt, ist in Fig. 3 abgebildet. Die Puppenhaut, die von der Anlage jetzt ziemlich weit absteht, ist in der Zeichnung weggelassen. Von der Cuticula, die für die Imago bestimmt ist, kann man noch nichts erkennen; trotzdem weisen die Corneazellen schon jetzt die charakteristische Wölbung auf, in der die Cornea später den Ocellus überzieht. Die corneogene Schicht besteht in der Mitte der Anlage aus hohen, wenig färbbaren Zellen mit deutlichen Grenzen und distal gelagerten Kernen. Nach den Seiten zu wird sie niedriger, um in die allgemeine Hypodermis überzugehen. Der Austritt der

Sehzellen aus der corneagenen Schicht ist auf diesem Stadium ganz besonders deutlich. Auf beiden Seiten haben sich die Corneazellen gegen die Sehzellen schon abgegrenzt, in der Mitte stecken dagegen noch zahlreiche Sehzellen zwischen den basalen Enden der Corneazellen. Sobald sich diese in ihrer Gesamtheit am Grund der Anlage gesammelt haben, ist die Differenzierung in die corneagene und Sehzellenschicht vollzogen. Von Rhabdomen konnte ich auf diesem Stadium noch nichts wahrnehmen.

In Fig. 4 ist ein Medianschnitt durch die Anlage einer ca. 8 Tage alten Puppe dargestellt. Die für die Imago angelegte Cuticula überzieht den gesamten Kopf als dünner Belag. Die äußere Begrenzung der Hypodermis- und Corneazellen entspricht in ihrer Form fast ganz dem Aussehen bei der Imago. Die hohen Corneazellen werden allmählich bis auf eine schmale Lage bei der Bildung der Cornea aufgebraucht. Die Sehzellen ordnen sich regelmäßig nebeneinander an und werden stark in die Länge gezogen. Ihre Kerne liegen distalwärts, während an ihren proximalen Berührungsfächen die Rhabdome deutlich sichtbar werden. Zwischen der corneagenen Schicht und der Retina tritt ferner die bindegewebige Zwischenschicht auf, deren Einwanderung man von beiden Seiten her verfolgen kann. Sie ist dünn und wenig verzweigt. Die in sie eingelagerten Kerne sind klein und nicht zahlreich. Da bei der Imago die Retina sehr dicht an die corneagene Schicht herantritt, ist diese zarte Membran nicht immer leicht zu sehen, während ihre Kerne stets deutlich hervortreten. Mit der vollständigen Ausbildung der Cornea wird dann der bei der Imago schon geschilderte Bau des Ocellus erreicht.

3. *Osmylus chrysops* L.

Die Ocelle von *Osmylus* liegen auf der Mitte der Stirn oberhalb der Antennenwurzeln nahe beisammen. Sie bilden kleine, dunkelgefärbte Hervorwölbungen der Cuticula und sind dabei so angeordnet, daß der mittlere nach vorn und abwärts, die beiden seitlichen dagegen schief nach den Seiten gerichtet sind. Der mittlere ist wenig kleiner als die beiden seitlichen. In Fig. 5 ist ein Frontalschnitt durch einen Lateralocellus abgebildet. Es soll daher auch dieser der Schilderung des Baues zugrunde gelegt werden.

Bei der Betrachtung eines Schnittes durch den Ocellus wird man durch die auffallende Tatsache überrascht, daß die Cornea über demselben facettiert ist (Fig. 5). Zu beiden Seiten des facettierten

Teiles bleibt die Cornea noch eine kleine Strecke weit durchsichtig; um dann in gleicher Dicke in die allgemeine Cuticula überzugehen, die besonders auf der vorderen Seite dunkel pigmentiert ist, um durch Abhaltung des von vorn kommenden Lichts nur seitlich einfallenden Strahlen den Zutritt zu der Retina zu ermöglichen. Zu demselben Zweck ist auch die Hypodermis in ihrer ganzen Ausdehnung zwischen den beiden Ocellen dunkel pigmentiert. Eine bestimmte Anordnung der Corneagen- oder der Sehzellen in bezug auf die einzelnen Facetten konnte ich nicht erkennen.

Die corneagene Schicht liegt der Cornea als dünner Belag dicht an. Sie ist noch zarter als die angrenzende Hypodermis. Die Retina hat die Form einer dicken rundlichen Keule, deren Stiel von dem Sehnerven gebildet wird. Die zahlreichen Sehzellen sind langgestreckt; gegen die Basis zu verzüngen sie sich allmählich. In ihrem verdickten, distalen Teil liegen die großen, ovoiden Kerne, deren Chromatin stets in einem dichten Haufen angesammelt ist, während der übrige Teil des Kernes fast keine färbare Substanz enthält. An der proximalen Berührungsfläche der Sehzellen liegen die Rhabdome. Sie sind mäßig lang. Am Grund des Ocellus gehen die Sehzellen in die Nervenfasern über, die sich in den Sehnerven, in dessen Anfangsteile ein sehr feinkörniges Pigment eingelagert ist, fortsetzen. Die Sehnerven der beiden Lateralocelle ziehen nahe beisammen in geradem Verlauf zum Gehirn, in das sie tief eindringen, ohne daß eine Durchkreuzung ihrer Fasern stattfindet.

Zwischen der Retina und der corneagenen Schicht kann man die kleinen, tangential angeordneten Kerne der bindegewebigen Zwischenschicht leicht wahrnehmen, während die zugehörigen Zellkörper infolge ihrer außerordentlichen Zartheit von dem anliegenden Gewebe sich nicht abtrennen lassen. Der gesamte Ocellus, ebenso wie der Sehnerv in seinem ganzen Verlauf bis zum Gehirn, sind von dem dichten Fettkörper, der sich aus großen, mit krümeligem oder vacuolisiertem Inhalt versehenen Zellen zusammensetzt, umgeben.

4. *Rhaphidia ophidiopsis* SCHUM.

Infolge der außerordentlich langen Ausbildung des Kopfabschnitts trägt dieses Tier die Stirn horizontal. Etwas vor der Mitte zwischen den Antennenwurzeln und dem hintern Rand des Kopfes liegen die 3 Ocelle. Sie sind auf der sonst glatten Stirne als kleine, glänzende Höckerchen mit bloßem Auge eben noch wahrnehmbar. Wie bei

Osmylus steht auch hier der mittlere Ocellus in seiner Größe den seitlichen nach, während er in seinem Aufbau von diesen nicht abweicht.

Aus einem Frontalschnitt durch einen Lateralocellus (Fig. 6) geht hervor, daß die paarigen Ocelle, wie bei den bisher geschilderten Formen, nach den Seiten gerichtet sind. Die Cornea ist über dem Ocellus wenig verdickt. Auf ihrer Außenseite ist sie regelmäßig gerundet. Seitlich geht sie in die angrenzende Cuticula über, die zu beiden Seiten in ihrer halben Dicke dunkel pigmentiert ist und dadurch das schwarze Aussehen des Kopfes bedingt. Die Corneazellen sind zahlreich und verschieden lang. Während sie auf der Innenseite eine niedrige Lage bilden, sind sie an der Außenseite stark verlängert und reichen hier bis an den Grund des Ocellus, indem sie sich der Krümmung seiner Oberfläche anpassen. In diese Zellen ist in der Regel wenig Pigment eingelagert, um seitliches Licht von den Sehzellen fernzuhalten.

Die Retina besteht aus zahlreichen Sehzellen, deren große, rundliche Kerne in dem distalen Teil der Zellen liegen. Die Rhabdome finden sich in dem proximalen Teil der Retina und sind leicht zu erkennen. Die Nervenfasern durchsetzen die Basalmembran, die immer deutlich erhalten bleibt, und gehen in den breiten Sehnerven über, der fast unmittelbar an dem Ocellus ventralwärts umbiegt, um in das Gehirn einzutreten. In dem basalen Teil der Retina, wie auch in dem Sehnerven findet man ein dichtes, feinkörniges Pigment, das in dem Sehnerven in Längsstreifen angeordnet ist. Von der Zwischenmembran sind nur noch die kleinen Kerne wahrnehmbar, da die Retina der corneagenen Schicht dicht anliegt.

Der mittlere Ocellus ist wenig kleiner und schlanker als die beiden seitlichen. Der Sehnerv verläuft eine Strecke weit zwischen der Cuticula und dem Gehirn und tritt dann nach einer scharfen Biegung in das letztere ein.

5. *Panorpa communis* L.

Die Stirn Augen von *Panorpa* fallen bei der Betrachtung des Kopfes als kleine, helle Punkte, die sich wenig über ihre Umgebung erheben, in die Augen. Sie liegen in den Ecken eines Dreiecks von geringer Seitenlänge und sind alle drei nahezu gleich groß.

Ein Sagittalschnitt durch den Medianocellus ist in Fig. 7 dargestellt. Die Cornea ist nach außen wohl gerundet und springt nach innen zapfenartig vor, so daß eine bikonvexe Linse zustande kommt.

Diese ist jedoch nicht bei allen Individuen in der Weise ausgebildet wie bei dem in Fig. 7 gezeichneten, sondern man findet mitunter auch die Verdickung nach innen zu schwächer, so daß die Linse weniger dick erscheint. Die an sie angrenzende Cuticula ist auf ihrer Außenseite in beträchtlicher Dicke dunkel pigmentiert. Die Linse wird von der corneagenen Schicht abgeschieden. Diese besteht aus niedrigen, nahezu kubischen Zellen, die sich intensiv färben. Die an die Corneazellen angrenzenden Hypodermiszellen sind eine Strecke weit mit Pigment angefüllt. Sie dienen im Verein mit der Pigmentierung der Cuticula zur Abhaltung seitlich einfallender Lichtstrahlen. Auf der Rostralseite des Ocellus findet man diese irisartige Pigmentierung besonders auffallend ausgebildet. Hier sind die Hypodermiszellen eine Strecke weit ansehnlich verlängert; der auf diese Weise zustande kommende Wulst biegt gegen die Retina um; er ist in seiner ganzen Ausdehnung dunkel pigmentiert und stellt so einen wirksamen Lichtschutz vor.

Die Retina liegt eine Strecke weit von der corneagenen Zellschicht ab, so daß zwischen beiden eine Lücke entsteht. Sie setzt sich aus zahlreichen, schlanken Sehzellen zusammen. Diese sind in ihrer ganzen Länge nahezu gleich dick und verzüngen sich erst an ihrer Basis, um in die Nervenfasern überzugehen. Die Kerne sind klein und liegen in den basalen Teilen der Sehzellen. Die Rhabdome treten als scharf markierte, kurze Linien deutlich hervor. Sie liegen an den distalen Berührungsflächen zweier Zellen und werden, wie ein Querschnitt durch die Retina dartut (Fig. 8), stets von 2 Sehzellen gebildet. Die Oberfläche der Retina ist, der innern Begrenzung der Linse ungefähr entsprechend, ebenfalls nach innen zu eingebuchtet. In die Sehzellen selbst ist ein dunkel rotbraunes Pigment eingelagert. In der Region der Rhabdome fehlt es vollständig; dann wird es rasch sehr dicht, um gegen die Basis hin sich allmählich wieder zu verlieren. Auf einem Querschnitt durch die Sehzellen zeigt es sich, daß das Pigment nur in den randlichen Teilen der Sehzellen aufgespeichert ist. Es steckt also in der Form von Röhren in den Sehzellen; daher scheint es auch auf dem Längsschnitt an den Zellgrenzen dichter zu liegen, da man dort auf die Seiten der Röhren von oben sieht.

Zwischen der Retina und den Corneazellen liegt die bindegewebige Zwischenschicht, die bei dieser Art ausnahmsweise deutlich zum Vorschein kommt. Sie stellt eine anscheinend einheitliche Membran vor, die sich aus wenigen Zellen zusammensetzt, da nur

spärlich Kerne vorhanden sind. Nach der Retina zu entsendet sie feinste Fortsätze, die man bis an die Köpfcchen der Sehzellen hin verfolgen kann. Zu beiden Seiten biegt sie gegen den Rand der Retina um und geht in die den Ocellus umhüllende Membran über, ohne daß man ihren weitem Verlauf mit Sicherheit feststellen kann.

Die Nervenfasern gehen nach dem Durchtritt durch die Basalmembran in den dicken, einheitlichen Sehnerven über, in den eine größere Anzahl kleiner Kerne eingestreut ist. Da der Ocellus dem Gehirn unmittelbar aufsitzt, nimmt der Sehnerv seinen Verlauf in diesem noch eine Strecke weit und löst sich nach einer leichten rostralen Biegung in dem allgemeinen Fasergewirr auf.

Die seitlichen Ocelle stimmen in ihrem Bau mit dem mittlern vollkommen überein. Die Linse ist auf der Innenseite nahezu eben abgeschnitten; daher fehlt auch die Einbuchtung der Retina, wie sie beim mittlern Ocellus geschildert worden ist. Der Verlauf der

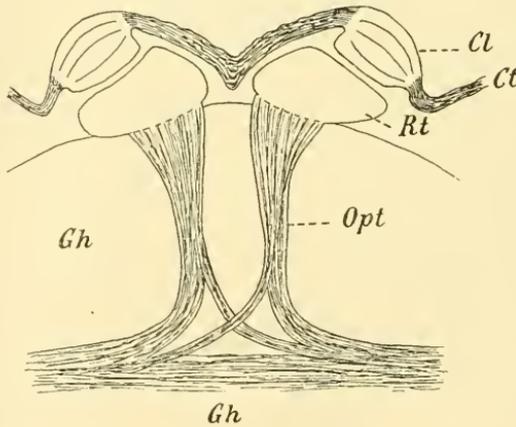


Fig. B.

Panorpa communis. Lateralocelle. Frontalschnitt.

Cl Corneallinse. Ct Cuticula. Rt Retina. Opt Sehnerv mit teilweiser Durchkreuzung der Fasern. Gh Gehirn.

Sehnerven der beiden Ocelle mag noch kurz erwähnt werden. Obwohl sie, wie der mittlere, dem Gehirn dicht aufsitzen, so lassen sich doch ihre Sehnerven als geschlossene Faserzüge zwischen den Ganglienzellen leicht verfolgen. Beide verlaufen nahezu parallel dem Zentrum des Gehirns zu. Eine kleine Strecke, bevor sie nach den Seiten ausbiegen, sieht man von jedem Sehnerven auf der Innenseite ein einheitliches Nervenfaserbündel nach der andern Seite

übertreten, so daß eine partielle Kreuzung der Nervenfasern, wie sie in Textfig. B dargestellt ist, stattfindet. Dann gehen die Faserzüge nach beiden Seiten auseinander, um sich mit dem Gehirn zu vereinigen.

Eine Vergleichung der Neuropterenocelle untereinander führt zu dem Ergebnis, daß ihr Bau bei den Trichopteren und Planipenniern in hohem Maße übereinstimmt, wenn man die Panorpiden als besondere Gruppe abtrennt. Gemeinsam ist diesen die geringe Verdickung der Cornea zu Cornealinsen. Bei vielen Phryganeiden ebenso wie bei *Osmylus* und *Rhaphidia* ist die Cornea über dem Ocellus entweder gar nicht oder nur wenig verdickt, so daß es in der Regel nicht zu der Ausbildung einer Cornealinse kommt, wie sie bei *Neuronia* vorhanden ist. Dagegen ist die Cornea an ihrer Außenseite stets mächtig vorgewölbt. Diese Krümmung ist deshalb von besonderer Bedeutung, weil dadurch die Lichtstrahlen, die an dieser Stelle von der Luft in das Chitin, also von einem dünnern in ein dichteres Medium übergehen, stark gebrochen werden. Durch diese strahlensammelnde Wirkung der Cornea bzw. Cornealinse wird die Lichtstärke des Ocellus bedeutend erhöht. In welchem Maß diese Ocelle zu einer Bildwahrnehmung befähigt sind, ist schwer zu entscheiden. Sie dürften, wie schon HESSE bei der Schilderung der Ocelle von *Anabolia* ausgesprochen hat, vornehmlich als Richtungsaugen anzusehen sein, wofür auch die große Ausdehnung des Ocellus in seiner Längsachse und die oben schon erwähnte Anordnung der einzelnen Sehfelder spricht. Ein weiteres gemeinsames Merkmal dieser Gruppe ist die nach außen divergente Anordnung der Sehzellen, die durch ihre Form bedingt ist, ferner das überaus spärliche Vorkommen von Pigment in dem Bereich der Retina.

Von diesem Typus der Stirnaugen entfernen sich die von *Panorpa* nicht unbeträchtlich. Bei dieser Art ist eine gut ausgebildete Cornealinse vorhanden. Die Sehzellen weisen eine nach außen konvergente Anordnung auf, da sie in ihren basalen Teilen, wo die Kerne sich befinden, wenig verdickt sind. Die Rhabdome liegen in dem distalen Teil der Zellen. Weiter ist zur Isolierung der einzelnen Elemente Pigment in die Sehzellen eingelagert. Aus allen diesen Eigenschaften darf man, ohne voreilig zu sein, den Schluß ziehen, daß die Ocelle der Panorpiden weit leistungsfähigere Organe sind als die der übrigen Neuropteren.

Was die Entwicklung der Neuropterenocelle anlangt, so habe

ich bei *Neuronia* festgestellt, daß die Sehzellen durch Auswanderung von Zellen bzw. Zellengruppen aus der Hypodermis ihre Entstehung nehmen, ferner, daß die Zwischenschicht nicht auf Faltungen der Hypodermis zurückzuführen ist, sondern eine bindegewebige Einwucherung vorstellt. Meiner Ansicht nach kann man diese Befunde ohne Bedenken auf die gesamten Neuropterenocelle ausdehnen, zumal da sie auch bei der Entwicklung der Lepidopterenocelle ihre Bestätigung finden.

II. Lepidopteren.

Die StirnAugen der Schmetterlinge sind, wie die der Neuropteren, in ihrem Vorkommen einem großen Wechsel unterworfen. Doch gibt es hier große Gruppen, denen sie vollkommen fehlen, und wieder andere, von denen sämtliche Vertreter mit StirnAugen ausgestattet sind, während nur bei dem kleineren Teil die einen Arten solche besitzen, die andern dagegen nicht. Nach den Angaben KOLBE'S fehlen die StirnAugen den Rhopaloceren mit Ausnahme von einigen Arten der zu den Hesperiden gehörigen Gattung *Lerema* (SCUDDER, The butterflies of the Eastern United States and Canada 1888—1889, p. 37), bei denen ein einzelner auf der Mitte der Stirn sich findender Ocellus vorkommen soll. Jedenfalls bedarf diese Angabe noch einer genauern Nachprüfung. Ferner fehlen die Ocelle ausnahmslos den Sphingiden und Geometriden. Vorhanden sind sie stets bei den Euprepiiden, Lithosiiden, Noctuiden und Tortriciden. Wechselnd in ihrem Vorkommen je nach den einzelnen Arten sind sie bei den Xylotrophen, Bombyciden, Zygaeniden, Pyraliden, Tineiden und Pterophoriden.

Von den mit Ocellen versehenen Schmetterlingen standen mir mehrere Arten zur Verfügung. Sie verteilen sich auf folgende Familien:

1. Fam. *Xylotropha*.

Sesia spheceiformis ESP.

2. Fam. *Zygaenidae*.

Zygaena sp.

3. Fam. *Arctiidae*.

Callimorpha dominula L.

Arctia caja L.

Phragmatobia fuliginosa STPH.

4. Fam. *Noctuidae*.*Craniophora ligustri* FABR.*Mamestra persicariae* L.*Catocala fixini* L.*Catocala sponsa* L.

Die Stirnaugen der Schmetterlinge kommen stets nur in der Zweizahl vor; allerdings soll die Gattung *Lerema*, wenn die oben erwähnte Angabe sich bestätigt, nur ein Stirnauge besitzen, was jedoch als Ausnahme zu betrachten ist, da nur bei den Dermestiden (Coleopteren) ein einziger Ocellus auf der Mitte der Stirn bekannt geworden ist. Die Ocelle sind am Kopf der Schmetterlinge in der Regel nicht leicht zu erkennen; sie sind bei vielen Arten ganz von breiten Schuppenhaaren umhüllt, so daß es nötig wird, diese zuerst abzubürsten, um sich über ihre Lage zu orientieren. Die Schuppen bedecken jedoch die Ocelle nicht vollständig; sie sind vielmehr so angeordnet, daß über dem obern Rand des Facettenauges eine spaltförmige, nach außen sich erweiternde Öffnung entsteht, so daß der Ocellus in seiner Funktion nicht gestört wird. Es ist daher dem geübten Beobachter möglich, bei geeigneter Drehung des Kopfes die Ocelle auch ohne die Entfernung der Schuppen wahrzunehmen. Bei allen von mir untersuchten Arten liegen die beiden Stirnaugen wenig caudad von den Antennen und meist sehr nahe an dem obern Rand der Facettenaugen (Textfig. C). Sie heben sich als winzige, dunkel umrandete Höckerchen mit einem glänzenden Punkt in der Mitte von ihrer Umgebung deutlich ab, wenn diese, wie z. B. bei den Eulen nicht dunkel pigmentiert ist, sondern eine gelbliche Farbe hat. Ist die Stirn dagegen schwarz, wie bei den Sesien und Zygaeniden, so sind die Ocellen nur schwer an dem Glanz der Linse zu erkennen. Im Vergleich mit den Facettenaugen haben die Stirnaugen stets nur eine außerordentlich geringe Größe.

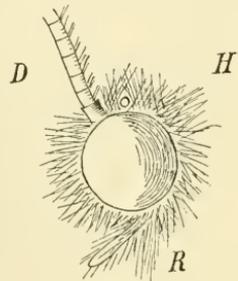


Fig. C.

Arctia caja. Kopf von der Seite. Facetten- und Stirnauge.

D dorsal. R rostral.
H hinten.

1. *Sesia spheciformis* Esp.

Die Stirnaugen der Sesien liegen als kleine, glänzende Höckerchen hinter den Antennenwurzeln. Ihr Sehfeld ist schief nach außen

und oben gerichtet. Die Linse ist sehr stark entwickelt (Fig. 9). Sie springt nach außen und innen nahezu gleichweit vor; nur ist sie auf der Innenseite mehr in die Breite gezogen. Seitlich geht sie in die dunkel pigmentierte Cuticula über, die auf der Lateral-seite des Ocellus in einen langen, pigmentierten Fortsatz ausgezogen ist. Die corneogene Schicht besteht aus niedrigen Zellen und setzt sich seitlich in die äußerst zarte Hypodermis fort. Unter den Corneagenzellen liegt die bindegewebige Zwischenmembran, die an manchen Stellen deutlich hervortritt, während an andern nur ihre Kerne sichtbar werden.

Die Retina setzt sich aus einer großen Zahl regelmäßig nebeneinander angeordneter Sehzellen zusammen. Ihre Form ist länglich prismatisch. Ihre Kerne sind nicht groß und liegen teils proximad, teils distad in den Zellen. Die Rhabdome sind kurz und finden sich an der distalen Berührungsfläche zweier Sehzellen. Sie sind im Vergleich mit den Rhabdomen in den Stirn- und Seitenaugen der übrigen Insecten nicht sehr deutlich. An ihrer Bildung sind, wie ein Querschnitt dartut, stets 2 Zellen beteiligt. Die Sehzellen verjüngen sich bei dem Durchtritt durch die Basalmembran, die sich stets deutlich am Grund des Ocellus verfolgen läßt, nur wenig. In ihren basalen Teilen weisen sie eine fibrilläre Struktur auf, die wohl auf die Anwesenheit von Neurofibrillen zurückzuführen ist; diese setzen sich in gleicher Weise auf die Nervenfasern fort. Da die letztern nahezu den gleichen Umfang wie die Sehzellen haben, so hat der Sehnerv anfänglich dieselbe Ausdehnung wie der Ocellus, zumal in seinem Anfangsteil noch reichlich Zwischengewebe sich findet. In den Sehzellen kommt kein Pigment vor; dagegen findet man an der Basis des Ocellus und insbesondere in dem obern Teil des Sehnerven ein dunkles, feinkörniges Pigment in dichten Massen. Gegen Lösungsmittel ist es wenig widerstandsfähig. Nach seiner Entfernung erkennt man als seine gewebliche Grundlage nicht etwa die Nervenfasern, sondern eine große Anzahl kleiner Zellen, deren Kerne teils zwischen den Enden der Sehzellen liegen teils zwischen den Nervenfasern; bei den letztern, wo sie besonders reichlich sind, tritt eine Längsanordnung dieser Kerne andeutungsweise zutage. Der Teil des Sehnerven, in dem dieses Pigment sich findet, entspricht in seiner Ausdehnung etwa der Retina. Dann werden die einzelnen Nervenfasern, die sich bis hierher leicht verfolgen lassen, undeutlich, und die Stützzellen sind nur noch in geringer Zahl vorhanden. Die Sehnerven der beiden Ocelle ziehen in gestrecktem Verlauf schief

nach innen und gehen nicht weit voneinander entfernt in das Gehirn über. An ihrer Eintrittsstelle ist eine Menge großer Ganglienzellen angehäuft.

2. *Zygaena* sp.

Die Stirnaugen von *Zygaena* sind verhältnismäßig groß, so daß man sie schon mit der Lupe hinter den Antennen als hellglänzende Punkte erkennen kann. Sie liegen an den Seiten eines breiten Wulstes der Stirne hinter den Antennenwurzeln, so daß ihr Sehfeld fast genau nach den Seiten gerichtet ist.

In Fig. 10 ist ein Frontalschnitt durch einen Ocellus abgebildet. Dieser ist mit einer außerordentlich mächtigen, cuticularen Linse, die nach außen und innen etwa gleich stark vorspringt, ausgestattet. Die an die Linse anstoßende Cuticula ist in ihrer ganzen Dicke dunkel pigmentiert. Sie entsendet, insbesondere auf der Dorsalseite, lange Fortsätze nach innen, die seitlich einfallende Lichtstrahlen von der Retina fernhalten. Die Linse wird von der ihr dicht anliegenden corneagenen Schicht abgeschieden, die eine dünne Lage niedriger Zellen darstellt und seitlich in die allgemeine, ebenfalls sehr zarte Hypodermis übergeht. Unter den Corneagenzellen liegt die Zwischenmembran mit zahlreichen kleinen Kernen. Sie tritt als feines Häutchen vielfach deutlich hervor, insbesondere wenn die Corneagenzellen auf dem Schnitt sich ein wenig verschoben haben.

Zwischen dieser Schicht und der Retina ist noch eine weitere Zellenlage vorhanden, die ich sonst in keinem Stirnauge der Schmetterlinge und auch der übrigen Insecten wiederfinden konnte. Sie besteht aus mäßig hohen, nahezu kubischen Zellen, die sich nur wenig färben, so daß sie sich mit aller Deutlichkeit von den Sehzellen unterscheiden lassen. Ihre Kerne liegen in der Mitte der Zellen und enthalten im Unterschied von den Sehzellkernen viel weniger färbbare Substanz. Was diese Zellschicht für eine Bedeutung hat, ist nicht leicht zu entscheiden. Die Vermutung, daß sie eingeschoben ist, um die recipierenden Elemente in die nötige Entfernung von der Linse zu bringen, erklärt nur wenig; denn dies könnte auf einfachere Weise ebensogut erreicht werden. Über die Herkunft dieser Schicht kann ich keine sichern Angaben machen, da meine Bemühungen, Raupen von *Zygaena* zu erhalten, erfolglos waren. Doch scheint es sehr wahrscheinlich, daß sie nicht, wie die Zwischenmembran, bindegewebigen Ursprungs ist, sondern sich von der Hypodermis herleitet, etwa wie die distale Sehzellenlage bei den

Libellen. Bei *Zygaena* sind jedoch die Zellen dieser Schicht auf jeden Fall keine Sinneszellen, wie bei den Libellen, da ihnen sowohl Rhabdome als Nervenfasern fehlen.

Die Retina besteht aus zahlreichen, regelmäßig nebeneinander angeordneten, prismatischen Sehzellen. Ihre Kerne liegen in den basalen Teilen der Zellen. Die Rhabdome sind kurz. Sie treten nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin als intensiv schwarze, scharf begrenzte Linien deutlich hervor. Sie liegen an dem distalen Teil der Berührungsfläche zweier Sehzellen. In diese ist ein dunkles Pigment eingelagert, das proximad von den Rhabdomen dicht liegt, um nach der Basis der Zellen zu allmählich zu verschwinden. Die Nervenfasern durchsetzen die Basalmembran, die stets deutlich erhalten bleibt, und gehen in den Sehnerven über, der nach kurzem Verlauf rostralwärts umbiegt und mit dem Gehirn sich vereinigt.

3. *Phragmatobia fuliginosa* STPH.

Die Stirnagen der Bären sind in ihrem ganzen Aussehen unter den Schmetterlingen denen der Eulen am meisten ähnlich, wenn sie

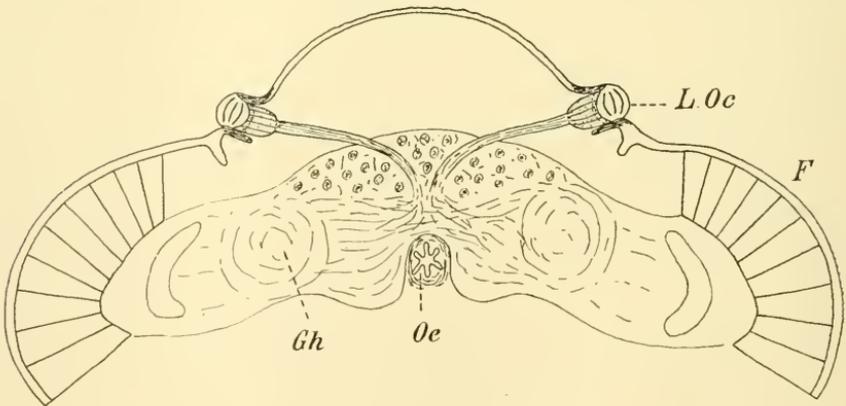


Fig. D.

Callimorpha dominula. Frontalschnitt durch den Kopf.

L. Oc Lateralocellus. *F* Facettenauge. *Oe* Oesophagus. *Gh* Gehirn.

sich auch in einigen Punkten von diesen unterscheiden. Ihre Lagerung am Kopf bei *Callimorpha dominula* erhellt aus der Textfig. D. Ihr Sehfeld ist nach den Seiten und wenig nach oben gerichtet.

Die Linse hat eine regelmäßig bikonvexe Gestalt (Fig. 11). Sie ist nicht so mächtig entwickelt wie bei den meisten übrigen

Schmetterlingsarten. Die an die Linse angrenzende Cuticula ist dunkel pigmentiert und wirkt bei dem Mangel von Pigment in der Hypodermis wie eine Iris. Die corneogene Schicht besteht aus niedrigen Zellen, die sich an der Lateralseite des Ocellus wenig verlängern. Unter dieser Zellenlage gewahrt man die bindegewebige Zwischenschicht, die vielfach sehr zart und in feine Ausläufer verteilt ist. Die in sie eingestreuten Kerne sind spärlich und teilweise ziemlich groß. Die Sehzellen sind weniger zahlreich und größer als bei *Sesia* und *Zygaena*. Ihre Kerne liegen regelmäßig in dem proximalen Teil der Zellen. An der distalen Berührungsfläche zweier Sehzellen liegen die Rhabdome, die wohl erkennbar, aber nicht besonders deutlich sind. Die Sehzellen verjüngen sich an ihrer Basis und gehen nach dem Durchtritt durch die Basalmembran in den Sehnerven über, in dem eine geringe Anzahl von Stützzellen sich findet. In den Sehzellen ist mit Ausnahme des distalen, Stäbchen tragenden Teiles ein rotbraunes Pigment in gleichmäßiger Verteilung vorhanden.

Der eben geschilderten Art schließen sich die Ocelle von *Callimorpha dominula* eng an. Die Linse hat dasselbe Aussehen. Die Sehzellen sind etwas kürzer, und die Retina ist mehr in die Breite gezogen. Das Pigment liegt ebenfalls ziemlich dicht in den Sehzellen und hat ein dunkelbraunes Aussehen.

Desgleichen stimmen die Ocelle von *Arctia caja* mit dem bei *Phragmatobia* geschilderten Bau in allen wesentlichen Punkten überein. Die Linse ist nach außen nicht stark vorgewölbt; dagegen springt sie nach innen zapfenartig vor. Die corneogene Schicht besteht aus kleinen, niedrigen Zellen, unter denen man die äußerst zarte Zwischenschicht mit zahlreichen kleinen Kernen wahrnehmen kann. Die Sehzellen finden sich in großer Zahl und sind ziemlich kurz, so daß die Retina eine ansehnliche Breite aufweist. Die Rhabdome sind ebenfalls zahlreich, aber, wie bei *Phragmatobia*, nicht sehr deutlich. Die Sehzellen enthalten in den mir vorliegenden Präparaten kein Pigment. Da jedoch die übrigen Bären, soweit ich sie untersucht habe, sämtlich Pigment in den Sehzellen besitzen und derartige Eigenschaften in der Regel bei einer Familie konstant sind, bin ich der Ansicht, daß der Pigmentmangel bei *Arctia* auf das lange Verweilen des mir zur Verfügung stehenden Kopfes in Alkohol zurückgeführt werden muß.

4. *Catocala sponsa* L.

Nach dem Abbürsten der Haare auf der Oberseite des Kopfes kann man die Ocelle von *Catocala sponsa* mit bloßem Auge als kleine, dunkelumrandete Höckerchen neben dem obern Rand der Facettenaugen erkennen.

Die Linse ist sehr wohl entwickelt (Fig. 12). Sie springt nach außen in starker Wölbung vor, während der innere, ebenfalls sehr mächtige Teil, etwas breiter und flach abgeschnitten ist. Die an die Linse angrenzende Cuticula ist zu beiden Seiten dunkel pigmentiert. Daher erscheint der Ocellus in seiner Gesamtheit als dunkles Höckerchen mit heller glänzender Oberfläche. Die corneogene Schicht setzt sich aus einer großen Anzahl niedriger, stark färbbarer Zellen zusammen. Ihre Kerne sind länglich und füllen fast den ganzen bei der Bildung der Linse übrig gebliebenen Teil der Zellen aus. Unter der corneogenen Zelllage befindet sich die bindegewebige Zwischenschicht, die in der Regel bei den Imagines nur durch ihre kleinen Kerne sich bemerkbar macht, da die Retina den Corneagenzellen dicht anliegt. Die Retina besteht aus wenigen, aber großen Sehzellen. Ihre Gestalt ist bemerkenswert insofern, als sie bei ihrem Durchtritt durch die Basalmembran kaum merklich dünner werden. In der Regel findet man die Sehzellen in den Stirn- augen der Insecten an der Basis der Ocellus stark verjüngt, so daß sie nur als dünner Faden durch die Basalmembran durchtreten und in den Sehnerven übergehen. Man betrachtet daher den Teil der Zellen innerhalb der Basalmembran als die eigentliche Sehzelle, während man den außerhalb gelegenen, schon durch seine bedeutende Dicken- abnahme auffallenden Teil als die Nervenfasern bezeichnet. Obwohl nun die Sehzellen bei *Catocala* fast in derselben Dicke sich in den Sehnerven fortsetzen, so bezeichne ich doch der Einheitlichkeit wegen den außerhalb der Basalmembran gelegenen Teil der Zellen als Nervenfasern. Die Kerne liegen teils proximad teils distad in den Sehzellen; mitunter ist auch einer soweit in die Tiefe gerückt, daß er proximad von der Basalmembran also gewissermaßen in die Nerven- faser zu liegen kommt. Da die Zellgrenzen deutlich hervortreten, kann man die Nervenfasern der einzelnen Sehzellen in dem Seh- nerven weithin verfolgen. Zwischen ihnen findet man eine geringe Anzahl länglicher Kerne, die wohl Stützzellen angehören. Was die recipierenden Elemente anlangt, so sind sie bei dieser Art, wie bei den meisten Schmetterlingen überhaupt, nicht sehr vollkommen aus-

gebildet. Man kann an den Grenzlinien der Sehzellen stärker lichtbrechende, stäbchenartige Bildungen, die sich auch intensiver färben als ihre Umgebung, wohl erkennen. Pigment konnte ich weder in der Retina noch auch in den Sehnerven beobachten. Da ich teilweise ganz frisch konserviertes Material untersuchte, ist nicht anzunehmen, daß es aufgelöst war, wie ich bei *Arctia caja* vermutete. Für den vollständigen und primären Mangel spricht auch, daß ich in keinem Ocellus der übrigen Eulen eine Spur von Pigment gefunden habe.

Dem bei *Catocala sponsa* geschilderten Bau der Ocelle schließen sich die übrigen Eulen eng an. Bei *Craniophora ligustri* und *Mamestra persicariae* liegt der Ocellus in einem dunkel pigmentierten Chitinzylinder, dessen vordere Öffnung von der nicht besonders mächtigen

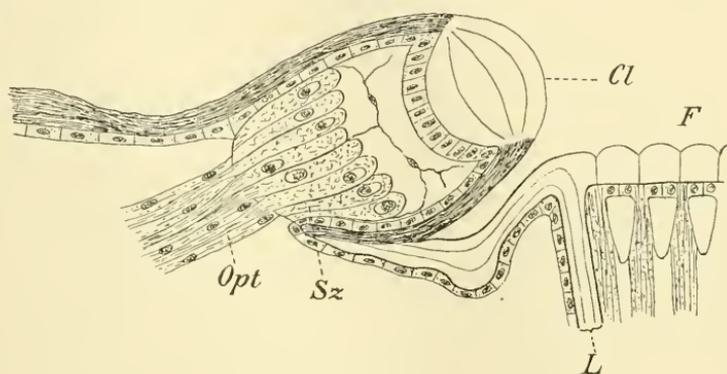


Fig. E.

Mamestra persicariae. Lateralocellus. Frontalschnitt.

Cl Cornealins. *Sz* Sehzellen. *Opt* Sehnerv. *F* Facettenauge. *L* nach innen vorspringende Chitinleiste am Rand des Facettenauges.

Linse eingenommen wird, während an dem hintern Ende der Sehnerv austritt. Diese Ocelle liegen den Facettenaugen sehr genähert und sind scharf nach den Seiten gerichtet, wie sich aus Textfig. E ergibt.

5. Die Entwicklung der Ocelle von *Catocala fraxini*.

Um die Entwicklung der Schmetterlingsocelle zu verfolgen, konservierte ich Puppen von *Catocala fraxini* in verschiedenen Altersstadien, indem ich den vordern Teil der Puppe mit dem Rasiermesser abschnitt, um ein gutes Eindringen der Fixierungsflüssigkeit zu ermöglichen. Die Orientierung dieser Objekte beim Schneiden ist

jedoch ungleich schwieriger als bei den Neuropterenpuppen, wo man lediglich sagittale Schnittserien anzufertigen braucht, um die Anlage des Medianocellus in der richtigen Weise auf den Schnitt zu bringen. Bei den Schmetterlingen fehlt der mittlere Ocellus, so daß man genötigt ist, die seitlichen zur Untersuchung zu verwenden, was am einfachsten auf Frontalschnitten geschieht. Um hier eine leichtere Orientierung zu ermöglichen und durch die harte Puppenhülle beim Schneiden nicht behindert zu werden, bettete ich das Vorderteil der Puppe in Paraffin ein und löste die Puppenhaut nach dem Abschaben des darüber liegenden Paraffins durch seitlichen Druck ab. Diese Manipulation ist sehr einfach und gelingt stets ohne Verletzung des Puppenkörpers, da dieser nicht dicht unter der Puppenhülle liegt, sondern durch einen Zwischenraum, der anfangs Flüssigkeit, später die Haare der definitiven Cuticula enthält, von ihr getrennt ist. Der auf diese Weise bloßgelegte Kopf, der insbesondere bei jungen Puppen, wo die definitive Cuticula noch nicht angelegt ist, sehr zart ist, wird wieder vorsichtig in flüssiges Paraffin gelegt, und dann mit Hilfe des binokulären Präpariermikroskops, mit dem man die Wölbung der Facettenaugen und die Ansatzstellen der Fühler erkennen und zur Orientierung ausnützen kann, aufs neue eingebettet und geschnitten. Auf diese Weise erhielt ich wohl orientierte Schnitte durch die Anlage der Lateralocelle.

Die jüngste mir zur Verfügung stehende Puppe war etwa 8 Tage alt. Die Anlage des Ocellus ist schon vorhanden. Die Hypodermis setzt sich aus hohen, regelmäßig nebeneinander liegenden Zellen zusammen (Fig. 13). Im Bereich der Anlage ist sie nach außen schwach vorgewölbt und ganz wenig verdickt. Lateralwärts geht sie nach einer kurzen Strecke in die Anlage des Facettenauges über, in der man eben eine Differenzierung in die einzelnen Zellschichten erkennen kann. Die Kerne der Hypodermiszellen sind länglich und liegen distalwärts nahezu auf gleicher Höhe. Die Anlage des Ocellus ist dadurch charakterisiert, daß unter den Hypodermiszellkernen eine geringe Anzahl rundlicher Kerne liegt, die wenig Chromatin enthalten und etwas größer sind als jene, während der ihnen zugehörige Zellkörper sich viel intensiver färbt als seine Umgebung. Diese Zellen liegen auf wechselnder Höhe zwischen den Hypodermiszellen, die von dem obern Rand der Anlage bis zur Basalmembran durchreichen, und stellen die spätern Sehzellen dar. Der Sehnerv ist ebenfalls schon angelegt und geht in mäßiger Breite

von der Basis der Anlage aus. In seinem ganzen Verlauf findet man eine große Anzahl kleiner Kerne.

Mit der Weiterentwicklung der Puppe vermehrt sich die Zahl der Sehzellen ständig. Sie heben sich noch deutlicher von ihrer Umgebung ab und wandern allmählich nach dem Grund der Anlage hin. Die Hypodermiszellen werden nach oben mehr verlängert, so daß die Vorwölbung nach außen bedeutender wird. Lateralwärts schwillt die Hypodermis nach innen zu mächtig an, um später den Chitinhöcker zwischen dem Ocellus und dem Facettenauge zu bilden. Nach und nach sammeln sich alle Sehzellen an der Basis der Anlage und grenzen sich allmählich gegen die Hypodermiszellen ab, ein Vorgang, den man schrittweise verfolgen kann. Alsdann ordnen sie sich regelmäßig nebeneinander an und entsenden ihre Nervenfasern durch die Basalmembran, so daß der in Fig. 14 abgebildete Zustand erreicht wird.

Die Hypodermis scheidet die bleibende Cuticula ab. Die Corneazellen haben ihre größte Länge erreicht und werden in dem Maß, als die Bildung der Linse vor sich schreitet, immer niedriger. Zu beiden Seiten der Sehzellenmasse, die sich gegen die Corneazellen scharf abgegrenzt hat, sind diese stark verlängert, so daß die Sehzellen mit Ausnahme der Austrittsstelle des Sehnerven noch vollkommen von ihnen eingeschlossen werden. Die Einwanderung der Zwischenschicht erfolgt auf diesem Stadium; denn ihre Kerne treten in spärlicher Anzahl auf. Mit der vollständigen Ausbildung der Linse und der Retina erreicht der Ocellus den Zustand, wie er sich bei der Imago findet. Er schließt sich dem bei *Catocala sponsa* geschilderten Bau vollkommen an.

Aus dieser Darstellung geht hervor, daß die Entwicklung der Schmetterlingsocelle mit der der Neuropterenocelle in hohem Maße übereinstimmt. Die Sehzellen entstehen bei beiden Gruppen durch Auswanderung aus der Hypodermis und nicht durch einen Faltungsprozeß, wie er bei der Entwicklung der Spinnenaugen beschrieben ist. Die bindegewebige Zwischenschicht steht, ebenso wie bei den Neuropteren, mit der Entwicklung des Ocellus nicht direkt im Zusammenhang. Was sie zu bedeuten hat, ist nicht leicht zu entscheiden; vielleicht, daß sie bei der Nahrungszufuhr zu der Anlage, wo zweifellos ein reger Stoffwechsel stattfindet, eine Rolle spielt.

Die Stirnaugen der Schmetterlinge sind, wie aus einer vergleichenden Betrachtung hervorgeht, im wesentlichen nach dem-

selben Plan gebaut, wenn man von der besondern Schicht über der Retina der Ocelle von *Zygaena* absieht. Sie sind sämtlich mit mächtigen, cuticularen Linsen ausgestattet. Die Abhaltung seitlich einfallender Lichtstrahlen, die bei den meisten übrigen Insectenocellen durch eine irisartige Pigmentierung der an die corneagene Schicht anstoßenden Hypodermiszellen bewerkstelligt wird, liegt hier lediglich der an die Linse angrenzenden Cuticula ob, die zu diesem Zweck dunkel pigmentiert ist und teilweise in mächtige, nach innen zu vorspringende Fortsätze, die den Ocellus rings umgeben, ausgezogen ist. Die Retina besteht teils aus einer geringen Zahl großer, teils aus einer größern Anzahl von kleinen, schlanken Sehzellen. Die Rhabdome sind, mit Ausnahme von *Zygaena*, nicht in der Weise ausgebildet wie bei den meisten andern Insectenocellen. Bei diesen liegen sie an der Berührungsfläche der Sehzellen als kurze oder lange stäbchenartige Bildungen, die an ihren Enden stets scharf abgeschnitten sind und bei günstigen Objekten noch ihre Zusammensetzung aus einzelnen Stiftchen, wie HESSE vielfach gezeigt hat, erkennen lassen. Demgegenüber sind die Rhabdome in den Ocellen der Lepidopteren viel undeutlicher, da sie sich nicht so scharf gegen ihre Umgebung abheben. Daß diese Bildungen trotzdem als typische Rhabdome anzusehen sind, ist zweifellos; denn sie sind schon an ungefärbten Schnitten in Wasser infolge ihrer starken Lichtbrechung wahrnehmbar, und mit geeigneten Färbemitteln läßt sich auch ihre ungefähre Ausdehnung feststellen, obwohl sie in der Regel an den Enden nicht scharf abgeschnitten sind, sondern allmählich dünner werden, mit Ausnahme von *Zygaena*, deren Rhabdome die charakteristische Ausbildung aufweisen. Die Pigmentverteilung in den Ocellen der Schmetterlinge ist eine recht verschiedene. Bei den Eulen ist überhaupt kein Pigment vorhanden, weder in der Retina noch in dem Sehnerven. Die Sesien haben in den Sehzellen ebenfalls kein Pigment, dagegen eine reichliche Anhäufung an der Basis der Retina und in dem Anfangsteil des Sehnerven. Bei den Bären und Zygaeniden findet man das Pigment in den Sehzellen selbst, was wohl die vollkommenste Art der Isolierung sein dürfte.

Soviel man auf Grund der anatomischen Befunde urteilen kann, scheint bei den Ocellen der Schmetterlinge eine Bildwahrnehmung möglich, da die vorhandenen Linsen zu einer Bilderzeugung wohl geeignet sind. Diese dürfte jedoch nur unvollkommen sein. Allerdings kann man bei dieser Frage nicht alle Schmetterlingsocelle auf dieselbe Stufe stellen. Die der Eulen erscheinen vielmehr als die

unvollkommensten, da sie nur wenig Sehzellen besitzen und eine Isolierung der einzelnen Elemente durch Pigment vollkommen fehlt. Als die leistungsfähigsten Schmetterlingsocelle wird man wohl die von *Zygaena* betrachten müssen, da sie sich aus zahlreichen, einzeln isolierten Sehzellen mit typischen Rhabdomen zusammensetzen.

Nachdem der Bau und die Entwicklung der Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren genügend klargelegt sind, erhebt sich die weitere Frage, welche Bedeutung man den Stirnaugen neben den Facettenaugen beizumessen hat. Diese beiden Gruppen sind jedoch sehr wenig geeignet, hierüber Aufklärung zu geben, da die Ocelle bei ihnen ganz unregelmäßig verteilt sind. Ich werde daher bei der Behandlung der Stirnaugen der Orthopteren, wo ursprünglichere Verhältnisse vorliegen, auf diese Frage noch ausführlich zurückkommen, so daß ich mich hier auf das Wichtigste beschränken kann.

Zunächst wird es sich darum handeln, den Unterschied beider Augenformen festzustellen. Dabei ist zweifellos das wichtigste, daß die Ocelle bedeutend lichtstärker sind als die Facettenaugen. Dies wurde vielfach als ein Hinweis dafür angesehen, daß die Ocelle zum Sehen in schwachem Licht geeignet seien, was gewiß in manchen Fällen zutrifft, keineswegs aber verallgemeinert werden darf. Die größere Lichtstärke der Ocelle hat vielmehr ihre Bedeutung darin, daß sie hierdurch befähigt sind, ferne Gegenstände, die in die einzelnen Facettenglieder nicht mehr genügend Strahlen entsenden, um die Rhabdome zu erregen, noch wahrzunehmen. Bei diesen Überlegungen darf jedoch die verschiedene Lichtstärke der Facettenaugen selbst nicht außer Betracht gelassen werden; denn die Facettenaugen mit echten Krystallkegeln sind bedeutend lichtstärker als die, die lediglich Zellenkegel besitzen. Diese Tatsache könnte den Gedanken nahelegen, daß Insecten mit lichtstarken Facettenaugen der Stirnaugen nicht mehr bedürfen. Und wirklich scheint das Fehlen der Ocelle bei den Käfern und Tagschmetterlingen eine Bestätigung für diese Vermutung zu sein. Bei genauerm Zusehen ergeben sich jedoch so viele Ausnahmen, daß ihre Berechtigung in Frage gestellt wird. So haben *Neuronia* und *Osmylus* sowohl Stirnaugen als echte Krystallkegel in den Facettenaugen. Bei den Eulen könnte man ja als Grund der Anwesenheit der Ocelle neben den lichtstarken Facettenaugen anführen, daß sie diesen nächtlichen Tieren trotzdem noch von Nutzen sind. Einen Hinweis dafür, daß die eben erwähnte

Beziehung nicht ganz von der Hand zu weisen ist, scheint mir darin gegeben zu sein, daß die mit lichtschwachen Facettenaugen ausgestatteten Neuropteren (*Panorpa*) und Lepidopteren (*Zygaena*) die am höchsten differenzierten Stirnagen besitzen. Da beide Formen Tagtiere sind, beruht diese hohe Ausbildung nicht etwa auf einer Bedeutung der Ocelle für das Sehen im Dämmerlicht. Wenn demnach die Stirnagen infolge ihrer größern Lichtstärke besonders zum Sehen ferner Gegenstände eingerichtet sind, so dürften sie als wichtige Orientierungsmittel der Insecten, insbesondere während des Fluges, angesehen werden, eine Vermutung, die schon mehrfach erörtert wurde.

KOLBE gelangt auf Grund vergleichender Betrachtungen über das Vorkommen der Ocelle zu dem Ergebnis, daß sie mit dem Flug der Insecten in Zusammenhang zu bringen sind. HESSE schließt sich ebenfalls dieser Ansicht an. Bei den Orthopteren fand ich positive Anhaltspunkte dafür, daß die Ocelle für die rasche Bewegung der Tiere von Wichtigkeit sind. Wenn freilich auch bei den niedern Insecten dies die einzige und bei den höhern in der Regel wenigstens die hauptsächlichste Funktion sein dürfte, so kommen doch gerade bei diesen noch mannigfache Nebenfunktionen hinzu, deren Aufklärung mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. KOLBE führt aus: es bedarf einer genauen Kenntnis der Flug- und Lebensweise der Insecten, um die Beziehungen zwischen diesen und dem Vorhandensein oder Fehlen der Stirnagen in jedem einzelnen Falle zu erkennen. Er nimmt an, daß gute und rasche Flieger die Stirnagen nötiger brauchen als schlechte. Denn den über dem Wasserspiegel tanzend flatternden Leptoceriden (Trichoptera) fehlen sie, nicht aber den von einem Platz zum andern fliegenden Limnophiliden, Phryganeiden, Hydropsychiden, die zu derselben Ordnung gehören. Ganz richtig hält KOLBE solchen Erwägungen den auf- und absteigenden und dabei lokalisierten Flug der Ephemeriden, die trotzdem Stirnagen besitzen, entgegen.

Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, daß auf diesem Wege eine befriedigende Lösung der Frage kaum zu erwarten ist. Vielmehr werden auch hier Versuche mit lebenden Tieren das Ausschlaggebende sein. Daß solche Versuche mit großen Schwierigkeiten verknüpft sind, geht daraus hervor, daß die Resultate der einzelnen Forscher sich teilweise geradezu widersprechen. SCHÖNFELD berichtet, daß eine Biene auf das Fenster zufliegt, auch wenn die Facettenaugen lackiert sind; wenn dagegen die Stirnagen beschmiert

werden, bleibt sie ruhig sitzen und fliegt aufgescheucht gegen die Decke und stößt überall an (in: Bienenzeitung 1865, Vol. 21, p. 88). RÉAUMUR gibt an, daß Bienen mit lackierten Facettenaugen sich sehr hoch in die Luft erheben, während solche mit lackierten Stirnaugen in der Nähe der Pflanzen herumfliegen, ohne sich zu entfernen oder sich in die Lüfte zu erheben (R. A. F. DE RÉAUMUR, Mémoires pour servir à l'histoire des Insects, Amsterdam 1734—1742, Vol. 5, Teil 1, p. 363). Wenn diese beiden Forscher auf Grund ihrer Experimente den Ocellen eine wichtige Bedeutung bei dem Sehen der Insecten zuerkennen, so gelangt PLATEAU zu dem entgegengesetzten Resultat. Bei seinen zahlreichen Versuchen ergab sich, daß Insecten, die der Stirnaugen beraubt waren, den Verlust eines Sinnesorgans nicht erkennen ließen, sondern wie normale Individuen sich benahmen, während sie mit den Stirnaugen allein dasselbe Verhalten zeigten wie vollkommen geblendete Tiere. PLATEAU zieht daraus den Schluß, daß die Stirnocelle der Insecten nur ein ganz unvollkommenes Sehvermögen besitzen und für die Tiere nahezu wertlos (d'une utilité à peu près nulle) seien (F. PLATEAU, Recherches expérimentales sur la vision chez les Arthropodes, in: Bull. Acad. Sc. Belg., Vol. 15, 1888). Desgleichen fand v. BUTTEL-REEPEN, daß Bienen mit lackierten Ocellen nach wie vor auf Licht reagieren, während er bei Tieren mit lackierten Facettenaugen keine Reaktion auf Licht wahrnehmen konnte; trotzdem hält er die Ocelle nicht für wertlose Organe, sondern nimmt an, daß sie den Insecten zum Sehen in der Nähe dienen (H. v. BUTTEL-REEPEN, Die stammesgeschichtliche Entstehung des Bienenstaates, Leipzig 1903).

Versuche, die ich vorigen Herbst gemeinsam mit Herrn Prof. Dr. R. HESSE ¹⁾ anstellte, ergaben, daß Bienen, denen die Stirnaugen lackiert waren, wohl noch imstande waren, ihren Stock zu finden, während von den Individuen mit verschmierten Facettenaugen, soweit sie überhaupt abflogen, keine einzige zu ihrem Stock zurückkam. Ferner machte ich diesen Sommer einige weitere Versuche mit Drohnen, da diese wegen ihrer Stachellosigkeit ein sorgfältiges Lackieren der Augen ermöglichen. Ich ließ die Tiere in einem großen Zimmer, dessen Fenster mit Ausnahme eines einzigen verdunkelt waren, fliegen und beobachtete, wie sie sich dem einfallenden Licht gegenüber verhielten. Hierbei zeigte sich, daß Tiere mit lackierten Stirnangen auf das Fenster zuflogen wie normale Indi-

1) R. HESSE, Das Sehen der niederen Tiere, p. 44.

viduen. Es hatte also bei diesen wie bei den Versuchen HESSE's der Verlust der Stirnagen für die Bienen keine bemerkenswerten Nachteile zur Folge. Doch berechtigen diese Versuche allein noch nicht zu einem Urteil über den Wert der Stirnagen. Denn daß die Tiere mit den Stirnagen allein noch auf Lichteindrücke zu reagieren vermögen, geht daraus hervor, daß Drohnen, denen die Facettenaugen verschmiert waren, ebenfalls das Fenster in nahezu geradem Fluge erreichten, während solche mit lackierten Facetten- und Stirnagen aufgescheucht lebhaft in dem Zimmer umherflogen und häufig an die Decke oder an die Wand anstießen, ohne von der Lichtquelle beeinflußt zu werden.

Tübingen, im Juli 1908.

Literaturverzeichnis.

1879. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden. Göttingen.
1901. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren: Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473.
1908. —, Das Sehen der niederen Tiere, Jena.
1893. KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.
1893. KORSCHOLT, E., und K. HEIDER, Lehrb. d. Entwicklungsgesch. d. wirbellosen Tiere.
1908. LINK, E., Über die Stirnagen der Orthopteren, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1908, p. 161—167.
1908. —, Über die Stirnagen einiger Lepidopteren und Neuropteren (Vorl. Mitt.), in: Zool. Anz., Vol. 33, p. 445—450.
1900. REDIKORZEW, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, p. 581—624.

Erklärung der Abbildungen.

D dorsal: *R* rostral

<i>Bg</i> Bindegewebe	<i>nf</i> Nervenfaser
<i>cl</i> Cornealinse	<i>no</i> Sehnerv
<i>co</i> Cornea	<i>Pg</i> Pigment
<i>ct</i> Cuticula	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>cx</i> Corneazelle	<i>stz</i> Stützzelle
<i>F</i> Facettenauge	<i>sz</i> Sehzelle
<i>Fk</i> Fettkörperzellen	<i>szk</i> Kern einer Sehzelle
<i>Gh</i> Gehirn	<i>Zw</i> Zwischenmembran
<i>hyp</i> Hypodermis	

Tafel 15.

Fig. 1. *Neuronia ruficus* SCOP. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. 270 : 1.

Fig. 2. Dsgl. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer ca. 1 Tag alten Puppe. 335 : 1.

Fig. 3. Dsgl. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer ca. 5 Tage alten Puppe. 270 : 1.

Fig. 4. Dsgl. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer ca. 8 Tage alten Puppe. 270 : 1.

Fig. 5. *Osmylus chrysops* L. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. 335 : 1.

Fig. 6. *Raphidia ophidiopsis* SCHUM. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. 335 : 1.

Tafel 16.

Fig. 7. *Panorpa communis* L. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. 335 : 1

Fig. 8. Dsgl. Querschnitt durch den distalen Teil der Retina; auf der linken Seite sind die Sehzellen im Bereich der Rhabdome geschnitten, auf der rechten etwas tiefer, so daß die Anordnung des Pigments sichtbar ist. 530 : 1.

Fig. 9. *Sesia sphecoformis* ESP. Frontalschnitt durch den Lateralocellus. Entpigmentiert. 335 : 1.

Fig. 10. *Zygaena* sp. Frontalschnitt durch den Lateralocellus. 335 : 1.

Fig. 11. *Phragmatobia fuliginosa* STPH. Frontalschnitt durch den Lateralocellus. 335 : 1.

Tafel 17.

Fig. 12. *Catocala sponsa* L. Frontalschnitt durch den Lateralocellus. 270 : 1.

Fig. 13. *Catocala fraxini* L. Frontalschnitt durch die Anlage des Ocellus einer jüngern Puppe. Die Puppencuticula ist nicht eingezeichnet. 270 : 1.

Fig. 14. Dsgl. Frontalschnitt durch die Anlage des Ocellus einer ältern Puppe. An der Lateralseite ist ein Teil des zusammengesetzten Auges (*F*) mitgezeichnet. 180 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten

Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung der Castanelliden.

Von

Dr. **Wilhelm J. Schmidt.**

(Aus dem Zoologischen und Vergl. Anatomischen Institut
der Universität Bonn.)

Mit Tafel 18–20 und 5 Abbildungen im Text.

Bei der Bearbeitung der Castanelliden der Plankton-Expedition, die Herr Prof. Dr. A. BORGERT mir gütigst zur Untersuchung überließ, machte ich einige Beobachtungen über den Bau und die Fortpflanzung dieser Radiolarien. Da über den letzten Gegenstand nur wenig bekannt ist, glaube ich, daß die Mitteilung meiner Befunde erwünscht sein wird. Zwar liegen mir keine vollständigen Entwicklungsreihen, sondern nur vereinzelt Stadien vor, was bei einem so spröden Material wie den Tripyleen nicht wundernehmen kann. Aber durch die bei einer andern Tripyleen-Art, *Aulacantha*, festgestellten Tatsachen erscheinen meine Funde auf eine breitere Grundlage gestellt.

Die zur vorliegenden Untersuchung benutzten Arten sind *Castanidium moseleyi* HAECKEL und *Castanidium variabile* BORGERT. Außer den Fängen der Plankton-Expedition, in denen diese beiden Formen reichlich vorkamen, stellte mir Herr Prof. BORGERT einige Schnittpräparate von *C. variabile* zur Verfügung, die neu gefärbt wurden, und ferner das Radiolarien-Material, welches die KRUPP'sche Yacht in den Jahren 1901 und 1902 im Mittelmeer erbeutete; in diesen von Herrn Dr. LO BIANCO konservierten Fängen fand ich eine Anzahl Exemplare von *Castanidium variabile*.

Auch hier sage ich Herrn Prof. BORGERT herzlichen Dank für die Überlassung des Materials, für seinen bewährten Rat und sein wohlwollendes Interesse am Fortschreiten meiner Arbeit; ebenfalls Herrn Geheimrat LUDWIG danke ich verbindlichst für die liberale Bereitstellung der Hilfsmittel des Zoologischen Instituts.

Ehe ich auf den Bau des Weichkörpers und die Fortpflanzung der Castanelliden eingehe, muß ich einiges andere vorausschicken. Die Castanelliden sind typische Tripyleen und bilden im HAECKEL'schen System der Tripyleen mit den Challengeriden, Medusettiden, Circoporiden und Tuscaroriden die Legion der Phaeogromien. Besonders eng schließen sie sich im feinern Bau der Schale den Circoporiden und Tuscaroriden an; denn, wie V. HÄCKER (1906, p. 60—62; 1908, p. 145) fand und ich nach meinen Erfahrungen durchaus bestätigen kann, besteht die Castanelliden-Schale ähnlich wie diejenige der Circoporiden und Tuscaroriden aus einer homogenen Außenschicht, einer feinporösen, porzellanartigen Masse, welche den von der äußern Schicht umschlossenen Raum erfüllt, und einem zu innerst gelegenen, in diese Füllmasse eingebetteten Gerüstwerk feinsten Kieselnadeln.

Was die chemische Beschaffenheit der Schalensubstanz angeht, so besteht sie zum allergrößten Teil aus Kieselsäure, wie ich in quantitativer Analyse feststellte (SCHMIDT, 1908, p. 241).

Die Castanelliden-Schale hat die Form einer Hohlkugel, deren Wand von zahlreichen dicht nebeneinander liegenden Poren durchsetzt ist und außerdem eine größere, Schalenmund genannte Öffnung aufweist. Auf der Außenseite trägt die Schale viele, radiär gerichtete Stacheln, die man bei der Mehrzahl der Arten in kürzere Nebenstacheln und längere, bisweilen verästelte, spärlichere Hauptstacheln unterscheiden kann; häufig sind die den Schalenmund einfassenden Stacheln besonders gestaltet und heißen alsdann Zähne. So gleicht die Castanelliden-Schale im wesentlichen einer Kastanienfrucht, die noch von der grünen, bedornen Schale umschlossen ist, und dieser Ähnlichkeit verdankt die Familie ihren Namen.

Die Merkmale der Gattungen und Arten sind, abgesehen von den Größenunterschieden, durch die verschiedene Ausbildung der Stacheln und Zähne gegeben, so daß die Castanelliden andern Radiolarien-Familien gegenüber eine außerordentlich formenarme

Gruppe darstellen. Erschwert wird die Systematik noch durch die überaus große Variabilität der Arten. Eine ausführliche Darlegung der Beschaffenheit und Entwicklung der Schale und der systematisch-faunistischen Ergebnisse meiner Arbeit, über die ich schon vorläufig an anderer Stelle (1907) berichtete, ist in den „Ergebnissen der Plankton-Expedition der Humboldt-Stiftung“ erschienen (SCHMIDT, 1908).

Castanidium moseleyi gehört zu den größeren Arten der Familie; der Schalendurchmesser beträgt 0,7—0,9 mm; bis jetzt ist diese Form im tropischen Atlantik und Indik gefunden (E. HÄCKEL, 1887, p. 1686; V. HÄCKER, 1906, p. 64). *Castanidium variabile* ist wesentlich kleiner; der Schalendurchmesser schwankt zwischen 0,38 und 0,65 mm: diese Art ist bisher aus dem nördlichen Atlantik, dem Indik und dem Mittelmeer bekannt (BORGERT, 1890, p. 664; 1901a, p. 243; 1901b, p. 40—41; HÄCKER, 1908, p. 163).

Technisches.

Das zur Untersuchung benutzte Material war — soweit es den Fängen der Plankton-Expedition entstammt — mit Alkohol, Iodalkohol, Pikrinsäure, Chromosmiumessigsäure, Sublimat und Sublimat-osmium fixiert und in starkem Alkohol, gesondert nach den einzelnen Fängen, aufbewahrt worden. Trotz der verschiedenen Fixierung hatten sich fast überall Ecto- und Endocapsa, die beiden Schichten der Centralkapselwand, an den Parapylen vom intracapsularen Protoplasma abgehoben, so daß ich den unverletzten Zusammenhang der Centralkapselmembranen mit den Nebenöffnungen fast nie beobachtete. Indessen waren das intracapsulare Protoplasma und die anscheinend ziemlich widerstandsfähigen Nebenöffnungen selbst meist gut erhalten. Die Fixierung der Kerne dagegen befriedigte manchmal weniger. Das aus dem Mittelmeer stammende Material (anscheinend mit Sublimat oder einem Sublimatgemisch fixiert) zeichnete sich durch gute Erhaltung und leichte Färbbarkeit aus. Die Fixierung der mir zur Verfügung stehenden fertigen Präparate ließ sich nicht mehr feststellen; zu Kernstudien habe ich diese Präparate nicht benutzt.

Öfter (bei dem Material der Plankton-Expedition) fand ich, daß der Kern auf die Nebenöffnungen zu in Spitzen ausgezogen war, in denen das Chromatin durch die Zerrung ein streifiges Gefüge angenommen hatte. Bisweilen waren die Parapylen herausgedrückt und Chromatinmassen an diesen verletzten Stellen der Centralkapsel-

wand ausgetreten. Eine ähnliche Zerrung des Kernes gegen die Astropyle hin und ein Austreten des Chromatins an dieser Stelle beobachtete ich verschiedentlich. V. HÄCKER (1907b, p. 81) bildet eine Centralkapsel von *Aulosphaera* ab, bei der das Chromatin vollkommen aus der Centralkapsel herausgepreßt, dagegen das Kerngrundplasma, einseitig geschrumpft, innerhalb der Kernwand zurückgeblieben ist. HÄCKER möchte diesen Zustand in eine gewisse Beziehung zu den Synapsiszuständen des Kernes bei Vielzelligen bringen. Es handelt sich aber hier wie in den von mir beobachteten Fällen ersichtlich um Verhältnisse, die auf Rechnung einer mißlungenen Fixierung zu setzen sind; daß diese sich gerade in der beschriebenen Weise äußert, findet wohl seine genügende Erklärung in der verschiedenen Konsistenz des Chromatins und des Grundplasmas.

Totalpräparate vom ganzen Tier sind trotz der geringen Größe desselben infolge des dunklen und meist reichlich vorhandenen Phaeodiums nicht genügend durchsichtig. Mehr schon ist an herauspräparierten und im Stück mit Boraxkarmin gefärbten Centralkapseln zu sehen. Der feinere Bau des Weichkörpers aber, z. B. die Beschaffenheit der Centralkapselöffnungen und die Kernstrukturen, läßt sich nur an Schnitten untersuchen. Zu diesem Zwecke wurden die ganzen Individuen entwässert und aufgehellert, die Schalen unter einer Lupe mit feinen Nadeln zertrümmert und die herauspräparierten Centralkapseln unter dem Mikroskop auf ihre gute Erhaltung geprüft, dann in Paraffin eingebettet. Einige Schwierigkeit bieten die Objekte beim Einbetten in Paraffin durch ihre geringe Größe. Hierbei ist vor allem auf peinlich sauberes Paraffin zu achten, das frei von Partikelchen ist, die mit den winzigen Centralkapseln verwechselt werden könnten. Man kann sich die Arbeit erleichtern durch Vorfärbung der Centralkapseln mit einem Kernfarbstoff (BORGERT, 1900, p. 208—209) oder einem andern Farbstoff, der sich unter Umständen aus den Schnitten wieder entfernen läßt; bei der Benutzung weißer Porzellantiegel für die Durchtränkung mit Paraffin heben sich auch die ungefärbten Kapseln durch ihre natürliche gelbliche bis bräunliche Färbung genügend ab. Ein viertelstündiges Verweilen im flüssigen Paraffin genügt vollauf zur Durchtränkung der Centralkapseln. Kam es darauf an, die Centralkapseln in bestimmter Richtung zu schneiden, so beobachtete ich sie im geschmolzenen Paraffin unter einer starken Lupe, merkte mir ihre Lage, bezeichnete diese durch eine Marke auf der Oberfläche des erstarrten Paraffins und schnitt dementsprechend das Paraffin-

blöckchen für das Mikrotom zu. Zweikernige Kapseln sind in einer beiden Kernen gemeinsamen Ebene abgeflacht und legen sich daher meist von selbst derart, daß die beiden Kerne dem Boden des zum Einbetten benutzten Stanniolkästchens aufliegen.

Schöne Schnittfärbungen wurden erzielt zunächst mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin; es genügte ein 3stündiges Beizen in 2% Ferriammoniumsulfatlösung und ein ebenso langes Verweilen in der Hämatoxylinfarbe; dann folgte die Differenzierung in der genannten Eisensalzlösung. Gute Dienste leistete diese Färbung bei der Untersuchung der Centalkapselöffnungen. Während die mit chrom- und osmiumsäurehaltigen Gemischen fixierten Individuen sich wenig für Doppelfärbungen eigneten, gelang es mir, an dem Material aus dem Mittelmeer prächtige färberische Differenzierungen des Kernes zu erhalten. Als Farbstoff für das Chromatin (Basichromatin HEIDENHAIN'S) verwandte ich Thionin, als Kombinationsfarben hierzu Säurefuchsin oder seltner Eosin, bald in regressiver, bald in progressiver Färbung, und zwar wurden die Schnitte zuerst mit Säurefuchsin oder Eosin, dann mit Thionin behandelt. Thionin überfärbt in stärkerer wässriger Lösung schnell, liefert aber bei richtiger Differenzierung zunächst in Wasser, dann in Alkohol (95%) Tinktionen, die sich an Schärfe und Intensität und damit an Verwendbarkeit für starke Vergrößerungen mit guten Eisenhämatoxylin-Färbungen messen können. Leider verblaßt das Thionin schnell. Aber das wenig feste Haften des Thionins im Gewebe, mit dem dieser Übelstand zusammenhängt, hat auch seine Vorteile; man kann das Thionin durch genügend lange Einwirkung von schwachem Alkohol oder Wasser wieder vollkommen ausziehen und so die gleichen Präparate nach der Untersuchung anders färben, indem man das Deckglas in Xylol ablöst und die Präparate in schwachen Alkohol überführt, sei es, daß die Thioninfärbung den Ansprüchen nicht genügt oder daß man die gleichen Strukturen einer Prüfung mit andern Farben unterwerfen möchte, welches letzteres Verfahren besonders bei knappem Material von Nutzen ist. Die Kombination von Thionin und Säurefuchsin ist deshalb besonders empfehlenswert, weil sie eine Verbindung eines basischen mit einem sauren Farbstoff darstellt; daher stellen sich nur selten Mischfarben ein, indem derselbe Gewebsteil beide Farben speichert, sondern meist tingieren die beiden Farbstoffe Strukturen von verschiedener chemischer Natur.

Nur selten wurde der Weichkörper mit dem Skelet geschnitten; die so erhaltenen Präparate waren durchweg schlechter, weil das

Mikrotommesser Stücke der Schale herausreißt und in den Weichkörper hineinzerzt, obwohl die Skelete so fein sind, daß sie dem Messer nicht schaden. Etwas anders ist es bei noch häutigen Schalen; in diesem Falle läßt sich der Weichkörper gut mit der Schale schneiden, wenn man auf eine Orientierung der Centralkapsel verzichtet.

Die Dicke der Paraffinschnitte betrug 5μ ; im ganzen lagen mir etwa 200 in Schnitte zerlegte Centralkapseln vor.¹⁾

Extracapsulares Protoplasma.

Vom extracapsularen Protoplasma konnte ich je nach der Menge des Phaeodiums mehr oder minder reichliche, zwischen den Phaeodellen befindliche Mengen innerhalb der Schale feststellen; es macht den Eindruck einer lockern Masse. Ich vermag daher über seine Ausdehnung, ob es nämlich die Stacheln der Schale überzieht oder ob diese frei aus dem Weichkörper herausragen, keine Angaben zu machen. Zwar sah ich hin und wieder an den Enden der Stacheln Fetzen von dünnen Membranen hängen; aber die Möglichkeit, daß es sich hier um Fremdkörper handelt, liegt sehr nahe. Indessen ist es durch V. HÄCKER'S (1904, p. 597 u. 625; 1908, p. 149) Untersuchungen sehr wahrscheinlich geworden, daß der Weichkörper der Castanelliden wie derjenige der Aulographiden und anderer Tripyleen mit radialen Skeletgebilden durch ein feines, von den Stacheln ge-

1) Hier möge noch eine andere Notiz technischer Natur Platz finden: Beim Studium der systematischen Verhältnisse der Castanelliden war es oft nötig, das Phaeodium zur Erkennung von Einzelheiten am Bau der Schale zu zerstören. Am besten erwies sich hierfür das Kochen der Tiere in einem vor dem Gebrauch zusammengemessenen Gemisch von 1 Teil konz. Schwefelsäure und 1 Teil einer auf die Hälfte verdünnten, gesättigten, wäßrigen Lösung von Kaliumbichromat. Oft war das Kochen nicht einmal nötig, vielmehr genügte eine längere Einwirkung dieses Gemisches in der Kälte. Auf diese Weise wurden ganz saubere Schalen erhalten. Daß dieses Gemisch die Schalen angriff, konnte ich nicht beobachten. Nach dieser Behandlung sind die Schalen mit Wasser auszuwaschen, weil sonst beim Überführen in Alkohol ein grünlicher Niederschlag entsteht. Luftblasen, die sich etwa durch das Kochen in der Schale festgesetzt haben, können durch das Kochen in absolutem Alkohol entfernt werden, wobei die Schale zugleich gründlich entwässert wird. — Gegenüber Salpeter-, Schwefel-, Salzsäure, Ammoniak, Kalilauge, Eau de Javelle, die nach genügend langer Einwirkung Centralkapsel und Kern zerstören, zeigen die Phaeodellen eine außerordentliche Widerstandsfähigkeit (BORGERT, 1900, p. 265).

tragenes Sarcodenhäutchen begrenzt ist. Dieses Häutchen, das den Abschluß des außer der Schale befindlichen Weichkörpers darstellt, hat nach HÄCKER in erster Linie die Aufgabe, den Überdruck des äußern Mediums auszuhalten, „eine Function, die durch das Platzen und Ausfließen der aus der Tiefe herausgezogenen Tiere in deutlichster Weise illustriert wird“.

Phaeodium.

Das Phaeodium der Castanelliden zeigt an den konservierten Tieren überwiegend grünlich-gelbe oder bräunliche Färbung und ist häufig in solcher Menge vorhanden, daß die Tiere bei auffallendem Licht schwarz erscheinen.

Die Form der Phaeodellen ist rundlich, ihre Größe schwankt beträchtlich; manche von ihnen sind ganz farblos und leer, andere mit braunschwarzen Krümchen erfüllt, bisweilen so dicht, daß sie vollkommen undurchsichtig werden.

Von Eisenhämatoxylin werden sie (bei guter Chromatinfärbung) nur unwesentlich oder gar nicht geschwärzt, von DELAFIELD's Hämatoxylin oder Säurefuchsin dagegen in manchen Präparaten kräftig gefärbt. Ihre Widerstandsfähigkeit gegen Reagentien aller Art ist außerordentlich groß (vgl. Anm. S. 248).

Die Menge des Phaeodiums bei Individuen der gleichen Art und desselben Fanges ist manchmal sehr verschieden: neben solchen, bei denen der ganze Schalenraum von Phaeodellen dicht vollgepfropft ist, so daß man keine Spur von Endoplasma bemerkt, finden sich andere, die nur eine geringe Phaeodiummenge an der Astropyle besitzen. Immer ist an dieser Stelle die Ansammlung des Phaeodiums am dichtesten; hier bleibt häufig beim Herauspräparieren der Centralkapsel ein Teil desselben hängen und erleichtert so ihre Orientierung im Paraffin.

An Einlagerungen des Phaeodiums, die von außen stammen, fand ich Diatomeen, Tintinnen-Gehäuse, die kleinen Schalen koloniebildender Radiolarien, Dictyochiden-Panzer und allerlei zusammengeknitterte Membranen.

Die Theorien über die physiologische Bedeutung des Phaeodiums der Tripyleen sind von BORGERT (1900, p. 260—269) kritisch gewürdigt worden; welches auch seine Funktion sein mag, die Tatsache steht fest, daß es im Innern der Centralkapsel entsteht, denn BORGERT wies bei einem Individuum von *Aulacantha* eine Zusammenballung der Phaeodellen-Bestandteile in der Centralkapsel nach, die

normalerweise erst außerhalb derselben erfolgt. Bei Castanelliden habe ich nichts derartiges gefunden; aber ich möchte hier eine gleiche Beobachtung erwähnen, die ich an einer lebenden Caementaride im Laboratoire Russe de Zoologie zu Villefranche s. M. machte: in der Centralkapsel, die ich durch leichtes Klopfen auf das Deckglas freilegen konnte, befand sich eine beträchtliche Ansammlung von Phaeodellen, die sich weder in der Farbe noch in der Größe von den andern, extracapsulär gelegenen unterschieden.

Centralkapsel.

Die Centralkapsel der Castanelliden ist meist ellipsoidisch. Ihre Lage in der Schale ist derart, daß ihr kürzerer Durchmesser in die Hauptachse fällt, eine Richtung, die durch den Mittelpunkt der Schale und den Schalenmund gegeben ist. Sie liegt etwas exzentrisch, in dem vom Schalenmund entfernten Teil des Schalenraumes. Ich halte für wahrscheinlich, daß die exzentrische Lage der Centralkapsel durch das Ansammeln des Phaeodiums bedingt wird. Hin und wieder finden sich auch rundliche und mehr zentral gelegene Kapseln.

Die Größe der Centralkapsel schwankt sehr, und dementsprechend füllt sie einen verschiedenen Teil des Schalenraumes aus.

Die Centralkapselwand besteht aus 2 Schichten, einer äußern, dickern *Ectocapsa* und einer innern, dünnern *Endocapsa*, wie es im allgemeinen für die Tripyleen gilt; diese liegen im Leben einander und dem intracapsularen Protoplasma dicht an. Durchsetzt wird die Wand von der Hauptöffnung und den beiden Nebenöffnungen.

Astropyle.

Die Hauptöffnung oder Astropyle der Centralkapsel bezeichnet den oralen Pol der Kapsel und liegt für gewöhnlich in der Hauptachse. Ihr Öffnungsdeckel (*Operculum*) ist nur leicht, manchmal kaum bemerkbar von der übrigen Kapselwand abgesetzt, sehr flach und wenig über die Rundung der Centralkapsel vorgewölbt (Taf. 18, Fig. 1). E. HAECKEL (1887, p. 1680) beschreibt, daß er von einer zentralen, in die Proboscis verlängerten Öffnung durchbohrt ist. Dieses Verhalten habe ich nie deutlich beobachten können. Hingegen fand ich vor allem bei *Castanidium variabile*, aber auch bei andern Formen, daß der Öffnungsdeckel eine kleine Anzahl feiner, in Röhren ausgezogener Öff-

nungen besitzt (Taf. 18, Fig. 1); als Höchstzahl sah ich auf einem Schnitt 5 derartige Gebilde. Hin und wieder waren die gleich zu besprechenden, unter dem Öffnungsdeckel befindlichen Lamellen in Gruppen den einzelnen Röhrechen zugeordnet. Diese Beschaffenheit der Astropyle leitet über einerseits zu den Verhältnissen bei *Planktonetta*, *Nationalletta* und *Globicella* (BORGERT, 1906, p. 141; 1907, p. 439—440), bei denen eine eigentliche Astropyle fehlt und statt ihrer auf einem beschränkten Teil der Centralkapsel eine Anzahl kleiner, nach Astropylen-Art gebauter Öffnungen sich befindet, andererseits zu den mit 2 Astropylen versehenen Challengeriden (V. HÄCKER, 1905, p. 267—268).

Unter dem Öffnungsdeckel finden sich im intracapsularen Protoplasma die früher als Streifung des Operculums oder als Protoplasmafibrillen gedeuteten, von KARAWAIEW (1895, p. 287—288) bei *Aulacantha* als radiär gestellte Lamellen erkannten Gebilde.

Entsprechend der geringen Vorwölbung des Operculums bei *Castanidium* ragen die Lamellen nur wenig in das intracapsulare Protoplasma hinein und erscheinen bei einem Schnitte parallel zur Hauptachse auf den Kern zu durch eine leicht konvex gekrümmte Linie begrenzt (Taf. 18, Fig. 1). Oft konnte ich deutlich die Zusammensetzung jeder einzelnen Lamelle aus 2 dicht nebeneinander liegenden, dünnen Blättern erkennen, so wie es KARAWAIEW für *Aulacantha* beschreibt. Jede Doppellamelle ist von der benachbarten durch eine dünne Schicht Protoplasma getrennt.

Bei der Fortpflanzung der Castanelliden durch Zweiteilung findet keine Neubildung der Hauptöffnung statt, vielmehr wird die Hauptöffnung mit geteilt, und ihre Hälften rekonstruieren sich bei den Tochterindividuen zu vollständigen Astropylen (s. S. 270).

Parapylen.

E. HÄECKEL gelang es nicht, die Nebenöffnungen oder Parapylen der Centralkapsel bei den Castanelliden aufzufinden (1887, p. 1680); sie wurden von BORGERT (1890, p. 667—671) bei *Castanidium variabile* nachgewiesen und zum erstenmal bei den Tripyleen überhaupt auf Schnitten untersucht. Auch V. HÄCKER (1906, p. 53; 1908, p. 150) bestätigt ihr Vorhandensein. So stellen sich denn auch in dieser Beziehung die Castanelliden als echte Tripyleen dar.

Aus welchen Teilen der Centralkapsel die einzelnen Stücke dieser merkwürdigen Zellorgane hervorgehen, wurde durch BORGERT'S

Untersuchung ihrer Entwicklung bei *Aulacantha* aufgeklärt. Weil ich hierüber bei den Castanelliden nichts ausfindig machen konnte und es zur Vereinfachung der Darstellung beiträgt, will ich das Wichtigste aus der Entwicklung der Parapylen — nach BORGERT's trefflicher Arbeit — der Betrachtung des Baues der fertigen Gebilde vorausschicken; denn die weite Verbreitung der Nebenöffnungen bei den Tripyleen und ihre Übereinstimmung im Bau bei *Aulacantha* und *Castanidium* berechtigt zu der Annahme, daß es sich wohl überall im wesentlichen um die gleichen Entwicklungsvorgänge handeln wird.

Bei der Fortpflanzung von *Aulacantha* durch mitotische Teilung (BORGERT, 1900, p. 252—256) tritt die erste Anlage der Nebenöffnungen schon zu der Zeit auf, da der Kern sich zur Bildung der Äquatorialplatte vorbereitet. Die junge Parapyle erscheint in den ersten Stadien als ein winziges, etwa hutförmiges Körperchen, der spätere Bulbus, das dicht unter der Centralkapselwand oder in einiger Entfernung von derselben in das Endoplasma eingelagert, also wohl ein Produkt desselben ist. Bald nach seiner Entstehung rückt es fest an die Centralkapselmembran heran, entfernt sich dann wieder von ihr, bleibt aber mit ihr im Zusammenhang durch eine ringförmig ausgebildete Membran, die von seinem Rande ausgeht. In dem von dieser Membran begrenzten, kreisförmigen Bezirk verdünnt sich die Centralkapselwand, so daß es zu ihrem Durchbruch kommt. Die so entstandene Öffnung erweitert sich, der Rand verdickt sich wallförmig und bildet so den Öffnungshals (Collare), der demnach aus der Centralkapselmembran und zwar aus der Ectocapsa hervorgeht. Unterdessen ist der Bulbus größer und kuglig geworden. In seinem Innern tritt ein kegelförmiges Gebilde, der Öffnungskegel, auf, welcher sich vergrößert und auch dadurch, daß der Bulbus dicht an die Centralkapselwand herantritt, über die Oberfläche der Centralkapsel hervorragt. Damit ist im wesentlichen die Bildung der Parapyle abgeschlossen.

Nach BORGERT's (1890, p. 667—671) Untersuchungen bei *Castanidium variabile* und meinen Befunden bei dieser Art und bei *Castanidium moseleyi* ist der Bulbus der Nebenöffnungen ein mehr als halbkugliges Gebilde, welches in das Endoplasma so eingebettet ist, daß die gekrümmte Seite dem Kern zugewandt liegt. Der Radius der Kugel beträgt bei *Castanidium variabile* 0,005—0,006 mm, bei *C. moseleyi* 0,006—0,008 mm, bei manchen andern Castanelliden-Arten noch etwas mehr.

Das Protoplasma in der Umgebung des Bulbus ist frei von größern Vacuolen und von feinen Fibrillen durchzogen, die radienartig nach dem Bulbus zusammenstrahlen. Meist sind diese Fibrillen nur schwer zu erkennen und erwecken mehr den Eindruck eines ganz zarten, streifigen Gefüges des Protoplasmas. In einigen meiner Präparate aber heben sie sich durch ihre dunkelblaue Eisenhämatoxylin-Färbung scharf als besondere Bildungen von der Umgebung ab und lassen sich weit ins Endoplasma hinein verfolgen. Unmittelbar um den Bulbus bildet das Protoplasma einen hellern Hof. Welcher Natur diese Fibrillen sind, ob es sich etwa um kontraktile Fäserchen handelt, lasse ich dahingestellt. Hier müssen experimentelle Untersuchungen am lebenden Objekt einsetzen.

Der Bulbus ist von einer dünnen Membran umgeben, die sich stärker färbt als die Umgebung. Diese besitzt nach BORGERT bei *C. variabile* eine zarte Forderung, die durch zahlreiche runde Öffnungen von nahezu gleicher Größe bedingt erscheint; ihr Durchmesser betrug 0,0013—0,0025 mm, in vereinzelt Fällen sogar 0,0038 mm. Diese zahlreichen Öffnungen konnte ich bei *C. moseleyi* nicht erkennen, wohl aber einige wenige hellere Flecke auf der Bulbusmembran; die größten von ihnen betragen etwa 0,002 mm. Hin und wieder beobachtete ich, daß kleinere helle Fleckchen in einer Reihe an der Grenze von Bulbus und Öffnungskegel angeordnet waren. Da nun BORGERT fand, daß einzelne der erwähnten Poren schon bei relativ schwacher Vergrößerung als Flecken auf der Bulbusmembran erkennbar sind gegenüber den andern, nur durch schwache Umrisse angedeuteten, ist die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, daß auch bei *C. moseleyi* der Bulbus von zahlreichen Öffnungen durchlöchert ist. In der Mitte der Poren beobachtete BORGERT einige stark lichtbrechende Punkte, die den Eintritt ebenso vieler Fibrillen in den Bulbus anzudeuten schienen.

Der Inhalt des Bulbus besteht aus homogenem Protoplasma. Bisweilen fand ich in diesem ein stärker lichtbrechendes, rundliches, wohlbegrenztes Körperchen.

Der Öffnungskegel stellt bei *Castanidium* ein stumpfkegliges Gebilde dar, das mit seinem größern Grundkreis dem Bulbus aufsitzt, nach der Spitze zu sich schnell verjüngt und röhrenartig endigt. Seine Länge beträgt bei *C. moseleyi* 0,006 mm. Die Spitze besitzt eine kleine kreisförmige Öffnung. Manchmal war aus dieser Protoplasma als wurstförmiges Gebilde ausgetreten, das gegenüber dem Endoplasma einen auffällig homogenen Bau zeigt.

Der Inhalt des Öffnungskegels zeigt eine feine Längsstreifung von der Basis zur Spitze hin, die durch zahlreiche zarte, peripher angeordnete Fibrillen hervorgerufen wird. Sie schwärzen sich so stark mit Eisenhämatoxylin, daß bei kräftiger Färbung der ganze Öffnungskegel dunkel erscheint.

Der Öffnungshals wird von BORGERT (1890, Textfig. B, p. 670 u. tab. 23, fig. 13) als ein dünnwandiges trichterförmiges Gebilde dargestellt, das an der Stelle aufsitzt, wo Bulbus und Öffnungskegel ineinander übergehen, und fast die Höhe des Öffnungskegels erreicht. Nach seinen Untersuchungen bei *Aulacantha* aber vermutete BORGERT (1900, p. 255), daß bei *Castanidium* ähnliche Verhältnisse vorlägen wie bei dieser Form. Diese Vermutung kann ich nach meinen Präparaten durchaus bestätigen: in der Umgebung der Nebenöffnung verdickt sich die Ectocapsa allmählich und bildet wie bei *Aulacantha* unmittelbar um den Öffnungskegel herum eine, von oben gesehen, kreisrunde Umwallung, den Öffnungshals. Manchmal gewinnt man den Eindruck, als ob die Ectocapsa im Umkreis des Öffnungshalses sich in 2 Schichten spalte.

Ich sehe davon ab, die Verhältnisse der Parapylen an Abbildungen zu erläutern, verweise vielmehr auf BORGERT'S (1900, p. 211 und p. 253—254) Figuren von *Aulacantha*, da die Nebenöffnungen von *Castanidium* in allem Wesentlichen mit denjenigen dieser Form übereinstimmen.

Intracapsulares Protoplasma.

Das intracapsulare Protoplasma oder Endoplasma erscheint bei schwacher Vergrößerung gekörnelt, bei starker feinwabig. Es ist von zahlreichen Vacuolen und einem Netz feiner, kanalartiger Spalträume durchsetzt.

Bei *Castanidium variabile* konnte BORGERT (1890, p. 668—669) in einzelnen Fällen an der ganzen Oberfläche des intracapsularen Plasmas eine fibrilläre Rindenschicht unterscheiden.

Die Vacuolen sind rundlich; ihr Durchmesser beträgt im Mittel etwa 0,01 mm. Sie sind ziemlich gleichmäßig im Protoplasma verteilt, fehlen aber meist in einer schmalen, den Kern umgebenden Zone, ferner in der Rindenschicht des intracapsularen Protoplasmas dicht unter der Centralkapselwand und in der Umgebung der Centralkapselöffnungen, wo, wie schon auseinandergesetzt (vgl. S. 253), das Plasma besondere Eigentümlichkeiten im Bau aufweist. Die vacuolenfreien Bezirke in der Umgebung der Hauptöffnung und der

Parapylen sind oft so ausgedehnt, daß sie die vacuolenfreie Schicht um den Kern erreichen. Die Menge der Vacuolen wechselt bei verschiedenen Individuen sehr.

Meist waren die Vacuolen leer; nur hier und da beobachtete ich dunkle Körnchen in ihrer Mitte oder homogene, leicht mit Eisenhämatoxylin sich färbende Massen, welche die Vacuolen ganz erfüllten.

Sehr eigentümliche Einschlüsse des Endoplasmas fand ich bei 2 Individuen von *Castanidium variabile*: regelmäßig durch das ganze Endoplasma zerstreut, liegen in Vacuolen einzeln oder zu zweien, umgeben von einer geringen Menge gerinselartiger Masse, rundliche bis längliche Gebilde aus sehr feinkörnigem Protoplasma, deren größter Durchmesser etwa 0,004 mm beträgt (Taf. 20, Fig. 21). Bei starker Vergrößerung (Taf. 20, Fig. 23) erkennt man in ihrem Innern 2 winzige, mit Eisenhämatoxylin außerordentlich scharf sich färbende rundliche Körperchen, die wohl nicht anders als Kerne gedeutet werden können. Diese Kerne liegen häufig an einem Ende des Gebildes ganz dicht beieinander, sind offenbar durch Teilung aus einem entstanden und lassen keine feinere Struktur erkennen, abgesehen von einigen etwas größern, die wie in Durchschnürung begriffen aussehen und einen Zerfall in kleinere Bruchstücke (Chromosomen?) zeigen; in einem Exemplar fanden sich neben den zweikernigen auch einkernige Gebilde.

Das Endoplasma ist von feinen, intensiv geschwärzten Körnchen durchsetzt; die Vacuolen zeigen Neigung miteinander zu verschmelzen (Taf. 20, Fig. 23).

Die Beschaffenheit der Kerne der beiden Tiere, an denen ich diese Verhältnisse im Endoplasma beobachtete, ist ganz verschieden und durchaus abweichend von der normalen Kernstruktur, die später auseinandergesetzt werden soll. In dem einen Falle (Fig. 21) hat der Kern die normale Größe; sein Chromatin besteht aus sehr kleinen, runden Bröckchen, die in Haufen zusammenliegen, zum Teil in feinen gewundenen Strängen angeordnet sind und zu dünnen Fäden miteinander verschmelzen; die Kernmembran ist gut erkennbar. Die gröbere Verteilung der chromatischen Massen ist aus Fig. 21, Taf. 20 zu ersehen. In dem andern Falle ist der Kern — Fig. 22, Taf. 20 stellt ihn in der gleichen Vergrößerung wie Fig. 21 dar — außerordentlich klein, hat offenbar an Größe abgenommen und liegt dadurch in einer Höhlung des Endoplasmas, die er nicht zur Hälfte

füllt. Sein Chromatin hat sich nach der Mitte zusammengezogen und besteht aus größern Massen, die zum Teil Stränge bilden.

Es handelt sich bei den beschriebenen Einschlüssen wohl um parasitäre Protisten, die eine Kerndegeneration des befallenen Tieres herbeiführen. Daß dieser Zustand mit der Sporenbildung der Castanelliden zusammenhängt, etwa so, daß die winzigen Kerne der Einschlüsse aus dem großen Kern des Individuums stammen, halte ich für ausgeschlossen; denn einmal ist die Kernmembran gut erhalten, dann zeigen, wie schon erwähnt, die Kerne ein so verschiedenes Aussehen, wie es bei einem normalen und daher immer gleich verlaufenden Vorgang schwer verständlich ist. Endlich sind die Kerne der später zu beschreibenden Sporenbällen wesentlich größer und zahlreicher, und es ist nicht gut anzunehmen, daß die Kerne der Einschlüsse nach einem etwaigen Durchlaufen vieler Teilungen schließlich noch bedeutend an Größe zunehmen sollten. Eigentümlich ist allerdings die sehr regelmäßige Verteilung dieser Gebilde im Endoplasma, die gegen die Annahme von Parasiten sprechen könnte.

Die eigentümlichen „bläschenförmigen Einschlüsse“ der Vacuolen des Endoplasmas, die bisweilen auf gewissen Stadien der mitotischen Teilung bei *Aulacantha* auftreten (KARAWALEW, 1895, p. 295; BORGERT, 1900, p. 200–221), konnte ich nicht mit Bestimmtheit nachweisen. BORGERT beschreibt sie als Bläschen, die ein um einen Schatten dunkleres, kernartiges Gebilde umschließen, bald vereinzelt, bald zu mehreren in einer gemeinschaftlichen Hülle in den Vacuolen des Endoplasmas liegen; er nimmt an, daß die Bläschen in den Vacuolen des Endoplasmas entstehen und später durch die Hauptöffnung austreten, da sie sich unter der Astropyle ansammeln (1900, p. 249). BORGERT beobachtete solche Bläschen zwischen den Lamellen der Astropyle, KARAWALEW im extracapsularen Protoplasma.

Auf die von mir beobachteten, bläschenförmigen Einschlüsse paßt BORGERT'S Beschreibung nur zum Teil; denn die kernartigen Einschlüsse der Bläschen färbten sich im Gegensatz zu BORGERT'S Erfahrungen sehr stark mit Eisenhämatoxylin und machen durchaus den Eindruck von Chromatin (Taf. 20, Fig. 20). Auch fand ich die Bläschen nur selten und nie in so bedeutender Menge, wie sie unter Umständen bei *Aulacantha* auftreten und zu einer Deformation des Kernes führen. Alles dies macht wahrscheinlich, daß es sich hier doch wohl um andere Gebilde, ich möchte annehmen, Parasiten handelt; hierfür spricht auch, daß ich mehrmals bei einer

Ausammlung solcher Bläschen ein ringförmiges Gebilde fand (Taf. 20, Fig. 20). Oft lagen die Bläschen in unmittelbarer Nähe des Kernes.

Das Rohrnetz feiner Kanäle findet sich oft vor allem in den peripheren Teilen des Endoplasmas und ist dementsprechend am besten auf oberflächlich-tangentialen Schnitten zu erkennen. Es handelt sich um ziemlich scharf begrenzte, leicht gekrümmte, röhrenartige Hohlräume im Protoplasma, deren Durchmesser im Mittel etwa 0,004 mm beträgt. Sie stehen zumeist durch Verästelungen miteinander in Verbindung. Im Leben scheinen sie mit Flüssigkeit erfüllt zu sein; wenigstens beobachtete ich in einigen ein feines Gerinnsel. Einen Zusammenhang der Kanäle mit den Vacuolen sah ich nie. Wahrscheinlich sind diese Gebilde homolog mit den von KARAWALEW (1895, p. 289) bei *Aulacantha* beschriebenen dünnen, geschlängelten Kanälen und den von V. HÄCKER (1905, p. 268) bei Challengeriden beobachteten, eigentümlichen Spalten des Endoplasmas. Diese Gebilde sind bei den einzelnen Tieren nicht immer gleich gut zu erkennen; ihre Deutlichkeit hängt nach BORGERT (1900, p. 212) bei *Aulacantha* von der Art der Fixierung ab. Aber es bestehen bei Castanelliden auch offenbar bedeutende Unterschiede in der Menge dieser Kanäle je nach den Individuen.

Der Besprechung der einzelnen mir vorliegenden Kernzustände schicke ich voraus, daß bei den Castanelliden Zweiteilung auf mitotischem und amitotischem Wege und Sporenbildung vorkommt, daß ferner alle 3 Fortpflanzungsarten auf gewissen von mir beobachteten Stadien eine überaus große Ähnlichkeit mit den entsprechenden bei *Aulacantha* aufweisen. Daher gelang es mir dank A. BORGERT'S Untersuchungen über die Fortpflanzung von *Aulacantha* trotz der mir vorliegenden lückenhaften Stadien die Fortpflanzungsverhältnisse bei den Castanelliden im allgemeinen aufzuklären.

Die weitgehende Übereinstimmung in den Fortpflanzungsverhältnissen der Aulacanthiden und Castanelliden macht es wahrscheinlich, daß diese Vorgänge unter den Tripyleen eine größere, vielleicht durchgängige Verbreitung besitzen und daß manche, scheinbar unwesentliche Einzelheiten im Verhalten des Kernes von allgemeinerer Bedeutung sind.

Ruhender Kern.

Der Kern der Castanelliden hat ellipsoidische oder kuglige Form; meist liegt er nicht in der Mitte der Centralkapsel, sondern mehr im aboralen, von der Astropyle entfernten Teil und zwar bei ellipsoidischen Kernen so orientiert, daß sein größter Durchmesser in die Verbindungslinie der Parapylen fällt. Er nimmt bis zur Hälfte oder zu zwei Dritteln vom Raum der Centralkapsel ein und besitzt somit eine beträchtliche Größe, wie ja überhaupt die „Binnenbläschen“ der Radiolarien zu den größten bekannten Kernen zählen und ein schönes Beispiel für Kernplasmarelation bieten, indem die Größe des Kernes der bedeutenden Gesamtgröße dieser Einzelligen entspricht.

Das Aussehen des ruhenden Kernes ist ziemlich verschieden, indem die Menge und das Verhalten des Chromatins sehr wechselt; eine bestimmte, stets wiederkehrende Verteilung der chromatischen Massen, etwa wie die radiäre Anordnung von Strängen um eine zentrale Ansammlung bei *Aulacantha* (KARAWAIEW, 1895, p. 294; BORGERT, 1900, p. 214), fehlt.

Diese Unterschiede im Aussehen des ruhenden Kernes sind wohl zum Teil darin begründet, daß bei diesen riesigen Kernen Verschiedenheiten des Chromatins leichter zu beobachten sind als an kleinen Kernen, daß ferner bei den Protozoen die verschiedenartigen Leistungen des Kernes, seine vegetative und germinative Funktion, einen deutlicheren morphologischen Ausdruck finden (Macro- und Micronucleus, vegetativer und Geschlechtskern, „Kerndrüse“ HÄCKER's) als in den spezifisch ausgebildeten Geweben der Metazoen. So dürften denn gewisse körperliche Zustände, seien sie nun normaler oder krankhafter Art, in dem großen Kern der Radiolarien deutlicher sich widerspiegeln als in kleinern Kernen, bei denen Veränderungen weniger auffälliger Art als etwa die der Mitose sich leicht der Beobachtung entziehen.

Was sich allgemein über den Bau des ruhenden Castanellidenkernes (Taf. 18, Fig. 2) sagen läßt, ist etwa folgendes: Das Chromatin besteht aus kleinen Bröckchen, die bei Eisenhämatoxylin-Färbung mehr durchscheinend und glatt, bei Tinktion mit Thionin dichter und zackiger erscheinen und eine Neigung zeigen, Stränge zu bilden. Diese Chromatinkörnchen sind bald regelmäßig durch den Kern zerstreut, bald (Fig. 2) mehr in einzelnen Nestern in das Kerngrundplasma oder Linin eingetragen, wobei ihre Menge und

damit die Dichte des Kernes außerordentlich wechselt. Sehr instruktive Bilder über die Menge und Verteilung des Chromatins erhielt ich bei Doppelfärbung des Kernes mit Thionin und Säurefuchsin: das Chromatin ist in solchen Präparaten blau gefärbt, das Kerngrundplasma rot. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß in diesem Kerngrundplasma auch noch Chromatin (Oxychromatin) steckt; denn mit Hämatoxylin gefärbte Kerne erscheinen durchweg chromatinreicher (vgl. über die doppelte Chromatophilie des Kernes M. HEIDENHAIN, 1907, p. 144—154).

Das Kerngrundplasma oder Linin, „der unmittelbare Träger aller Gestaltungen im ruhenden Kern sowie auch der spezifischen Form der Chromosomen“ (HEIDENHAIN), zeigt einen feinwabigen Bau; es erfüllt bei gut erhaltenen Kernen den zwischen dem Chromatin befindlichen Raum vollkommen (z. B. Taf. 18, Fig. 4), so daß dieses in ihm suspendiert erscheint. Häufig aber hängt es, durch Schrumpfung zerfetzt, an den chromatischen Teilen (z. B. Taf. 18, Fig. 4).

Außer diesen beiden Substanzen finden sich im Castanelliden-Kern die von BORGERT (1900, p. 215 u. 217) bei *Aulacantha* beobachteten „Paranucleinkörnchen“, ziemlich gleich große Kügelchen, welche in rundlichen, strangartigen oder unregelmäßigen Haufen zusammenliegen, die meist gleichmäßig im ganzen Kern verteilt sind (Taf. 18, Fig. 6, 7, 9; Taf. 20, Fig. 19). Selten sind die Paranucleinkörnchen vereinzelt durch den Kern zerstreut.

Auch HÄCKER (1908, p. 150) beobachtete regelmäßig diese Ansammlungen kleinster Kügelchen und ist geneigt, sie vorläufig als Fetträubchen zu deuten. Indessen kann es sich bei der Substanz dieser Gebilde nicht um Fett handeln; denn sie werden in osmiumhaltigen Gemischen nicht geschwärzt (s. u.) und überstehen die Behandlung mit Alkohol, Xylol, Benzol ohne ersichtliche Veränderung.

Schon BORGERT stellte bei *Aulacantha* fest, daß sich die Substanz dieser Kügelchen färberisch anders verhält als das Chromatin, und er deutete sie als Paranuclein: bei starker Differenzierung einer Eisenhämatoxylin-Färbung geben diese Gebilde den aufgespeicherten Farbstoff ab, ein Verhalten, das nicht eine Folge ihrer geringen Größe ist, da Chromatinkörnchen von gleichen Dimensionen vollkommen schwarz gefärbt bleiben; bei nachfolgender Behandlung mit Eosin nehmen sie einen roten Ton an. und in Präparaten, die mit osmiumsäurehaltigen Gemischen fixiert sind, werden sie stark lichtbrechend. Es gelang mir, diese Gebilde auch mit Säurefuchsin zu färben und zwar bei progressiver Tinktion mit stark verdünnten

Farben, ein Verfahren, bei dem chemische Beziehungen in höherem Grade für den Ausfall der Färbung maßgebend sind als beim Arbeiten mit konzentrierten Lösungen. Alsdann färbten sich die Paranucleinkörnchen allein rot, während bei der Benutzung starker Lösungen auch das Kerngrundplasma rot gefärbt wurde (s. o.).

Alle diese Reaktionen zeigen auch die „echten“ Nucleolen bei Metazoen, d. h. diejenigen, welche sich auch färberisch von Knoten des chromatischen Kerngerüsts unterscheiden lassen: sie sind oxyphil, färben sich also z. B. mit Säurefuchsin (M. HEIDENHAIN, 1907, p. 178), speichern Eosin und werden nach Behandlung mit Osmiumsäure lichtbrechend (O. HERTWIG, 1906, p. 32).

Auch in ihrem Verhalten bei der Mitose entsprechen die Paranucleinkörnchen durchaus den Nucleolen der Metazoen. Wie diese beim Beginn der Mitose verschwinden oder nur noch kurze Zeit im Cytoplasma als sog. Metanucleolen erhalten bleiben, bei der Neubildung der Tochterkerne wieder auftreten und dadurch eine enge Beziehung zum Wachstum des Chromatins dokumentieren — wie man sich dieses Verhalten auch im einzelnen denken mag (M. HEIDENHAIN, 1907, p. 196—199) — so sind auch die Paranucleinkörnchen auf spätern Stadien der Mitose nicht mehr nachzuweisen. Ihre große Menge steht in einem Abhängigkeitsverhältnis zu der bedeutenden Größe des Kernes in ähnlicher Weise, wie sich bisweilen überaus zahlreiche Nucleolen in den großen Keimbläschen mancher Metazoen (Eier der Amphibien) finden.

Hin und wieder beobachtete ich Haufen von Paranucleinkörnchen, deren einzelne Körnchen sehr verschiedene Größe besaßen; die Durchschnittsgröße wird nur selten überschritten; dagegen finden sich wesentlich kleinere Körnchen. Diese Gebilde dürften demnach als winzige Körnchen auftreten, die durch Wachstum eine Maximalgröße erreichen.

Zerfall- oder Auflösungserscheinungen an den Paranucleinkörnchen habe ich nicht beobachtet. Sehr häufig liegen die Paranucleinkörnchen um ein kleines Chromatinstück angehäuft, was wohl als der sinnfällige Ausdruck eines Ernährungs- oder Stoffaustauschvorganges betrachtet werden kann (Taf. 18, Fig. 7).

Berücksichtigt man alle vorhin aufgezählten Übereinstimmungen der Paranucleinkörnchen im färberischen und physiologischen Verhalten mit den Kernkörperchen der Metazoen, so muß man sie als Äquivalent der Nucleolen betrachten.

Mitotische Kernteilung.

Die mitotische Teilung des Kernes bei *Aulacantha* ist ganz besonders dadurch ausgezeichnet, daß es im Verlauf einer Teilung zu einer doppelten Spaltung der Chromosomen kommt. Die durch die erste, sehr frühzeitig angelegte Spaltung gebildeten Tochterchromosomen weichen schon im Knäuelstadium auseinander. Späterhin vollzieht sich auch an den Tochterchromosomen noch eine Spaltung; doch findet eine Verteilung der durch die Längsspaltung der Tochterchromosomen entstandenen Enkelchromosomen auf die Tochterkerne nicht statt: es werden nicht wie bei einer typischen Mitose die Spaltheilften jedes Chromosoms auf die beiden neu zu bildenden Kerne verteilt, sondern die beiden zusammengehörigen Spaltheilften gelangen in den gleichen Tochterkern (BORGERT, 1900). Ganz ähnliche Verhältnisse scheinen bei den Castanelliden vorzuliegen.

Ein Stadium der mitotischen Teilung, das der Tochterplatten, wurde bei Castanelliden schon von V. HÄCKER beobachtet; mir lag dieser Zustand nicht vor; daher werde ich HÄCKER's Befunde an der betreffenden Stelle einschalten.

Prophasen. In großer Zahl fand ich Kerne, in denen es zur Ausbildung von Chromosomen gekommen ist und die ihrem ganzen Verhalten nach den Prophasen einzurechnen sind; aber das Aussehen dieser Stadien ist so verschieden, daß es mir nicht gelungen ist, ihre Aufeinanderfolge in einwandfreier Weise festzustellen.

Die Veränderungen, welche die Mitose einleiten, bestehen in dem deutlicheren Hervortreten und dem Zunehmen der Chromatinstränge (Taf. 18, Fig. 3, 4). Schon bei anscheinend ruhenden Kernen beobachtete ich Chromatinstränge, die aus einer Doppelreihe kleiner, paarweise zugeordneter Körnchen bestehen, ein Zustand, der auf eine Erhaltung der Chromosomen im ruhenden Kern hindeutet, die ja von vielen Forschern aus theoretischen Gründen angenommen wird und für die auch mancherlei Beobachtungen sprechen (V. HÄCKER, 1907b, p. 10—15). Meist ist indessen das Aussehen der Chromatinstränge anders, vor allem in Kernen, in denen sie reichlich vorhanden sind: sie bestehen aus zahlreichen Chromatinstückchen, die so angeordnet sind, daß ihr größter Durchmesser senkrecht zur Verlaufsrichtung des Fadens steht (Taf. 18, Fig. 4 u. 5). So kommen Bilder zustande, die sehr an die von J. RÜCKERT

(1892, fig. p. 121) im Ovarialei der Selachier beobachteten lampenbürstenartigen Chromosomen erinnern.

Die Länge dieser Chromatinfäden ist ganz außerordentlich, selbst wenn man die bedeutende Größe des Kernes in Betracht zieht. In Kernen, die nur wenige Fäden aufweisen, sind sie weniger gekrümmt als in solchen mit fortgeschrittener Fadenbildung. Häufig ist das Kerngrundplasma um die Fäden zusammengeschrumpft, so daß sie vor allem bei schwächerer Vergrößerung dicker erscheinen als sie in Wirklichkeit sind (Taf. 18, Fig. 4). Sind außer den Fäden noch reichlich Chromatinbröckchen vorhanden, die nicht in die Strangbildung aufgegangen sind, so zeichnen sich diese gegenüber den Strängen durch eine schwächere Färbbarkeit mit Chromatinfarbstoffen aus.

Die Zahl der Fäden ist sicherlich geringer als die der Chromosomen etwa im Knäuelstadium oder in der Äquatorialplatte; ihre Schätzung scheidet an dem gewundenen Verlauf der Stränge, ihrer großen Menge und der bedeutenden Größe des Kernes, die eine Kombination aus zahlreichen Schnitten verlangen würde, bei der nicht festzustellen ist, was ganze Stränge, was abgeschnittene Fadenenden sind.

Verbindungsglieder zwischen diesem Stadium und den nun zu beschreibenden Kernzuständen finden sich unter meinem Material nicht vor. In einer großen Anzahl von Kernen beobachtete ich ganz vereinzelt Chromosomen, zwischen denen reichlich andere Chromatinmassen liegen (Taf. 18, Fig. 6, 7). Die Dichte dieser Kerne und dementsprechend der Eindruck, den sie bei schwächern Vergrößerungen gewähren, schwankt ebenso wie beim ruhenden Kern und dürfte vielleicht auf eine wechselnde Imbibition des Kerngrundplasmas mit Wasser zurückzuführen sein. Die Chromosomen sind von sehr verschiedener Länge, aber immer bedeutend viel kleiner als die vorhin geschilderten Chromatinstränge und gewöhnlich leicht gekrümmt. Die meisten sind längsgespalten: in dieser Längsspaltung möchte ich das Analogon zur ersten Längsspaltung der Chromosomen bei *Aulacantha* sehen. Die Spalthälften verlaufen im allgemeinen parallel zueinander; es finden sich aber auch Chromatinfäden, die zu zweien ineinander geschlungen sind und sich überkreuzen (Taf. 18, Fig. 7).

Schon V. HÄCKER (1907a, p. 75; 1907b, p. 106) beobachtete überkreuzte Chromosomen bei andern Tripyleen und wies hin auf ihre Ähnlichkeit mit den paarweise zusammengelegten Chromosomen, wie sie in den Reifungsteilungen der Keimzellen der Metazoen, vor allem

im Synapsisstadium, auftreten. Die mitotische Teilung bei *Aulacantha* und bei *Castanidium* zeigt überhaupt, wie schon BORGERT (1900, p. 248) hervorhob, eine auffällige Ähnlichkeit mit den Reifungsteilungen bei Vielzelligen, so vor allem durch die beiden, rasch aufeinander folgenden Längsspaltungen der Chromosomen. Da es nun bei *Aulacantha* zur Bildung von Micro- und Macrosporen kommt und demnach eine Kernverschmelzung der Schwärmer wahrscheinlich ist, so würden unter diesem Gesichtspunkte die überkreuzten Chromosomen und die andern Eigentümlichkeiten der Mitose verständlicher werden. So sei es denn einstweilen dahingestellt, ob es sich bei den ineinander geschlungenen Chromosomen um eine Syndesis, eine Chromosomenpaarung väterlicher und mütterlicher Elemente, handelt oder um eine verfrüht angelegte Spaltung, wie HÄCKER (1907b, p. 106 u. 108; 1908, p. 151) annimmt.

Oft konnte ich beobachten, daß jede Spaltheilung eines Chromosoms aus hintereinander gelegenen Kügelchen, den „FITZNER'schen Körnern“ oder Iden (WEISMANN) besteht (Taf. 18, Fig. 7), die durch eine minder färbbare Masse (Linin) miteinander verbunden sind, wie es auch KARAWAIEW (1895, p. 298) und BORGERT (1900, p. 217—218) für *Aulacantha* beschreiben. Ich habe nicht den Eindruck gewinnen können, daß die hellern Abschnitte zwischen den Kügelchen Vacuolen im Chromosom sind, wie es V. HÄCKER (1907b, p. 35) bei *Challengeria naresi* fand. Die Chromatinkügelchen sind derart angeordnet, daß die der beiden Spaltheilungen paarweise nebeneinander liegen.

Sehr auffällig ist es, daß die Chromosomen so vereinzelt in dem zuletzt geschilderten Kernzustand (Taf. 18, Fig. 6, 7) sind; das erschwert den Anschluß an die übrigen mir vorliegenden Stadien; denn es ist nicht gut anzunehmen, daß bei einem etwaigen Zerfall der „lampenbürstenartigen“ Chromatinstränge eine Anzahl der Teilstücke die Chromosomen liefert, die andern zu formlosen Chromatinstückchen werden.

Die zwischen den Chromosomen liegenden, in der Überzahl vorhandenen Chromatinbröckchen sind meist vacuolisiert und bald mehr rundlich, schollenartig, bald mehr eckig begrenzt (Taf. 18, Fig. 6, 7). Verschiedentlich sah ich in den Vacuolen der Chromatinbröckchen stark lichtbrechende, krystallähnliche Gebilde (Taf. 18, Fig. 6). Es dürften wohl Eiweißkrystalle sein, die sich aus der Flüssigkeit der Vacuolen abgeschieden haben. Der Versuch, die Substanz dieser Krystalle färberisch als Protein zu bestimmen, gab kein deutliches Ergebnis. Während im Pflanzenreiche Eiweißkrystalle eine bekannte

Erscheinung sind (STRASBURGER, 1908, p. 65—66), hat man sie im Tierreiche innerhalb der Kerne oder gar des Chromatins nur selten beobachtet (LIST, 1897).

Auch HÄCKER (1908, p. 150) sah bei Castanelliden den von mir beschriebenen Kernzuständen ähnliche: der ganze Kernraum war auf Schnitten nahezu gleichmäßig von dunkel färbbaren Fäden erfüllt, welche in einigen Kernen mehr den Eindruck von kürzern Stäbchen oder Schleifen machten, in andern Fällen, wenigstens in der Mehrzahl, Teilstücke von längern Strängen darstellten; im ersten Falle ließ sich in der Längsachse der Fäden eine hellere Linie beobachten, welche HÄCKER mit Recht als erste Andeutung einer Längsspaltung betrachtet. Ausgesprochene Doppelfäden oder -stäbchen mit umeinander gedrehten Spalthälften dagegen fand HÄCKER nicht bei Castanelliden. Aber auch er beobachtete die zwischen den Stäbchen gelegenen vacuolisierten Schollen.

Von typischen Knäuelstadien, bei denen das gesamte Chromatin in die Bildung der Chromosomen aufgegangen ist, liegen mir nur wenige vor. In einem solchen Falle erscheint der Kern bei schwacher Vergrößerung grob gekörnelt; bei starker (Taf. 18, Fig. 8) erkennt man, daß dieser Eindruck durch überaus zahlreiche, dicht ineinander geschlungene Chromosomen zustande kommt (die Figur gibt eine besonders lockere Stelle wieder). Die Chromosomen sind von beträchtlicher Länge und stark gekrümmt; eine Längsspaltung ist nicht zu beobachten. Nach der Mitte des Kernes zu sind die Chromosomen weniger deutlich.

In einem andern von mir beobachteten Knäuelstadium (Taf. 18, Fig. 9) sind die Chromosomen, welche den ganzen Kern gleichmäßig erfüllen, wesentlich dicker. Ich möchte glauben, daß es ein späteres Knäuelstadium ist; denn hin und wieder sah ich in diesem Präparat Chromosomen von gleicher Länge und Form paarweise einander zugeordnet; es könnte sich hier um ehemals zusammengehörige Spalthälften handeln, derart, daß die erste, in den „Doppelchromosomen“ (S. 262) frühzeitig angelegte Spaltung sich bereits vollzogen hat. Ist diese Annahme richtig, dann würde dieser Zustand dem „2. Knäuelstadium“ von *Aulacantha* entsprechen (BORGERT, 1900, p. 222); allerdings strecken sich hier die Chromosomen in die Länge und werden dünner.

Noch ein weiteres Knäuelstadium (Taf. 19, Fig. 14) beobachtete ich bei den Kernen einer zweikernigen Kapsel. Ich komme später nochmals darauf zurück (S. 271); die Ausbildung der Chromosomen

entspricht im wesentlichen dem zuletzt beschriebenen Zustand. Die Verklebung eines Teiles der Chromosomen zu dichtern, ziemlich regelmäßig im Kern verteilten Massen ist eine Folge unzureichender Fixierung.

Meist sind in den beschriebenen Prophasen die Paranucleinkörnchen aufzufinden, doch fehlen sie auch hin und wieder vollständig.

Stadien zwischen dem zuletzt beschriebenen Knäuelstadium und der Äquatorialplatte liegen mir nicht vor. Indessen ist es sehr wahrscheinlich, daß der Kern bei seiner Umformung zur Äquatorialplatte eine ähnliche Abflachung erfährt wie der Kern von *Aulacantha*; denn die Äquatorialplatte selbst ähnelt überaus der von *Aulacantha*. Bei den vorhin geschilderten Prophasen ist die Form des Kernes die gleiche wie im Ruhezustand, ellipsoidisch oder kuglig.

Kernplattenstadium. An einem Exemplar von *Castanidium moseleyi* fand ich 2 Centralkapseln, deren Kerne beide sich im Äquatorialplattenstadium befinden (über den Synchronismus der Teilungen s. unten). Die Kernplatte (Taf. 18, Fig. 10) ist eine gleichmäßig dicke, rundliche Scheibe, die vom oralen zum aboralen Pol der Centralkapsel verläuft und mit ihrem Rande sehr nahe an die Wand der Centralkapsel herantritt. Sie hat eine geringe, im Querschnitt „S“förmige Verbiegung, wie sie auch der Äquatorialplatte von *Aulacantha* (BORGERT, 1900, p. 226) auf frühern Stadien eigentümlich ist.

Die Kernplatte besteht (Taf. 18, Fig. 10) aus überaus vielen Chromosomen. Diese sind von verschiedener Länge, gerade oder nur leicht gekrümmt, größtenteils untereinander parallel und senkrecht zur Ebene der Kernplatte gerichtet. Vereinzelt Chromosomen ragen nach beiden Seiten weiter über die Masse der übrigen hervor. Nach der Mitte der Kernplatte zu sind die Chromosomen mehr ineinander geschlungen und miteinander verklebt; auch liegt hier eine Menge Chromatinbröckchen. Die „Paranucleinkörnchen“ sind nicht mehr aufzufinden.

Bei starker Vergrößerung erkennt man, daß die Chromosomen bandförmig abgeplattet und senkrecht zur Ebene der Abflachung längsgespalten sind (Taf. 19, Fig. 11); oft ist allerdings die Spaltung wenig deutlich, und häufig auch sind die Enden der Spalthälften miteinander verklebt infolge mangelhafter Fixierung. Hier liegt sehr wahrscheinlich wie bei *Aulacantha* (BORGERT, 1900, p. 221—222) eine zweite Längsspaltung der Chromosomen vor, eine Teilung

der Tochterchromosomen der frühern Stadien; denn die Dicke einer Spalthälfte eines Chromosoms der Äquatorialplatte ist wesentlich geringer als die einer Spalthälfte im Knäuelstadium. Eine Zusammensetzung der Chromosomen aus kleinern Einheiten ist auf dem Kernplattenstadium nicht zu erkennen.

Die ganze Kernplatte liegt in einer Schicht hellern, vacuolenfreien Protoplasmas, die etwa die doppelte Breite der Kernplatte hat und gegen das übrige intracapsulare Protoplasma ziemlich gut abgegrenzt ist (Taf. 18, Fig. 10). In dieser Grenzzone liegen runde, vom Eisenhämatoxylin tief geschwärzte Kügelchen von verschiedener Größe, die etwas an die Paranucleinkörnchen erinnern. Sie sind auch bei *Aulacantha* vorhanden und übernehmen nach BORGERT (1900, p. 247) vielleicht die Rolle der Centrosomen. Die erwähnte helle Protoplasmaschicht ist fein gekörnelt und von sehr dünnen, nur bei starker Vergrößerung erkennbaren Fasern durchzogen; sie verlaufen in nicht allzu großer Zahl senkrecht zur Kernplatte und verlieren sich in dem dunklern Protoplasma. Möglicherweise vertreten sie die Spindelfasern; eine Beziehung der Fasern zu den als Centrosomen gedeuteten Gebilden konnte ich nicht feststellen.

Die Vacuolen im umgebenden, sich dunkler färbenden Protoplasma waren teilweise mit feinen, leicht sich färbenden Körnchen erfüllt (Taf. 18, Fig. 10), die sich auch sonst zerstreut im Protoplasma fanden. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich dabei um aus dem Kern ausgetretene chromatische Bestandteile handelt.

Vergleicht man diese Beschreibung der Äquatorialplatte von *Castanidium* mit BORGERT'S Schilderung der Kernplatte von *Aulacantha*, so fällt die außerordentliche Übereinstimmung auf: hier wie dort ist die Form, Größe und Verbiegung der Kernplatte, die Anordnung und feinere Beschaffenheit der Chromosomen, die Differenzierung des Endoplasmas in der Umgebung der Platte die gleiche.

Tochterplattenstadium. V. HÄCKER (1906, p. 62—63; 1907a, p. 76; 1907b, p. 5—7; 1908, p. 150—151) beobachtete, wie schon erwähnt, ein Tochterplattenstadium von *Castanidium variabile* bei einem Tier mit 2 Centrakapseln, die beide in synchroner Teilung begriffen waren.

Aus HÄCKER'S Abbildung (1907b, p. 6 u. 7) ist zu ersehen, daß die Tochterplatten nicht mehr wie die Äquatorialplatte die Centralkapsel in ihrer ganzen Ausdehnung durchsetzen, sondern ähnlich wie bei *Aulacantha* (BORGERT, 1900, p. 232) gegenüber der Kernplatte kleiner geworden sind. Die ziemlich locker liegenden Chromosomen

sind so gelagert, daß auf dem Querschnitt die Begrenzung der Tochterplatten nach außen fast geradlinig, nach innen dagegen weniger regelmäßig ist, indem einzelne Chromosomen vorspringen, ja zwischen den beiden Tochterplatten liegen. Einige Tochterchromosomen zeigen deutliche Anzeichen einer neuen beginnenden Längsspaltung (V. HÄCKER, 1907b, p. 102, Anm. 1 und p. 108; 1908, p. 151). So spricht denn auch dieser Befund dafür, daß bei *Castanidium* wie bei *Aulacantha* im Verlaufe einer mitotischen Teilung eine doppelte Spaltung der Chromosomen stattfindet.

V. HÄCKER konnte dank der günstigen Schnittrichtung die Chromosomen einer genauen Zählung unterwerfen; ihre Anzahl soll demnach mindestens 1500 betragen, 1600 wohl nicht überschreiten. Es liegen somit ähnliche Verhältnisse vor wie bei *Aulacantha*, bei welcher Form nach BORGERT (1900, p. 241) die Zahl 1000 für die Menge der Chromosomen auf jeden Fall noch bedeutend zu niedrig gegriffen sein dürfte. Diese erstaunliche Menge der Chromosomen bei *Aulacantha* und den Castanelliden ist nach V. HÄCKER (1907b, p. 68) nicht als ein primitiver Zustand zu betrachten gegenüber den hetero- und oligochromosomalen Vielzelligen, sondern sie erscheint bedingt durch die bedeutende Größe des Kernes und Weichkörpers dieser hoch spezialisierten Protozoen. Von BORGERT (1900, p. 228—229 u. 242) wurden bedeutende Schwankungen in der Zahl der Chromosomen bei *Aulacantha* gefunden. Mein Material ist nicht ausreichend, um über diese Verhältnisse bei den Castanelliden Aufschluß zu geben; aber schon diese Beobachtungen BORGERT's dürften genügend dartun, daß die Chromosomen bei Radiolarien nicht den Wert von Erbinheiten besitzen, sondern vielmehr eine taktische Formation im Sinne von FICK darstellen: es läßt sich gut vorstellen, daß eine geringere Anzahl größerer Chromosomen für die Verteilung des Chromatins weniger günstige Verhältnisse bietet. (Vgl. in betreff der FICK'schen Manövriehypothese V. HÄCKER, 1907b, p. 22—23.)

Teilung der Centrakapsel im Anschluß an die Mitose. Noch 2 Stadien liegen mir vor, die ich glaube dem mitotischen Teilungsvorgang einreihen zu müssen. Die Verhältnisse sind dargestellt in den aus aufeinanderfolgenden Schnitten kombinierten Textfigg. A und B, welche nur die Umrisse wiedergeben; der äußerste Kontur soll die Schale, die innern Konturen die Wand der Centrakapsel, die schraffierten Flächen die Kerne andeuten.

In einem Individuum (Fig. A) befinden sich 2 Centrakapseln, jede mit 2 Kernen; die Kapseln sind in Durchschnürung begriffen,

und zwar schneidet von der aboralen Seite her eine Furche tief in die Centralkapseln ein, so daß die Hälften nur noch in einer kleinen Fläche in der Gegend der Astropyle zusammenhängen; ob diese selbst schon geteilt ist, vermag ich nicht zu unterscheiden.

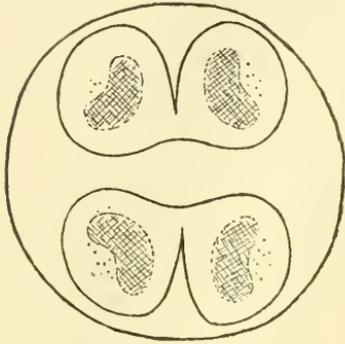


Fig. A.

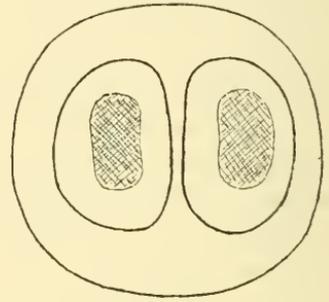


Fig. B.

Die Kerne dieser Centralkapseln zeigen ein sehr lockeres Maschenwerk (Taf. 19, Fig. 12) mit Haufen von „Paranucleinkörnchen“, die vornehmlich die Randzone des Kernes einnehmen, sind im Querschnitt nierenförmig und so gelagert, daß 2 zusammengehörige Tochterkerne die konvexen Seiten einander zukehren (Fig. A). Das von der konkaven Höhlung umschlossene Protoplasma ist frei von Vacuolen; in ihm liegen kleine, stark sich färbende, rundliche Bröckchen (Taf. 19, Fig. 12). Leider ist die Erhaltung der Kerne wenig gut.

Die Form der Kerne und die Art der Durchschnürung der Centralkapsel bei der direkten Teilung ist, wie wir gleich sehen werden, eine wesentlich andere.

Diese Verhältnisse zeigen manche Übereinstimmung mit den Endstadien der Mitose bei *Aulacantha*: auch hier haben die Kerne eine eigentümliche Krümmung, liegen mit den konvexen Seiten einander zugekehrt und umschließen in dem Protoplasma an der ausgehöhlten Seite kleine Chromatinbröckchen (BORGERT, 1900, p. 236 bis 239). Ebenfalls erfolgt bei *Aulacantha* die Durchschnürung der Centralkapsel in der gleichen Weise. Ein bedeutender Unterschied aber besteht darin, daß bei *Aulacantha* die Kerne auf diesem Stadium noch mehr oder minder deutlich eine Zusammensetzung aus Chromosomen erkennen lassen.

Auf das zuletzt beschriebene Stadium dürfte vielleicht das in Textfig. B Dargestellte folgen: in einer Schale liegen dicht bei-

einander 2 langgestreckte Centralkapseln, die an den einander zugekehrten Seiten abgeflacht sind. Die Kerne sind auffällig länglich und zeigen das vorhin beschriebene lockere Netzwerk; aber auch bei diesem Tier ist die Erhaltung wenig befriedigend, so daß ich dieser Beobachtung, wenigstens was die Kernstruktur angeht, keinen großen Wert beimesse.

Amitotische Kernteilung.

Eine größere Zahl von Individuen fand ich, die 2 Kerne in einer Centralkapsel besitzen. Die Kerne, welche verschiedenes, aber in einer und derselben Centralkapsel immer gleiches Verhalten des Chromatins zeigen, liegen oft sehr dicht beieinander und sind an den einander zugekehrten Seiten stark abgeflacht, nur durch eine manchmal minimal dünne Protoplasmaschicht getrennt (Textfig. C). Je weiter die Kerne voneinander liegen, um so geringer ist die Abplattung ihrer einander zugekehrten Seiten, und bei größerem Abstand sind sie vollkommen kuglig (Textfig. D u. E, Taf. 19, Fig. 13). Mit dem Auseinanderweichen der Kerne nimmt die Größe der Centralkapsel zu; gleichzeitig verändert sie ihre Gestalt, indem sie länglicher und in einer beiden Kernen gemeinsamen Ebene abgeflacht wird.¹⁾

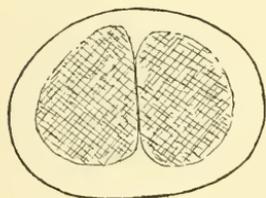


Fig. C.

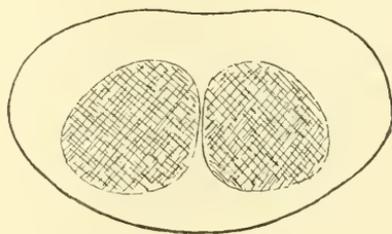


Fig. D.

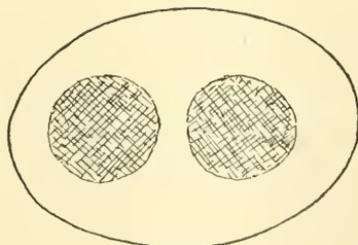


Fig. E.

1) Die Umrissse der Kerne und Centralkapseln sind mittels des ABBESchen Zeichenapparates gewonnen. In C und D ist der Schnitt senkrecht

Unzweifelhaft handelt es sich hier um Kerne, die durch direkte Teilung entstanden sind; denn durch mitotische Teilung entstandene Kerne liegen am Ende des Teilungsvorganges in größerer Entfernung voneinander, und eine spätere Annäherung der Kerne erscheint mit dem Zunehmen der Größe der Centralkapsel entsprechend dem Abstand der Kerne voneinander und ihrer stärkern Abrundung unvereinbar. Auch kann es sich hier nicht um eine Differenzierung des ursprünglichen Kernes in einen vegetativen und generativen handeln, wie solches bei andern Radiolarien (Oroscoenen, V. HÄCKER, 1907a, p. 79) beobachtet wurde; denn, wie schon gesagt, ist die Struktur der einzelnen Kerne eines solchen Paares in einer Centralkapsel immer die gleiche.

Dazu kommt, daß ich bei günstiger Schnittrichtung fast immer erkennen konnte, daß die Astropyle dieser Individuen geteilt oder in Teilung begriffen ist. Die Teilung der Astropyle beginnt damit, daß eine Umordnung der Lamellen um zwei Zentren eintritt; vor allem deutlich ist dieses bei einem Flachschnitt durch die Gegend der Hauptöffnung zu erkennen; da erblickt man auf etwas weiter fortgeschrittenen Teilungsstadien zwei kreisförmige Lamellensysteme, die sich in ihrer Peripherie berühren. Auf einem Schnitte, parallel zur Hauptachse, erkennt man, daß die bei der ungeteilten Astropyle leicht gegen den Kern vorgewölbte Begrenzungslinie der Lamellen in der Mitte eingezogen ist, und daß in jeder der gebildeten Hälften die Lamellen nach einem Zentrum konvergieren (Taf. 19, Fig. 13). Häufig erscheint bei solchen Individuen der Astropylbezirk etwas eingedellt (Textfig. D), derart, daß die neuen Astropylen in stumpfem Winkel gegeneinander geneigt sind.

Ferner beobachtete ich in einigen Fällen eine sehr feine Rille in der Centralkapselwand, welche in der Ebene des Spaltes zwischen beiden Kernen verläuft. Diese Rille ist im Querschnitt sehr schwer zu erkennen, da das darunter liegende Protoplasma noch nicht von der Durchschnürung beeinflußt war; leichter ist die Furche in Flächenansicht, an tangentialen Schnitten der Centralkapsel aufzufinden, sie ist scharfrandig und scheint sich anfangs auf die Ectocapsa zu beschränken.

Bestätigt wird die Annahme, daß es sich hier um direkte Kern-

zum Astropylendeckel, in E parallel zu diesem geführt; die Umrisse der Schalen fehlen im Gegensatz zu den Figuren A und B.

teilung handelt, durch einen Vergleich mit den Verhältnissen bei *Aulacantha*: auch hier erfolgt die direkte Teilung des Kernes durch eine Spaltung mit folgender Abrundung der Hälften; ebenso beginnt bei *Aulacantha* die Teilung der Zentralkapsel bei der Kernfragmentation mit der Bildung einer scharfrandigen Ringfurche (BORBERT, 1896, p. 194—195, 1908).

Das Chromatin solcher durch direkte Teilung entstandener Tochterkerne zeigt das Verhalten des Ruhezustandes oder läßt schon mehr oder minder deutlich die Vorbereitung auf eine Mitose erkennen. Alle unter den Prophasen beschriebenen Zustände habe ich auch bei solchen Kernen gesehen. So zeigen die Kerne der Fig. 14 (Taf. 19) ein schon weit vorgeschrittenes Knäuelstadium; die Teilung der Astropyle ist auf dem abgebildeten Schnitte nicht zu erkennen; ebenso ist der Abstand der beiden Kerne, entsprechend ihrer starken Abflachung, in Wirklichkeit enger, da der Schnitt den zwischen ihnen befindlichen Raum schräg durchsetzt.

Bei den Metazoen ist die Kernfragmentation selten gegenüber der Mitose, und da sie häufig in degenerierenden Geweben auftritt oder solchen, die nach kurzem Bestehen dem Untergang anheimfallen, so konnte sich die Meinung bilden, daß die Amitose bei den Vielzelligen einen sekundär erworbenen, vereinfachten Teilungsmodus darstelle (ZIEGLER, 1891, p. 385—386), der dann die Mitose vertreten kann, wenn der Kern nur an den rein vegetativen Aufgaben im Leben der Zelle mitzuwirken hat und nicht mehr Träger der erblichen Eigenschaften zu sein braucht. Diese Ansicht faßte O. VOM RATH (1891, p. 331) in den Satz, daß Zellkerne, die sich einmal amitotisch geteilt haben, nicht mehr in mitotische Teilung eintreten können, sondern zugrunde gehen. Neuere Arbeiten (z. B. MAXIMOW, 1908) haben die ZIEGLER-VOM RATH'sche Theorie über die Amitose nicht bestätigt, und für die Einzelligen besteht sie, wie auch O. HERTWIG (1906, p. 212) bemerkt, wohl nicht zu Recht.

Wenn auch viele, bis jetzt für Amitosen gehaltene Kernvermehrungen bei Einzelligen mit der Verbesserung der Untersuchungsmethoden sich als Mitosen, sei es auch primitiver Art, herausstellen sollten, so gibt es doch andere wie die bei *Aulacantha* und den Castanelliden, die unzweifelhaft amitotisch sind und doch nicht zu einer Degeneration führen, was schon daraus hervorgeht, daß diese amitotisch entstandenen Kerne in unserm Falle wieder in Mitose eintreten. Vielmehr muß ich nach den Verhältnissen bei den Castanelliden der Meinung derjenigen Forscher beitreten, die an-

nehmen, daß die Amitose (nicht zu verwechseln mit der Kernzerstückelung) einen primitiven Teilungsmodus darstellt, aus dem die Mitose sich entwickelt hat.

Interessant ist in dieser Beziehung eine Beobachtung von BORGERT, der bei *Aulacantha* einen Teilungsmodus („Kernfurchung“) beobachtete, der zunächst einer Mitose ähnelt, indem der Kern die Prophasen durchläuft, dann aber in die Kernfragmentation übergeht; auch sonst sind Kernteilungen beobachtet, die zwischen Mitose und Amitose die Mitte halten (STRASBURGER, 1908, p. 74; R. HERTWIG, 1905, p. 58).

Die direkte Teilung des Kernes scheint bei den Castanelliden die häufigste der 3 Fortpflanzungsarten zu sein; wenigstens überwiegt sie in meinem Material bedeutend. Auch V. HÄCKER (1906, p. 62; 1908, p. 150) lagen viele, offenbar durch direkte Teilung entstandene, zweikernige Centralkapseln vor. Im Gegensatz zur mitotischen Teilung, die bis jetzt nur von Aulacanthiden und Castanelliden bekannt ist, wurde die direkte Teilung auch bei andern Triplyleen beobachtet, aber nicht als solche erkannt.

Sporenbildung.

Ein einziges, aber trefflich erhaltenes, in der Sporenbildung begriffenes Exemplar von *Castanidium variabile* lag mir vor. Es erregte dadurch meine Aufmerksamkeit, daß am Totalpräparat keine Centralkapsel zu erkennen war; in Schnitte zerlegt, ergab es folgende Verhältnisse.

Phaeodium und Centralkapsel fehlen; statt dessen ist der ganze Schalenraum von zahlreichen Kügelchen erfüllt, die in lockerm, anscheinend in Zerfall begriffenem Protoplasma eingebettet sind (Taf. 19, Fig. 15).

Die Größe dieser Gebilde, die ich Sporenballen nennen will, beträgt 0,02 mm; sie sind im Schnitt meist rundlich; nur am Rande des Haufens zeigen einige mehr längliche oder unregelmäßige Gestalt (Taf. 19, Fig. 15 u. Fig. 16c, d, e), die möglicherweise auf eine amöboide Bewegungsfähigkeit zurückzuführen ist. Hier und da erkennt man eine Vacuole in den Sporenballen (Taf. 19, Fig. 16b).

Jeder Sporenballen ist von einer größeren Zahl, regellos verteilter, kugliger Kerne erfüllt, die vom Eisenhämatoxylin tief geschwärzt wurden und auch bei starken Vergrößerungen durchaus homogenen Bau zeigen. Außerdem finden sich im Plasma der Sporen-

ballen meist einige winzige, dunkel schwarz gefärbte, oft von einem hellen Hof umgebene Körnchen, die wohl auch aus Chromatin bestehen (Taf. 19, Fig. 16a, c).

Bei einzelnen der Sporenballen konnte ich keine Kerne im Innern finden (Taf. 19, Fig. 16f); bei andern waren sie nur un deutlich zu erkennen.

Ob die Sporenballen als Ganzes die Centralkapsel verlassen, oder ob sie vor einer Schwärmerbildung in kleinere, einkernige Plasmamassen zerfallen, oder ob schließlich diese Kerne Sporenmutterkerne darstellen, die erst durch weitere Teilungen die Sporen liefern, kann ich nicht entscheiden.

Daß aber der beschriebene Zustand ein Stadium der Sporenbildung ist, scheint mir außer allem Zweifel, zumal auch bei *Aulacantha* ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen. Nach BORGERT (1896, p. 311) beginnt hier die Sporenbildung damit, daß das Chromatin des Kernes sich in der Centralkapsel verteilt; später zerfällt die Centralkapsel, und man findet den Hohlraum des Skelets mit zahlreichen vielkernigen Kügelchen erfüllt. Solche Stadien sind von BORGERT (1908, fig. 49 u. 54) dargestellt, und wenn auch in der Sporenbildung eine ähnliche, weitgehende Übereinstimmung zwischen *Castanidium* und *Aulacantha* besteht wie bei der Mitose und Amitose, so dürfte es sich bei dem von mir beschriebenen Zustand um ein Stadium der Macrosporenbildung handeln. Auch IMMERMANN (1904, p. 15, tab. 1, fig. 2) fand ein solches Stadium von *Aulacantha*: die Centralkapsel fehlte vollständig; statt dessen lagerten, zwischen den Nadeln zerstreut, zahlreiche, durch Hämatoxylin violett sich färbende, rundliche Gebilde, welche mit kleinen Kugeln angefüllt waren; jedoch war dies nicht bei allen der Fall; vielmehr konnte IMMERMANN bei einzelnen nur einen körnigen Inhalt wahrnehmen.

Schließlich bleiben mir noch einige eigentümliche Kernzustände zu schildern übrig; ihre Bedeutung muß ich dahingestellt lassen. In dem Kern einer kleinen *Castanidium*-Art, die wegen der abgebrochenen Stacheln nicht genauer bestimmt werden konnte, fand ich 5 kuglige, von chromatinfreien, durch Schrumpfung entstandenen Höfen umgebene Gebilde, deren Durchmesser zwischen 0,015 und 0,032 mm schwankt (Taf. 19, Fig. 17). Sie färbten sich blauschwarz mit Eisenhämatoxylin; die größern umschlossen in ihrem Innern

mehrere (bis 8) bläschenförmige, verschieden große Hohlräume. Außerdem konnte ich in einigen winzige, braungrüne, pigmentartige Krümchen wahrnehmen.

Das Chromatin dieses Kernes besteht aus unregelmäßig geformten, durch Kerngrundplasma verbundenen Bröckchen; die „Paranucleinkörnchen“ fehlen.

Die Bedeutung der kugligen Gebilde im Kern ist schwer festzustellen. Zunächst könnte es sich um einen parasitären Protisten handeln; dagegen scheint mir zu sprechen, daß diese Gebilde aus einheitlicher Substanz bestehen, an der keine Unterschiede etwa zwischen Plasma und Kern wahrzunehmen sind. Dann aber könnten diese Kügelchen nucleolusartige Bildungen darstellen, eine Annahme, die durch das Fehlen der „Paranucleinkörnchen“ an Wahrscheinlichkeit gewinnt. Ähnlich gebaute „nucleolusartige Binnenkörper“ sind von V. HÄCKER (1907a, p. 78—79, fig. 6 u. 7) bei Orosceen nachgewiesen. Auch bei der Sporenbildung von *Aulacantha* treten ganz ähnliche Gebilde allerdings nur in Einzahl auf.

Ferner beobachtete ich in größerer Zahl Individuen, in deren Kernen keine distinkten Chromatinmassen wahrzunehmen sind; vielmehr besteht der Kern aus einem schwammartigen Gerüst einer Substanz, die sich färberisch durchaus einheitlich verhält (Taf. 20, Fig. 18, 19); färben sich in dem Gerüst vorhandene Substanzinseln stärker (Fig. 18), so ist das nur eine Folge der größern Dichte des Wabenwerkes dieser Stellen. Die Paranucleinkörnchen können fehlen (Fig. 18) oder vorhanden sein (Fig. 19) und heben sich im letztern Falle schon bei schwächern Vergrößerungen manchmal außerordentlich scharf ab.

Anscheinend sah auch HÄCKER (1908, p. 150) ähnliche Kernstrukturen bei Sublimatfixierung; er glaubt, daß es sich bei diesen Kernen um einen durch die Fixierung hervorgerufenen Zustand handelt; indessen möchte ich darauf hinweisen, daß nach BORGERT'S (1900) Erfahrungen gerade Sublimatgemische die chromatische Substanz vorzüglich erhalten.

Synchronismus der Teilungen mehrkapseliger Individuen.

Von Individuen mit mehreren Centrankapseln liegen mir einige mit 2 Kapseln und 1 Tier mit 4 Centrankapseln vor; mehrere der 2kapseligen zeigen in beiden Kernen den gleichen Teilungszustand;

überhaupt war die Beschaffenheit des Chromatins bei allen Kernen ein und desselben Tieres die gleiche.

Die Übereinstimmung im Zustand der Kerne, die gefundenen Zahlenverhältnisse und das Fehlen von Exemplaren mit 3 oder 5 Centrankapseln führt zur Ansicht, daß bei Castanelliden die Teilungen, seien es nun mitotische oder direkte, bei mehrkernigen Tieren stets synchron verlaufen, was auch V. HÄCKER's Befunde (1906, p. 62) dartun. Bekanntlich ist dies bei andern Tripyleen, z. B. *Aulacantha*, nicht der Fall: KARAWALEW (1895, p. 301) beobachtete, daß die Teilung der Kerne nicht immer gleichzeitig fortschreitet, sondern daß der eine noch die spongiöse Struktur zeigt, während der andere schon einfache oder gar gespaltene Chromatinfäden aufweist. So kommen bei der nachfolgenden Teilung der Centrankapseln Individuen mit ungerader Kapselzahl zustande. Solche di- und polycystinen Zustände sind aber nicht zu vergleichen mit den echten Koloniebildungen bei Radiolarien, wie sie die Collozoiden, Sphaerozoiden u. a. darstellen, wo jede Centrankapsel von ihrem besondern Extracapsularium, unter Umständen auch von einer besondern Schale umgeben ist, alle Kapseln aber in eine gemeinsame Gallerte eingebettet sind. Bei den Tripyleen bleibt die Entwicklung mehrerer Centrankapseln ohne Einfluß auf den übrigen Weichkörper und das Skelet, wenigstens in der Art, wie es sich bei den koloniebildenden Radiolarien äußert.

Während bei Aulacanthiden eine Teilung der Centrankapsel meistens zur Bildung zweier Individuen führt, indem extracapsularer Weichkörper und Nadeln sich um die neugebildeten Centrankapseln ordnen, stößt bei Castanelliden eine derartige Teilung di- und polycystiner Individuen auf Schwierigkeiten, da die feste Gitterschale nicht geteilt werden kann; daher nimmt auch mit fortschreitender Teilung die Größe der Centrankapseln (und Kerne) ab, indem der jeder Centrankapsel innerhalb der Schale zur Verfügung stehende Raum bei jedem Teilungsschnitt immer kleiner wird. Hierdurch ist es wohl auch bedingt, daß Individuen mit mehr als 4 Centrankapseln — solche wurden bei *Aulacantha* und *Auloceptes* beobachtet — bei Castanelliden nicht gefunden sind.

Da die Centrankapseln wohl kaum durch einen Zerfall des Skelets frei werden, bleibt nur noch die Möglichkeit, daß sie die Schale durch den bei manchen Formen (z. B. *Castanella maxima* SCHMIDT) allerdings sehr engen Schalenmund verlassen, seien es alle, sei es so, daß eine im Besitz der alten Schale verbleibt. Durch welche Ursachen

die zum Verlassen des Gehäuses durch den engen Schalenmund notwendige Deformation der Centralkapsel erfolgt, bleibe dahingestellt; jedenfalls beobachtete BORGERT (1900, p. 258—259) eine im Ausschlüpfen begriffene Tochterkapsel bei Challengeriden, deren Schale nur eine ziemlich enge Öffnung besitzt.

Eine Neubildung der Schale ist also sowohl bei Individuen anzunehmen, die durch Zweiteilung entstanden sind, als auch bei solchen, die aus Schwärmern hervorgehen.

Ob die verschiedenen Teilungsvorgänge, Mitose, Amitose und Sporenbildung, nach Art eines Generationswechsels in bestimmter Weise aufeinander folgen, dafür fehlen mir sichere Anhaltspunkte.

Literaturverzeichnis.

- BORGERT, A., 1890, Über die Dictyochiden, insbesondere über *Distephanus speculum*; sowie Studien an Phaeodarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51, 1891, p. 664—671.
- , 1896, Zur Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien (Phaeodarien) (Vorläufige Mitteilungen), in: Zool. Anz., Jg. 19, 1896, p. 307—311.
- , 1900, Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien, speziell von *Aulacantha scolymantha* H., in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1901, p. 203—276.
- , 1901a. Die tripyleen Radiolarien des Mittelmeeres, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 14, 1901, p. 240—246.
- , 1901b. Die Nordischen Tripyleenarten, in: Nord. Plankton, 1901.
- , 1906, Medusettidae. Die Tripyleen Radiolarien der Planktonexpedition, in: Ergebn. Plankton-Exped., 1906.
- , 1907. Über ein paar interessante neue Protozoenformen aus dem atlantischen Ozean und Anderes. Dritte Mitteilung über die Tripyleenausbeute der Plankton-Expedition, in: Arch. Protistenk., Vol. 9, 1907, p. 430—448.
- , 1908. Untersuchungen über die Fortpflanzung der tripyleen Radiolarien speziell von *Aulacantha scolymantha* H., 2. Teil, *ibid.*, Vol. 14, 1908.
- HAECKEL, E., 1887, Report on the Radiolaria collected by H. M. S. Challenger during the years 1873—1876, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 18, p. 1677—1689, tab. 113.
- HÄCKER, V., 1904, Über die biologische Bedeutung der feinern Strukturen des Radiolarienskelettes, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 39, 1905, p. 581 bis 648.
- , 1905, Zur Kenntnis der Challengeriden. Vierte Mitteilung über die Tripyleenausbeute der deutschen Tiefseeexpedition, in: Arch. Protistenk., Vol. 7, 1906, p. 259—306.

- HÄCKER, V., 1906, Zur Kenntnis der Castanelliden und Porospathiden. Fünfte Mitteilung über die Tripyleen der Valdiviaausbeute, *ibid.*, Vol. 8, 1907, p. 52—65.
- , 1907a. Über Chromosomen- und Sporenbildung bei Radiolarien. Zehnte Mitteilung über die Radiolarien der „Valdivia“-Ausbeute, in: *Verh. deutsch. zool. Ges.*, 1907, p. 74—85.
- , 1907b. Die Chromosomen als angenommene Vererbungsträger, in: *Ergebn. Fortschr. Zool.*, Vol. 1, Heft 1, 1907, p. 1—136.
- , 1908. Tiefsee-Radiolarien. Erster Abschnitt. Spezieller Teil, in: *Wiss. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exped.*, p. 144—171.
- HEIDENHAIN, M., 1907, Plasma und Zelle. Erste Abteilung: Allgemeine Anatomie der lebendigen Masse, 1. Lief., Jena 1907.
- HERTWIG, O., 1906, Allgemeine Biologie, Jena 1906.
- HERTWIG, R., 1905, Lehrbuch der Zoologie, Jena 1905.
- IMMERMANN, F., 1904, Die Tripyleenfamilie der Aulacanthiden der Planktonexpedition, in: *Ergebn. Plankton-Exped.*, 1904.
- KARAWAIEW, W., 1895, Beobachtungen über die Struktur und die Vermehrung der *Aulacantha scolymantha* HAECK., in: *Zool. Anz.*, Jg. 18, 1895, p. 286—289 und p. 293—301.
- LIST, TH., 1897, Über die Entwicklung von Proteinkristalloiden in den Kernen der Wanderzellen bei Echiniden, in: *Anat. Anz.*, Vol. 14, 1897, p. 185—191.
- MAXIMOW, A., 1908, Über Amitosen in den embryonalen Geweben bei Säugetieren, *ibid.*, Vol. 33, 1908, p. 89.
- RÜCKERT, J., 1892, Zur Entwicklung des Ovarialeies bei Selachiern, in: *Anat. Anz.*, Vol. 7, 1892, p. 107—158.
- SCHMIDT, W. J., 1907, Einige neue Castanelliden-Arten, in: *Zool. Anz.*, Vol. 32, 1907, p. 297—302.
- , 1908, Castanellidae. Die Tripyleen Radiolarien der Planktonexpedition, in: *Ergebn. Plankton-Exped.*, 1908.
- STRASBURGER, E., 1908, Lehrbuch der Botanik, 9. Aufl., Jena 1908.
- VOM RATH, O., 1891, Über die Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Hoden, in: *Zool. Anz.*, Jg. 14, 1891, p. 331—332; p. 342—343; 355—363.
- ZIEGLER, H. E., 1891, Die biologische Bedeutung der amitotischen Kernteilung im Tierreich, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 11, 1891, p. 372—389.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind nach $5\ \mu$ dicken Schnitten durch Centralkapseln von Castanelliden unter Benutzung ZEISS'scher Apochromatobjektive und Kompensationsokulare und des ABBÉ'schen Zeichenapparats gezeichnet.

Tafel 18.

Fig. 1. *Castanidium variabile*. Astropyle mit mehreren röhrenförmigen Öffnungen; unter den Öffnungen die radiär gestellten Lamellen im Querschnitt. Färbung Eisenhämatoxylin. 600 : 1.

Fig. 2. *Cast. var.* Ruhender Kern. Chromatin in Bröckchen, die zu Haufen oder Strängen angeordnet sind; zwischen dem Chromatin reichlich achromatische Substanz. Färbung Thionin-Säurefuchsin. 460 : 1.

Fig. 3. *Cast. moseleyi*. Kern mit Chromatinsträngen. Färbung DELAFIELD's Hämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 4. *Cast. var.* Kern mit stärker ausgebildeten Chromatinsträngen wie in Fig. 3. Färbung Eisenhämatoxylin. 400 : 1.

Fig. 5. *Cast. var.* Kerndetail: Chromatinstränge aus kleinen Bröckchen zusammengesetzt, die zum Teil die Anordnung senkrecht zur Verlaufsrichtung des Fadens erkennen lassen. Färbung Thionin-Eosin. 1800 : 1.

Fig. 6. *Cast. mos.* Kerndetail: vacuolisierte Chromatinbröckchen mit kristallähnlichen Einschlüssen; längsgespaltene Chromosomen; Haufen von Paranucleinkörnchen. Färbung Eisenhämatoxylin. 1800 : 1.

Fig. 7. *Cast. mos.* Kerndetail: längsgespaltene Chromosomen, die zum Teil die Zusammensetzung aus PFITZNER'schen Körnern erkennen lassen, einige Spalthälften überkreuzt; zwischen den Chromosomen Chromatinbröckchen und Haufen von Paranucleinkörnchen. Färbung Eisenhämatoxylin. 1800 : 1.

Fig. 8. *Cast. var.* Kerndetail: Knäuelstadium; lange, stark gewundene Chromosomen; Färbung Eisenhämatoxylin. 1800 : 1.

Fig. 9. *Cast. mos.* Kerndetail: Knäuelstadium. Kurze dicke Chromosomen, die teilweise eine Anordnung zu Paaren erkennen lassen. Färbung Eisenhämatoxylin. 1800 : 1.

Fig. 10. *Cast. mos.* Centralkapsel mit Kernplatte. Färbung Eisenhämatoxylin. 165 : 1.

Tafel 19.

Fig. 11. *Cast. mos.* Längsgespaltene Chromosomen der Äquatorialplatte. Färbung Eisenhämatoxylin. 1800 : 1.

Fig. 12. *Cast. mos.* Bohnenförmiger Kern aus einer in Durchschnürung begriffenen 2kernigen Centralkapsel; in dem vacuolenfreien Protoplasma der Höhlung liegen Chromatinkrümeln. Färbung Eisenhämatoxylin. 600 : 1.

Fig. 13. *Cast. mos.* Centralkapsel mit 2 durch direkte Teilung entstandenen Kernen; die Hauptöffnung geteilt. Färbung Eisenhämatoxylin. 165 : 1.

Fig. 14. *Cast. var.* Centralkapsel mit 2 durch direkte Teilung entstandenen Kernen; die Kerne in der Vorbereitung zur nächsten Mitose, im Knäuelstadium, begriffen. Färbung Thionin. 165 : 1.

Fig. 15. *Cast. var.* Weichkörper eines in Sporenbildung begriffenen Individuums. Färbung Eisenhämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 16. *Cast. var.* Verschiedene, rundliche, längliche und unregelmäßig geformte Sporenballen mit Kernen (a—e) und andern kleinen Chromatinkörnchen (a, c, f), zum Teil (b) mit Vacuolen im Plasma; ein Sporenballen (f) ohne Kerne. Färbung Eisenhämatoxylin. 880 : 1.

Fig. 17. *Cast. spec.?* Kern mit eigentümlichen nucleolusartigen Einschlüssen. Färbung Eisenhämatoxylin. 460 : 1.

Tafel 20.

Fig. 18. *Cast. mos.* Kern mit dichtem, stark gefärbtem Gerüst. Färbung DELAFIELD's Hämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 19. *Cast. mos.* Kern mit schwach gefärbtem Gerüst und zahlreichen Haufen von Paranucleinkörnchen. Färbung Eisenhämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 20. „Bläschenförmige Einschlüsse der Vacuolen des Endoplasmas“. Färbung Eisenhämatoxylin. 880 : 1.

Fig. 21. *Cast. var.* Centralkapsel mit Parasiten (?) im Endoplasma. Kern aus feinen Chromatinkrümeln bestehend. Färbung Eisenhämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 22. *Cast. var.* Kern eines andern Individuums, dessen Endoplasma die gleichen Verhältnisse zeigt wie Fig. 21. Färbung Eisenhämatoxylin. 230 : 1.

Fig. 23. *Cast. var.* Ein Teil des Endoplasmas der Fig. 21 stärker vergrößert. Färbung Eisenhämatoxylin. 880 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Über die Stirnagen der hemimetabolen Insecten.

Von

Eugen Link.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 21—24 und 14 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einleitung	282
Spezielle Untersuchungen	
I. Orthopteren	288
A. Blattiden	288
B. Grylliden	294
C. Locustiden	303
D. Acridier	311
E. Mantiden	317
F. Entwicklung	322
G. Allgemeines	325
II. Pseudoneuropteren	328
A. Libelluliden	328
B. Perliden	339
C. Ephemeriden	341
III. Rhynchoten	347
A. Heteropteren	347
B. Homopteren	353
C. Phytophtiren	359
Allgemeines über die Stirnagen der Insecten	360

Einleitung.

Die Sehorgane der Arthropoden haben schon seit langer Zeit die Aufmerksamkeit zahlreicher Forscher auf sich gelenkt. Dies hat wohl seinen Grund vor allem darin, daß die ganz außerordentliche Mannigfaltigkeit dieser Organe ein reges Interesse für sich beansprucht. So sind auch die Stirn- und Augenschilder der Insecten, die wohl wegen ihrer Kleinheit und der damit im Zusammenhang stehenden schwierigen Behandlung eine Zeitlang vernachlässigt wurden, in der neuern Zeit mehrfach untersucht worden.

Die Stirn- und Augenschilder der Hymenopteren sind von GRENACHER, REDIKORZEW und HESSE bearbeitet und ausführlich beschrieben. CARRIÈRE studierte erstmals die Entwicklung dieser Organe bei Chrysididen und Ichneumoniden. REDIKORZEW konnte sie eingehender verfolgen bei der Honigbiene, ohne im wesentlichen von dem erstern abzuweichen. ZAVREL brachte die Bestätigung dieser Angaben mit geringen Abweichungen bei verschiedenen Arten der Gattung *Vespa*. Die Ocellen mehrerer Dipteren wurden von REDIKORZEW und besonders eingehend von HESSE untersucht. Wenn durch diese in ihren wichtigsten Ergebnissen übereinstimmenden Arbeiten der Bau der Stirn- und Augenschilder der Hymenopteren und Dipteren im wesentlichen klargestellt ist, so gilt dies nicht in gleichem Maße von denen der hemimetabolen Insecten. Diese sollen daher in der vorliegenden Abhandlung einer eingehenden Bearbeitung unterzogen werden.

Neben den Ocellen der Hymenopteren hat REDIKORZEW die der Perliden und Libelluliden untersucht. HESSE, der sich ebenfalls mit den Ocellen der Libellen beschäftigt hat, konnte seine Angaben in mannigfacher Weise richtig stellen; aber auch er übersah noch Einzelheiten in dem allgemeinen Aufbau, da er sein Hauptaugenmerk auf die recipierenden Elemente richtete. Es erscheint daher wünschenswert, diese Untersuchungen fortzusetzen und womöglich auf mehrere Arten auszudehnen.

Von den Ephemeren stehen sich die Angaben HESSE's und SEILER's einerseits und v. REITZENSTEIN's andererseits mit ganz verschiedenen Deutungen ihrer Befunde gegenüber. Da auf beiden Seiten Ergebnisse auf Grund entwicklungsgeschichtlicher Studien zum Beweis herangezogen werden, ist dieser Unterschied um so auffallender und fordert zur Klärung auf.

Von den Stirn- und Augenschildern der Orthopteren in engerm Sinne ist noch recht wenig bekannt. In früherer Zeit hat LEYDIG einige Arten

untersucht und CARRIÈRE hat nur kurze Mitteilungen hinterlassen. v. REITZENSTEIN hat sich in neuester Zeit mit der Entwicklung der Ocelle von *Periplaneta* beschäftigt; nach ihm untersuchte HALLER nochmals die Ocelle der erwachsenen Blattiden und kommt hierbei vielfach zu andern Resultaten als jener. Unter diesen Verhältnissen scheint es geboten und nützlich, die Stirnaugen der zahlreichen Familien der Orthopteren einer gründlichen Bearbeitung zu unterwerfen.

Von den Rhynchoten sind nur die kurzen Mitteilungen HESSE's über die Wanzenocelle vorhanden, während von den Cicaden und Pflanzenläusen lediglich die teilweise bei der Systematik verwertete Zahl und Anordnung der Stirnaugen bekannt ist.

Das Material zu der vorliegenden Arbeit wurde mit Ausnahme von *Mantis*, *Aneles* und *Tryxalis*, die durch das hiesige Institut von der Zoologischen Station in Rovigno bezogen wurden, in der nähern und weitem Umgebung Tübingens gesammelt und möglichst genau bestimmt.

Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. FR. BLOCHMANN für die vielfache Unterstützung, die er mir bei meinen Untersuchungen zuteil werden ließ, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. R. HESSE zu vielem Dank verpflichtet für die zahlreichen Ratschläge und das große Interesse, das er dieser Arbeit stets entgegenbrachte.

Spezielle Untersuchungsmethoden.

Als Konservierungsflüssigkeiten dienten mir vor allem Sublimat-Essigsäure und ZENKER'sche Flüssigkeit neben gelegentlichen Versuchen mit reinem Sublimat, PERENYI'scher Flüssigkeit und Sublimat-Alkohol, die zwar für manche Zwecke ganz brauchbare Resultate liefern, im allgemeinen aber hinter den beiden erstgenannten zurückstehen. Bei den größern Formen wurde der vordere Teil des Kopfes, der die Stirnaugen trägt, mit dem Rasiermesser flach abgetragen und unmittelbar in die Fixierungsflüssigkeit fallen gelassen.

Neben der gewöhnlichen Einbettungsweise in Paraffin verwendete ich vielfach die kombinierte in Celloidin und Paraffin. Bei der letztern verfuhr ich nach der Methode von FIELD u. MARTIN (B. LEE u. MAYER, Grundzüge der mikroskopischen Technik, 1907, p. 116) mit der von SAMASSA angegebenen Modifikation, die sich in manchen Punkten vorteilhafter zeigt. Das Celloidingemisch wird in einer solchen Konzentration benützt, daß es nur einen dünnen Mantel um

das Objekt bildet, wodurch das Strecken der Schnitte auf dem mit Wasser befeuchteten Objektträger wesentlich erleichtert wird. Diese Methode gibt sehr befriedigende Resultate, insbesondere bei kleinern Objekten. HESSE hat, um auch von Tieren mit sehr derber Cuticula dünne Schnittserien anfertigen zu können, mit großem Erfolg die Cuticula von den Weichteilen abgelöst und zwar entweder nach der Härtung in Alkohol oder nach der Einbettung in Paraffin. Die letztere Methode scheint mir vorteilhafter zu sein, da sie eine bessere Schonung der Gewebe gewährleistet und mit größerer Sicherheit ausgeführt werden kann. Auf diese Weise war es möglich, bei sehr vielen Arten die Cuticula ohne Verletzung der Weichteile zu entfernen, manchmal jedoch mit Aufwendung eines größern Materials.

Die Färbung in Eosin und DELAFIELD'S Hämatoxylin, die meistens angewendet wurde, liefert gute Übersichtspräparate und läßt auch häufig manches von den Feinheiten erkennen. Zu der genauern Untersuchung, insbesondere der recipierenden Elemente, ist jedoch die Eisenhämatoxylin-Färbung nach M. HEIDENHAIN allen andern vorzuziehen. Da bei vielen Orthopteren mit dieser Färbung keine befriedigenden Resultate erzielt werden konnten, machte ich Versuche mit der von MALLORY angegebenen Dreifachfärbung (in: Z. wiss. Mikrosk., Vol. 18, p. 175). Nach Vorfärben mit Säurefuchsin und Beizen in Phosphormolybdänsäure wird in einem Gemisch von Anilinblau, Orange-G und Oxalsäure gefärbt. Wenn diese Färbung gut gelingt, was nach einigen Versuchen ohne Schwierigkeit zu erreichen ist, liefert sie vorzügliche Präparate insbesondere von solchen Objekten, die mit ZENKER'scher Flüssigkeit konserviert sind.

Um die beim Schneiden hinderlich werdende Luft aus den Tracheen zu entfernen, wurden die Objekte teilweise in der Konservierungsflüssigkeit für kurze Zeit ins Vakuum gestellt; hierbei ist auf langsame Druckverminderung zu achten, da sonst unbedingt Zerreißen in den feinem Tracheenästchen eintreten. Im allgemeinen kommt man jedoch ohne diese Behandlung aus; denn es genügt, sobald eine größere, noch mit Luft gefüllte Trachee angeschnitten ist, ein Umbetten des Objekts, um die Lücke mit Paraffin auszufüllen.

Zum Depigmentieren wurden die GRENACHER'sche und JANDER'sche Mischung (B. LEE u. MAYER, 1907, p. 278) benützt; letztere ist insbesondere bei resistenterm Pigment der erstern vorzuziehen.

Um Mißverständnissen, die sich bei der Orientierung ergeben könnten, vorzubeugen, mag noch bemerkt werden, daß ich unter

einem Frontalschnitt stets einen solchen verstehe, der die paarigen Stirnaugen zugleich in ihrer Längsachse schneidet, gleichgültig, ob der Kopf des Tieres vertikal oder horizontal gestellt ist. Der Querschnitt wird nicht auf den Kopf, sondern immer nur auf das Einzelauge bezogen und bezeichnet diejenige Schnittrichtung, die zur Längsachse des Ocellus senkrecht steht. Bei Insecten mit 2 Stirnaugen sind diese in der Regel schief nach vorn und außen gerichtet. Aus diesem Grunde kommt es vielfach vor, daß die Schnittrichtung nicht genau in der Sagittal- bzw. Frontalebene liegt, sondern mit diesen einen spitzen Winkel bildet, um den Ocellus längs zu treffen.

Eine historisch-kritische Übersicht über die vorhandene Literatur glaube ich nicht geben zu sollen. Nur auf die Stirnaugen der Hymenopteren möchte ich hier ganz kurz hinweisen, um sie leichter zum Vergleich heranziehen zu können, wogegen die Arbeiten über die hemimetabolen Insecten bei der Behandlung der einzelnen Gruppen Berücksichtigung finden werden.

Die Ocelle der Hymenopteren bestehen aus 2 Schichten. Die distale oder corneogene Schicht ist durch die meist sehr mächtig ausgebildete Linse auf eine schmale Lage zusammengedrängt. Die proximale Schicht ist zur Retina differenziert. Sie besteht aus langgestreckten Zellen, die an ihrem proximalen Ende in eine Nervenfaser ausgezogen sind. Über die Anordnung der Sehzellen in der Retina war GRENACHER der Ansicht, daß zu jedem recipierenden Element, dem sogenannten Stäbchen, eine Sehzelle gehört. Demgegenüber haben REDIKORZEW und HESSE unzweifelhaft dargelegt, daß die Sehzellen in der Retina der Stirnaugen stets in Gruppen stehen. So sind es bei den Apiden und Vespiden in der Regel 2 Zellen, die an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt sind. Vielfach tun dies auch 3 oder 4 Zellen. Daher muß man die Stäbchen in den Ocellen der Insecten als typische Rhabdome, die aus einzelnen Rhabdomeren zusammengesetzt sind, ansehen und kann sie füglich mit den Rhabdomen in der Retinula der facettierten Augen vergleichen, wenn man auch besser die Bezeichnung „Retinula“ nur für die Facettenaugen anwendet, da die Sehzellengruppen in den Facettengliedern durch die besondere Pigmenteinhüllung und einen eignen dioptrischen Apparat sich viel mehr als eine Einheit abgrenzen lassen als die Sehzellengruppen in den Stirnaugen.

Die Stäbchen besitzen in den Augen der Arthropoden eine all-

gemeine Verbreitung. HESSE hat bei einer großen Anzahl von Arten ihren feinem Bau untersucht. Er konnte feststellen, daß sie ganz allgemein durch Verschmelzung von Stiftchensäumen entstehen, mit denen die Sehzellen in bestimmter, bei den einzelnen Arten konstanter Anordnung ausgestattet sind. In den einzelnen Stiftchen sieht er die verdickten Enden von Neurofibrillen. Der Grad der Verschmelzung der Stiftchen ist ein ganz verschieden hoher. Während bei manchen Crustaceen die Verhältnisse noch so ursprünglich liegen, daß die Stiftchensäume sich fast rein erhalten haben, ist bei den Insecten (mit Ausnahme einiger Dipteren und Libellen) die Verschmelzung in der Regel schon sehr weit fortgeschritten, so daß meist nur noch die mehr oder weniger deutliche Querstreifung des Stäbchens und die fibrilläre Struktur des Plasmas in den Sehzellen auf seine Entstehung aus einem Stiftchensaum hinweist.

Was die Entwicklung der Stirnangen anlangt, so sollen hier in Kürze die wichtigsten Ergebnisse, die REDIKORZEW bei der Honigbiene festgestellt hat, folgen. Die erste Anlage des Ocellus erscheint als lokale Verdickung der Hypodermis, die durch eine größere Anhäufung von Kernen sich kundgibt. Dann folgt durch Auseinanderrücken der zuerst einschichtig angeordneten Zellen die Differenzierung in die distale oder corneogene und die proximale oder Retina-Schicht. Die corneogene Schicht erfährt infolge ihres starken Wachstums eine flache zentrale Einstülpung, die ohne Bedeutung ist. Erst spät, wenn die Puppe beinahe zum Schlüpfen reif ist, wird fast die ganze corneogene Zellenlage in die Linse umgebildet, so daß sie dieser nur noch als dünner Belag dicht anliegt. Die Sehzellen setzen sich sehr früh durch den Sehnerv mit dem Gehirn in Verbindung. Die Rhabdome werden ebenfalls schon bei jungen Stadien angelegt.

CARRIÈRE ist wohl der erste, der darauf hingewiesen hat, daß die Stirnangen der Insecten durch einen Delaminationsprozeß entstehen. PATTEN ist auf Grund von Untersuchungen an *Vespa sp.* (1887) der Ansicht, daß die Zweischichtigkeit der Retina entweder durch Invagination oder durch Delamination entsteht. Einen sichern Entscheid will er nicht treffen, wenn er auch das erstere für wahrscheinlicher hält. Später (1890) spricht er sich dahin aus, daß die beiden Schichten in den Stirnangen der Wespe durch Delamination aus einer ursprünglich einschichtigen Zellenlage hervorgegangen sind. Wie oben erwähnt, kommen auch REDIKORZEW und ZAVREL zu dem Resultat, daß die Zweischichtigkeit der Stirnangen bei den

Hymenopteren auf Grund eines Delaminationsprozesses entsteht, so daß die Richtigkeit dieser Angaben wohl genügend verbürgt ist.

Demgegenüber stellt v. REITZENSTEIN fest, daß die Stirnaugen von *Periplaneta* und *Cloëon* durch einen Einfaltungsprozeß entstehen. Er meint auch nach einigen Präparaten, die er von einer Wespe hergestellt hat, die Ansicht aussprechen zu können, daß die Entwicklung der Hymenopteren-Ocelle ebenfalls auf einer Invagination beruht. Auf seine Angaben, die, wie sich zeigen wird, einer genauen Nachprüfung nicht standhalten, werde ich bei der Besprechung der Entwicklung der Ocelle bei den Orthopteren und Ephemeriden eingehen.

Früher war man gewohnt, die einfachen Augen der Insecten, die Augen der Insectenlarven und die der Spinnen gemeinsam zu behandeln und miteinander zu vergleichen, was zu mannigfachen Mißverständnissen Anlaß gab. Seitdem durch die Untersuchungen von LOCY, MARK und HENTSCHEL festgestellt ist, daß sich die Augen der Spinnen ganz abweichend von den einfachen Augen der Insecten entwickeln, werden die Augen der Spinnen als besondere Gruppe abgetrennt. HESSE empfiehlt auch, und zwar mit Recht, die Stirnaugen der Insecten-Imagines und die Seitenaugen der Insecten-Larven zu unterscheiden. Die holometabolen Insecten besitzen in der Regel während ihres Larvenlebens eine mehr oder weniger große Zahl von einfachen Augen, da die Facettenaugen mit wenigen Ausnahmen (*Corethra*) erst während der Puppenruhe ausgebildet werden und so nur bei den Imagines funktionieren können. HESSE hat eine große Anzahl dieser Larvenaugen untersucht und auf die große Mannigfaltigkeit ihres Baues hingewiesen. Irgend welche Beziehungen der Larvenaugen (mit Ausnahme der Thendrediniden-Larven) zu den Stirnaugen der Imagines konnte er nicht finden. Im Gegenteil, er sucht sie im Zusammenhang mit den Facettengliedern der zusammengesetzten Augen zu bringen.

In der vorliegenden Arbeit sollen nur die Stirn- oder Scheitelaugen der Insecten Berücksichtigung finden. Bei den hemimetabolen Insecten fehlen die Larvenaugen vollkommen; denn die aus dem Ei schlüpfende Larve gleicht schon im wesentlichen der Imago und ist daher gleich von Anfang an mit Facettenaugen ausgestattet. Die Stirnaugen, soweit sie überhaupt vorkommen, entwickeln sich in der Regel langsam, so daß sie ihre volle Ausbildung erst bei den fertigen Insecten erlangen.

I. Orthopteren.

Die Orthopteren in engem Sinne sind größtenteils mit Stirn-
augen ausgestattet. In den allermeisten Fällen finden sie sich in
der Dreizahl; bei manchen Gruppen, z. B. den Forficuliden und vielen
Phasmiden (*Bacillus rossi* FABR.), fehlen sie ganz, während in seltenen
Fällen nur das mittlere geschwunden ist.

Im allgemeinen fanden diese Organe trotz ihrer manchmal nicht
unbeträchtlichen Größe nur wenig Beachtung, da ihnen fast immer
die schon äußerlich auf ein Sehorgan hindeutende Linse fehlt, ebenso
wie eine in die Augen fallende Pigmentierung. Über den feineren
Bau dieser Gebilde sind unsere Kenntnisse bislang noch recht
dürftig. Den Grund hierfür glaube ich teilweise in der schwierigen
Behandlung der meist mit sehr derber Cuticula versehenen Orthop-
pteren finden zu sollen, teilweise auch in der Schwierigkeit der
Einzeluntersuchung. Durch die Bearbeitung einer großen Anzahl
nahe verwandter Arten soll festgestellt werden, inwieweit der Bau
der Ocelle bei den einzelnen Arten einer Gruppe differiert und in
welchem Umfange man daher auf Grund von Befunden nur an einer
Art zu der Verallgemeinerung dieser Befunde auf die ganze Gruppe
berechtigt ist. Durch eignes Sammeln im Sommer des Jahres 1907
war es mir möglich, von den einheimischen Orthopteren ein um-
fassendes Material zur Verfügung zu haben. Es dürfte kaum etwas
Wesentliches fehlen, wenn ich auch von den Locustiden eine größere
Vollständigkeit solcher Formen gewünscht hätte, bei denen rück-
gebildete Ocelle vorkommen.

A. Blattiden.

Untersucht wurden:

Periplaneta orientalis L.

Blatta germanica L.

Ectobia lapponica L.

Die Ocelle der Blattiden, die sich zu zweien vorfinden, sind
schon seit langem bekannt. Es sind die von den Autoren als
„Fenster“ bezeichneten weißen Flecke. CARRIÈRE ist der erste, der
diese Gebilde auf Schnitten untersuchte; er beschränkt sich darauf,
festzustellen, daß sie von einer großen Menge von Zellen, deren
Kerne in 2 Schichten angeordnet sind, gebildet werden und daß die
Stäbchen an das „ebene durchsichtige Chitin“ anstoßen. Von ihm

stammt auch die Annahme, daß diese Organe als rückgebildete Ocelle anzusehen sind, was er aus ihrer Struktur und dem gänzlichen Mangel des Pigments und eines lichtbrechenden Körpers schließt. Merkwürdigerweise wird an dieser Ansicht noch in den neuern Arbeiten festgehalten.

V. REITZENSTEIN beschäftigte sich mit den Stirnaugen von *Periplaneta*, um deren Entwicklung zu studieren. Auf seine Angaben werde ich besser erst dann eingehen, wenn ich eine genaue Schilderung des Baues dieser Ocelle gegeben habe.

Bei der Richtigstellung früherer Behauptungen betreffs der Innervierung der Ocelle von *Periplaneta* und *Blatta* untersuchte HALLER ebenfalls deren feinem Bau; er gelangt jedoch, gestützt auf die von V. REITZENSTEIN aufgestellten Angaben über die Entwicklung, zu ganz unzutreffenden Vorstellungen, auf die ich ebenfalls nachher zurückkommen werde.

1. *Periplaneta orientalis*.

Die Stirnaugen liegen bei *Periplaneta* wenig dorsal- und medianwärts von der Insertion der Antennen und sind bei oberflächlicher Betrachtung deutlich als weiße, schwach elliptische Flecke zu erkennen. Äußerlich ist die Anwesenheit einer Linse nicht wahrzunehmen; auf dem Durchschnitt zeigt sich, daß eine solche vorhanden ist und zwar als mäßig starke, durchsichtige, nach innen vorgewölbte Verdickung des Chitins; seitlich geht sie in die den Körper bedeckende Cuticula über. An der Übergangzone ist diese auf ihrer Außenseite dunkel pigmentiert, so daß eine elliptische Öffnung zum Durchtritt der Lichtstrahlen frei bleibt.

Die Linse wird von der ihr unmittelbar anliegenden Zellenlage abgeschieden, die ich die „corneogene“ Schicht benennen werde. Vielfach wird sie auch „lentigene“ Schicht genannt. Da es häufig nicht zur Ausbildung einer Linse kommt, ist der erstern Bezeichnung der Vorzug zu geben. Die Corneagenzellen liegen dicht nebeneinander mit großen länglichen, zuweilen auch rundlichen Kernen. Sie stoßen mit ebener Fläche an die Linse an, während sie nach unten vielfach in spitze Zipfel ausgezogen sind, die sich zwischen die Sehzellen einschieben. Seitlich gehen sie fast unmerklich in die angrenzende Hypodermis über, die ein einschichtiges Epithel von nur geringer Dicke darstellt.

Proximad von dieser, insbesondere auf dünnen Schnitten sehr deutlichen Zellschicht liegt eine mächtige Anhäufung von Seh-

zellen, die man besser nicht als *Retina* bezeichnet, da die recipierenden Elemente eine regelmäßige Anordnung nicht erkennen lassen. Färbungen mit Eisenhämatoxylin oder besser nach MALLORY zeigen, daß die zahlreichen Sehzellen zu Gruppen vereinigt und die recipierenden Elemente als typische Rhabdome ausgebildet sind. Sehr auffallend ist, daß die recipierenden Elemente nicht nach dem einfallenden Licht gerichtet sind wie bei den bisher bekannten Stirn-*augen* der *Insecten*, sondern vollkommen richtungslos durcheinander liegen. Die Sehzellen finden sich auch nicht etwa nur in einer Lage, sondern sie sind unregelmäßig geschichtet, so daß im allgemeinen 5—8 Sehzellen übereinander zu liegen kommen. Es ist daher nicht leicht festzustellen, ob die Rhabdome im einzelnen Falle längs oder quer getroffen sind. Ebenso entstehen Schwierigkeiten bei der Frage, wieviel Sehzellen an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt sind. Nach den Schnittbildern muß man annehmen, daß sowohl 2 als auch 3 und 4 Zellen zu einer Gruppe zusammentreten, da sich sehr häufig Y- und Xförmige Querschnitte neben stabförmigen finden. Die Sehzellen sind nicht wie sonst bei regelmäßiger Anordnung länglich prismatisch, sondern sie haben eine unregelmäßige, rundliche Form und zeigen auf dem Schnitte infolge gegenseitiger Abplattung polygonale Umrisse. Die Kerne liegen zumeist in der Mitte der Zelle, den Stäbchen etwas genähert. Sie sind nicht sehr groß und rundlich, so daß sie sich von den länglichen *Corneagenzellkernen* leicht unterscheiden lassen. Die Rhabdome sind, wie Fig. 1 zeigt, sehr deutlich und zahlreich. Man kann mit Sicherheit erkennen, daß sie auf den Grenzlinien der Sehzellen liegen und sich nur auf einen geringen Teil der Oberfläche der Zellen ausdehnen. Über ihre feinere Zusammensetzung aus Stiften kann ich trotz mannigfacher Versuche keine sichern Angaben machen, da die Richtungslosigkeit auf die genaue Orientierung und damit auch auf die Untersuchung des feineren Baues sehr störend einwirkt. Um das Stäbchen befindet sich stets ein dunkler Hof; ich kann aber in ihm weder große *Alveolarräume*, wie sie REDIKORZEW mehrfach beschrieben hat, noch auch *Neurofibrillen* mit Sicherheit erkennen, wenn sich auch häufig eine gewisse Längsanordnung der stärker färbbaren Substanz in der unmittelbaren Umgebung der Stäbchen nicht verkennen läßt. Durch das Vorkommen von Rhabdomen ist der Bereich der Sehzellen genau begrenzt. Distal stoßen sie an die *corneagene Schicht* an, deren Zellen im Gegensatz zu den Sehzellen regelmäßig unter der Linse angeordnet sind. Eine scharfe Grenzlinie ist nicht vorhanden, da

die zuoberst liegenden Sehzellen sich vielfach zwischen die proximalen Enden der Corneazellen einschieben.

Auf die Sehzellenmasse folgt proximad das Tapetum. Mit der MALLORY'schen Färbung wird es tiefblau und hebt sich dann gegen die Retina scharf ab, wie es in Fig. 1 ausgeführt ist. Die Tapetumzellen sind größer als die Sehzellen und haben eine faserige plasmatische Grundlage. Die Zellgrenzen sind daher nicht immer deutlich zu erkennen. Die Zellen selbst sind mit einer feinkörnigen Substanz angefüllt, die durch die Behandlung bei der Färbung verschwindet. Bei dem vollständigen Pigmentmangel übernimmt das Tapetum den Abschluß des Ocellus nach innen zu. Es hat je nach der Gestalt des Ocellus die Form einer mehr oder weniger flachen Schale von nahezu gleicher Wandstärke. Zwischen die Sehzellen hinein erstrecken sich zahlreiche Fortsätze, welche die zu diesen gehenden Nervenfaserbündel teilweise begleiten. Daß diese Schicht ein Tapetum ist, zeigt folgendes Verhalten unzweideutig. An dem aufgeklebten Paraffinschnitt ist unter dem Mikroskop bei durchfallendem Licht die fragliche Schicht als dunkle Masse leicht kenntlich, während sie sich bei auffallendem Licht durch einen starken Glanz bemerkbar macht. Zu demselben Ergebnis führt die Untersuchung des frischen Ocellus. Diese Erscheinung verschwindet durch längeres Verweilen im Alkohol, da in ihm die Körnchen, auf deren Lichtbrechung das Leuchten beruht, gelöst werden.

Der verhältnismäßig dünne Sehnerv umfaßt den Ocellus von unten her mit breiter Basis und tritt an dessen innerer Seite aus, um in gestrecktem Verlauf zum Gehirn zu gelangen. In der schalenförmigen Ausbreitung des Sehnerven findet man vielfach Kerne, die wohl zu Stützzellen gehören. Sie sind mit denen identisch, die REDIKORZEW unter der Bezeichnung „Zwischengewebe“ zusammenfaßt. An Präparaten, die nach MALLORY behandelt sind, durchsetzen die violetten Nervenfasern in größeren oder kleinern Bündeln das Tapetum und lassen sich mit großer Deutlichkeit gegen die blauen Tapetumfasern abgrenzen, während ihr Verlauf zu den Sehzellen sich nicht leicht verfolgen läßt.

Von dieser Schilderung der Ocelle weichen sowohl v. REITZENSTEIN als auch HALLER nicht unbedeutend ab. Der erstere schreibt am Schlusse seiner Arbeit über die Ocelle von *Periplaneta*: „Es kommt also weder zur vollständigen Differenzierung eines Glaskörpers und einer Retina mit Rhabdomen, noch zur Ausbildung von einem Tapetum und, was das Auffallendste ist, von Pigment.“ Daß

v. REITZENSTEIN nur mit dem letzten Zusatz im Recht ist, geht aus den vorigen Ausführungen klar hervor. Da er nur über dicke Schnitte verfügte und wie er selbst angibt, lediglich mit Hämatoxylin färbte, war die Untersuchung für ihn sehr erschwert.

Die Entwicklung des Ocellus sucht er auf eine Invagination der Hypodermis zurückzuführen, etwa wie sie für die Hauptaugen der Spinnen beschrieben ist. Er gibt eine einleuchtende schematische Darstellung dieses Vorgangs als Textfigur. Auf seinen Zeichnungen kann man diesen Prozeß weniger leicht verfolgen. Für eine Einstülpung spricht deutlich nur die fig. 1 durch die Anordnung ihrer Kerne. Derartige Bilder habe ich auch erhalten; aber bei der Betrachtung eines solchen Schnittes noch im Paraffin zeigt sich bereits die dunkle bzw. glänzende Substanz, die für ein Tapetum charakteristisch ist. Meiner Ansicht nach ist der Hohlraum zwischen der 2. und 3. Schicht in seiner fig. 1 durch die große Ausdehnung der Tapetumzellen, die in dem proximalen Teile der Anlage liegen, bedingt. Es bedarf nur geringer Schematisierung, um in diesem Bilde die Kerne in die in seiner fig. 1 angedeutete Einfaltungslinie zu bringen. Seine weiteren Abbildungen sind für eine Einstülpung nicht zwingend. Bei *Gryllotalpa vulgaris*, die ein weit günstigeres Objekt für die Untersuchung darstellt, werde ich auf die Entwicklung der Ocelle zurückkommen.

Was die Einteilung der verschiedenen Invaginationsschichten anlangt, so ist die corneogene Zellenlage, die v. REITZENSTEIN von den darunterliegenden Sehzellen nur bei Larven unterscheiden konnte, die oberste Schicht. Die Sehzellenmasse nennt er die retinogene Schicht, da er keine Rhabdome in ihr auffinden konnte, und betrachtet sie als erste Invaginationsschicht. Die postretinale Membran mit dem Sehnerven und „einzelnen zwischen die Nervenbündel eingestreuten großen Zellen, die wahrscheinlich mit einem Tapetum identisch sind,“ stellt die zweite Invaginationsschicht vor. Er wechselt dabei, wie aus seiner Fig. 4 und 5 ersichtlich ist, das Tapetum wegen seines faserigen Aussehens teilweise mit dem Sehnerven, der sich jedoch erst proximad von diesem ausbreitet.

Auffallend ist auch die Art und Weise, wie sich v. REITZENSTEIN die Innervierung vorstellt. Bei einer inversen Retina treten die Nervenfasern an den den einfallenden Lichtstrahlen zugekehrten Enden der Sehzellen aus, was in ihrer Entstehung seine Erklärung findet. v. REITZENSTEIN nimmt dagegen trotz der inversen Retina an, daß die Nervenfasern an den proximalen Enden der Sehzellen

austreten. Da er diese Ansicht bei *Cloëon* genauer ausgeführt hat, soll sie auch dort erst Berücksichtigung finden.

Wenn nun auch v. REITZENSTEIN trotz mancher Unklarheiten mit der Deutung des Baues der fertigen Ocelle im allgemeinen das Richtige getroffen hat, so hat sich HALLER mehr von der Wirklichkeit entfernt, wenn er, in der Annahme des v. REITZENSTEIN festgestellten Entwicklungsprozesses, eine von diesem abweichende Deutung der einzelnen Schichten gibt. Er meint sogar, diesen Entwicklungsgang noch bei der Imago bestätigen zu können, und bildet auch die einzelnen Umbiegungsstellen der Schichten ab (Fig. 2). Ferner beschreibt er eine stark nach innen, zapfenartig vorspringende Linse; eine derartige Ausbildung konnte ich trotz besonderer Aufmerksamkeit bei der Durchsicht mehrerer Serien männlicher und weiblicher Imagines nicht finden.

Als oberste Schicht betrachtet HALLER im Unterschied von v. REITZENSTEIN die corneogene Zellenlage und die Sehzellenmasse. Er nennt sie die „Epithellage und Ganglienzellenlage der Linsenschicht“. Er erklärt also die Sehzellen für Ganglienzellen und zwar wegen ihrer unregelmäßigen Form und der Nervenfasern, die aus dem Sehnerven in sie übergehen. Ganz richtig hat er ihre Entstehung aufgefaßt, wenn er sagt, daß die Corneagenzellenlage Ganglienzellen abschnürt, mit denen sie im Zusammenhang bleibt. Die von mir als ein Tapetum angesprochene Schicht hat er im Gegensatz zu v. REITZENSTEIN als gesonderte Zellenlage erkannt und hält sie für die erste Invaginationsschicht. Wenn er aber diese sogenannte „Mittelschicht“ für die retinogene hält, kann ich ihm keineswegs beipflichten.

2. *Blatta germanica*.

Diese Art zeigt im Bau der Stirnaugen im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie *Periplaneta*. Auf dem Durchschnitt erscheint die Gestalt des Ocellus flach. Eine linsenartige Verdickung der Cornea kann man kaum andeutungsweise erkennen. Die corneogene Schicht ist sehr dünn, so daß sie leicht übersehen werden kann. Die Sehzellenmasse hat entsprechend der flachen Gestalt des Ocellus eine geringe Mächtigkeit. Die Sehzellen sind meist zu dreien gruppiert. Das Tapetum weist im Vergleich mit der Ausdehnung der Sehzellen eine bedeutende Entwicklung auf. Es ist flach schalenförmig. Die Fortsatzbildungen zwischen den Sehzellen sind nur ganz wenig ausgebildet.

3. *Ectobia lapponica*.

Die Stirnaugen sind als schwach glänzende Punkte leicht zu erkennen. Die Cornea zeigt nur eine ganz geringe Verdickung, der wohl kaum eine bedeutungsvolle sammelnde Wirkung zukommen dürfte. Die corneogene Schicht ist deutlich. Die Sehzellen haben große rundliche Kerne und liegen in 4—6 Lagen übereinander. Die Rhabdome sind meist stabförmig und sehr zahlreich. Das Tapetum hat in Anlehnung an die Gestalt des recipierenden Abschnitts eine becherartige Form und reicht seitlich bis nahe an die Hypodermis. Die Innervierung und die allgemeinen Lagebeziehungen weichen von *Periplaneta* nicht ab.

B. Grylliden.

Untersucht wurden:

- Gryllus domesticus* L.
- Gryllus campestris* L.
- Nemobius sylvestris* F.
- Gryllotalpa vulgaris* L.

Die Grylliden besitzen mit Ausnahme von *Gryllotalpa vulgaris* 3 Stirnaugen. Diese erscheinen am Kopf als weißliche Punkte, wie LEYDIG schon bemerkt hat. Diese Farbe rührt nach seinen Untersuchungen an isolierten Augen der Feldgrille von einer bei auffallendem Licht weißen, bei durchgehendem Licht dunklen Substanz her, die er als „weißes Pigment“ bezeichnet. Diese Pigmentmasse bildet eine becherartige Vertiefung, nach außen umfaßt von einer zellig-faserigen Masse, welche die Fortsetzung des Sehnerven ist; innerhalb jener bezeichnet er die recipierenden Elemente als „Gallertkolben“. Da seit LEYDIG'S Arbeiten, die er fast nur an frischem Material mit Hilfe des Messers und der Nadel ausführte, keine weiteren Mitteilungen vorliegen, so erschien eine Untersuchung mit den neuern Methoden angezeigt.

1. *Gryllus domesticus*.

Der Kopf der Hausgrille ist dunkelbraun mit 2 hellern Querbinden, so daß die Stirnaugen nicht so ohne weiteres in die Augen fallen, wie bei der Feldgrille. Die seitlichen sitzen wenig dorsal- und medianwärts von der Insertion der Antennen in der rostrad gelegenen hellern Querbinde und zwar an der Stelle, wo die Stirn

lateral gegen den Rand der Facettenaugen und die Antennenbasis umbiegt. Das mittlere Stirnauge liegt tiefer als die beiden seitlichen, ungefähr auf der Verbindungslinie der Ursprungsstellen der Antennen. Die eben erwähnte Lagerung der seitlichen Ocelle ist wichtig, da auf diese Weise ihr Sehfeld nach den Seiten hin verschoben wird. Die Stirnaugen bekommen also Lichtreize von 3 verschiedenen Richtungen: das mittlere von vorn, die seitlichen von der Seite und etwas von vorwärts. Denn die Längsachsen der letztern bilden miteinander nicht eine gerade Linie, sondern nur einen sehr stumpfen Winkel, dessen Spitze nach hinten gerichtet ist.

Bei äußerlicher Betrachtung zeigt sich das mittlere Stirnauge als spaltförmiger, quergestellter weißlicher Fleck. Wie aus einem Sagittalschnitt hervorgeht, bildet die Längsachse des Ocellus mit der Cuticula rostrad einen stumpfen Winkel, so daß das Sehfeld nach vorn und unten gerichtet ist.

Die Cuticula über dem medianen Ocellus ist stark verdickt und bildet eine Linse von eigentümlicher Form (Fig. 2). Sehr merkwürdig erscheint, daß unmittelbar an dieser auf der Ventralseite ein kräftiger Muskel sich anheftet. Es drängt sich ohne weiteres der Gedanke auf, daß man es hier mit einer Einrichtung zu tun hat, die zur Bewegung des Auges dient. Eine genauere Untersuchung zeigt jedoch, daß dieser Muskel nach längerem Verlauf zu der Oberlippe geht. Da diese ein leicht bewegliches Organ ist, muß man die Linse als Punctum fixum des Muskels betrachten, insbesondere auch, da die Cuticula in ihrer Nähe dicker ist als an der Oberlippe. Eine für das Sehen bedeutungsvolle Bewegung der Linse halte ich daher für ausgeschlossen, wenn sie vielleicht auch bei energischer Kontraktion des Muskels ihre Lage in geringstem Maß ändern mag.

Die Linse wird von den Corneazellen abgeschieden. Diese sind ziemlich lang und haben kleine rundliche Kerne. Ihr Plasma färbt sich mäßig stark; die Zellgrenzen treten dagegen deutlich hervor. Gegen die Sehzellen heben sie sich infolge ihrer regelmäßigen Anordnung und ihres färberischen Unterschieds ab, jedoch ohne scharfe Grenze. Nach der Dorsalseite zu gehen sie in die ziemlich niedrige Hypodermis über, die reichlich Pigment führt. Mundwärts erreichen sie eine ansehnliche Länge, biegen dann plötzlich entsprechend der Form der Linse um und gehen in die durch den Muskelansatz faserig differenzierten Hypodermiszellen über, die nur wenig Pigment führen. Diese irisartige Pigmentierung tritt

besonders hervor, wenn von einem in Paraffin eingebetteten Kopfe die Cuticula abgelöst ist. Mit der Lupe erkennt man einen dunklen Gürtel von elliptischer Form; auf der Dorsalseite ist er schmal und intensiv schwarz, während er auf der Ventralseite breiter, aber weniger intensiv gefärbt ist. Diese Pigmentanhäufung hat den Zweck, im Verein mit der auf der Außenseite der Cuticula sich findenden Pigmentierung, seitliche Lichtstrahlen von den Sehzellen fern zu halten. Wie sich aus Fig. 2 ergibt, braucht das Licht auf der Dorsalseite nur die dünne Hypodermis zu durchsetzen, um zu den lichtempfindlichen Zellen zu gelangen; hier ist sonach eine viel dichtere Pigmentierung nötig als rostralwärts, wo die Lichtstrahlen mehrere Hypodermiszellen nacheinander durchsetzen müssen, so daß weniger Pigment in den einzelnen Zellen sie trotzdem unwirksam macht. Es mag noch bemerkt werden, daß die corneogene Zellschicht bei manchen Individuen nicht immer die angegebene Ausbildung aufweist, sondern sich aus niedrigen Zellen ohne scharfe Grenzen zusammensetzt, so daß sie mehr an das Aussehen bei den Blattiden erinnert.

Unter den Corneagenzellen gewahrt man auf dem Sagittalschnitt eine große Anzahl von Sehzellen mit kleinen rundlichen Kernen. Die Rhabdome liegen, wie bei den Blattiden, wirt durcheinander und lassen keine Orientierung erkennen. Sie werden zumeist von 2 oder 3 Zellen gebildet; mitunter findet man auch solche, die 4 Zellen oder vielleicht noch mehr angehören. Sie liegen, wie man leicht erkennen kann, an den Berührungsflächen der Sehzellen und nehmen nicht etwa allmählich an Dicke ab, sondern sie sind an ihren Enden scharf abgeschnitten. Eine Zusammensetzung aus 2 Plättchen, den Anteilen der Sehzellen entsprechend, läßt sich nirgends feststellen. Die Stäbchen sind derb und ziemlich kurz. Sie werden von einem dunklen Hof umgeben, der noch deutlicher als bei *Periplaneta* eine quere fibrilläre Streifung zeigt. Es ist jedoch nicht möglich, dieselbe weiter in den Sehzellen zu verfolgen.

Die Anordnung der Sehzellen auf dem Medianschnitt geht aus Fig. 2 hervor. Ein Querschnitt wenig unter der corneagenen Schicht zeigt die Sehzellenmasse in ihrer größten Ausdehnung. Sie hat die Form einer Ellipse mit 0,17 mm und 0,28 mm langen Durchmesser. Sie ist mit Rhabdomen dicht besät. Ihre Zahl auf einem solchen Querschnitt beträgt ungefähr 250. Das Tapetum bildet um die Sehzellen eine 0,02 mm breite elliptische Umrahmung.

Das Tapetum tritt bei dieser Form mit einer Deutlichkeit auf, wie sie sonst nicht zu finden ist. Gegen die Sehzellen hebt es sich scharf ab, da es von ziemlich großen Zellen gebildet wird, deren Grenzen deutlich hervortreten. Um seine Einheitlichkeit noch vollständiger zu machen, fehlen die Fortsatzbildungen nach innen zu, die sich bei *Periplaneta* und den Locustiden reichlich finden. Die Tapetumzellen haben ein wenig faseriges Aussehen und sind mit einem feinkörnigen Inhalt von dem früher geschilderten optischen Verhalten angefüllt, der ebenfalls durch die Behandlung bei der Färbung verschwindet. An manchen Stellen wird das Tapetum von Bündeln des Sehnerven durchbrochen, die zu den Sehzellen gehen. Diese Nervenfaserbündel kann man auch bei der Eosin-Hämatoxylin-Färbung leicht von dem Tapetum unterscheiden. Das Tapetum als Ganzes hat eine schalenförmige Gestalt; selten begegnet man Tracheen, die in das Tapetum eindringen, wie es in Fig. 2 angedeutet ist. Der Sehnerv, der breit am Ocellus ansetzt, geht nach kurzem, geknicktem Verlauf in das Gehirn über, wo sich seine Fasern noch bis zur Mitte hin verfolgen lassen.

Die paarigen Ocelle weichen in ihrem Bau nur unwesentlich von dem unpaaren ab. Sie sind flacher als dieser und etwas breiter. Die Cornea ist nur ganz wenig linsenartig verdickt. Die Corneazellen sind niedrig, so daß sie eine dünne Lage bilden. Die Sehzellen sind sehr zahlreich. Das Tapetum hat die Form einer flachen Schale. Die Sehnerven treten, wie bei *Periplaneta*, nach kurzem gestrecktem Verlauf je in die seitlichen Gehirnhälften ein.

2. *Gryllus campestris*.

Bei der Feldgrille treten die Stirnaugen ihrer weißlichen Farbe wegen deutlich hervor, da der ganze Kopf einheitlich schwarz pigmentiert ist. Die seitlichen haben eine runde Form, während das wenig tiefer liegende mittlere wie bei der Hausgrille einen quergestellten Spalt vorstellt, der in seiner Ausdehnung einem ziemlichen Wechsel unterworfen ist, was ich, gestützt auf noch weitere Befunde, auf eine beginnende Reduktion des mittlern Ocellus zurückführen zu sollen glaube. Manchmal ist es nur mit Hilfe der Lupe zu erkennen. LEYDIG erwähnt nur die beiden seitlichen „Neben-Augen“, woraus ich allerdings nicht ohne weiteres schließen will, daß er das mittlere nicht gekannt hat.

Die Cornea der seitlichen Ocelle zeigt nur eine ganz unbedeutende Verdickung. Sie ist klar durchsichtig, während die an sie

angrenzende Cuticula auf der Außenseite dunkel pigmentiert ist. Die corneogene Schicht ist nicht immer ganz gleich ausgebildet; bei manchen Individuen besteht sie nur aus einer flachen Lage oberflächlich angeordneter Zellen, die von den stäbchentragenden Sehzellen leicht zu unterscheiden sind; bei andern sind die Corneazellen länglich mit deutlichen Zellgrenzen; hierbei färbt sich ihr Inhalt nur wenig oder gar nicht.

Der recipierende Teil des Ocellus setzt sich aus einer großen Anzahl von Sehzellen zusammen. Diese sind ziemlich klein, mit rundlichen Kernen und haben eine unregelmäßige Form. Zu der Bildung der Rhabdome treten 2—4 Zellen zusammen. Diese sind wohl kräftig, aber in der Regel kurz. Bei einer gelungenen Färbung mit Eisenhämatoxylin sind sie intensiv schwarz und heben sich deutlich von dem umgebenden Plasma ab. Sie sind so zahlreich, daß ein senkrecht zur Cornea einfallender Lichtstrahl im allgemeinen 6—12 Stäbchen erregen wird.

Mit dieser mächtigen Ausbildung des recipierenden Abschnitts hängt die Form des Tapetum zusammen, das die Gestalt eines tiefen Bechers mit nahezu gleichstarken Wandungen aufweist. Es ist deutlich aus Zellen zusammengesetzt und reicht seitlich fast bis an die Hypodermis. Es ist nicht so einheitlich wie bei der Hausgrille, sondern die Zellen haben eine unregelmäßige Form und ein faseriges Aussehen, wenn die in sie eingelagerten Körnchen aufgelöst sind. Sie entsenden kleine Fortsatzbildungen zwischen die Sehzellen. Das Tapetum ist nichts anderes als die weiße Pigmentmasse, deren Aussehen LEYDIG ganz richtig geschildert hat. Die Nervenfasern durchdringen es in kleinern Bündeln und lassen sich mit aller Deutlichkeit bis in die Mitte der Sehzellenmasse hinein verfolgen.

Der mittlere Ocellus weist den seitlichen gegenüber einige Besonderheiten auf. Die Linse hat ein ganz eigentümliches Aussehen. Durch die Insertion des Oberlippenmuskels ist sie noch mehr in Mitleidenschaft gezogen als bei der Hausgrille. Der mundwärts gelegene Teil zieht sich in einen langen Fortsatz aus, an dessen Oberfläche sich der sehr kräftige Muskel anheftet. An dem dorsalen Teil der Linse ist auf der Innenseite eine rundliche Erhebung, die ihrerseits wieder sammelnd wirkt. Das Chitin der Linse ist nicht ganz klar durchsichtig, sondern wenig gelblich.

Die corneogene Schicht besteht aus schmalen länglichen Zellen, deren Inhalt sich nicht färbt, sondern glasartig durchsichtig bleibt. Die Kerne liegen in den basalen Teilen der Zellen. Die angrenzende

Hypodermis ist dunkel pigmentiert. Auf der dorsalen Seite ist sie wenig verdickt. Die stärkere Pigmentierung an dieser Stelle entspricht der bei der Hausgrille beschriebenen irisartigen Pigmentanhäufung.

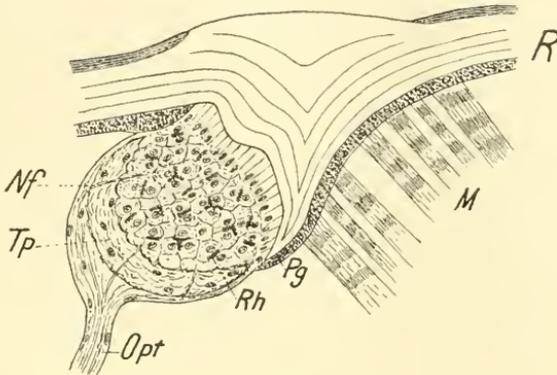


Fig. A.

Gryllus campestris. Medianocellus. Sagittalschnitt.

R rostral. *M* Muskel. *Pg* Pigment. *Rh* Rhabdom. *Nf* Nervenfasern.
Tp Tapetum. *Opt* Sehnerv.

30:1.

Der recipierende Abschnitt ist ebenso wie die Linse einem Wechsel in seiner Ausdehnung unterworfen; teilweise ist er länglich, in andern Fällen dagegen flach. Die Sehzellen sind klein und nicht ganz so zahlreich wie bei den seitlichen Ocellen. Das Tapetum hat je nach der Ausdehnung der Sehzellenmasse eine mehr oder weniger tiefe Becherform. Bemerkenswert ist noch, daß die Sehzellenmasse des mittlern Ocellus, die wie die der seitlichen zusammengesetzt ist, sehr häufig von großen Lückenräumen, die allem Anschein nach bei der Konservierung entstanden sind, durchsetzt ist, während die seitlichen vollkommen einwandfrei konserviert waren und niemals derartige Bildungen zeigten. Dies ist wohl dadurch zu erklären, daß der mittlere Ocellus mehr Flüssigkeit enthält. Daß an diesen Schrumpfungen nicht etwa das weniger vollkommene Eindringen der Fixierungsflüssigkeit Schuld war, wie ich anfangs vermutete, ist deshalb ausgeschlossen, weil ich absichtlich die Stirn so flach abschnitt, daß die Konservierungsflüssigkeit bei dem mittlern Ocellus nicht mehr Gewebe zu durchdringen brauchte als bei den seitlichen; trotzdem war der Erfolg der gleiche. Diese Erscheinungen im

Verein mit den vorhin erwähnten scheinen mir auf eine beginnende Rückbildung des mittlern Ocellus hinzuweisen.

3. *Nemobius sylvestris*.

Diese Art, die kleinste unserer einheimischen Grillen, hat 3 Stirnangen, die als schwach glänzende Punkte mit bloßem Auge eben noch wahrnehmbar sind. Die Tiere vermögen nicht zu fliegen, wohl aber sehr lebhaft und ausgiebig zu springen. Die seitlichen Ocelle haben eine schwach bikonvexe Linse, die seitlich in die auf ihrer Außenseite dunkel pigmentierte Cuticula übergeht. An dem mundwärts gelegenen Teil der Linse des mittlern Ocellus findet sich ein kleiner Chitinfortsatz, an dem der Muskel, dessen Verlauf bei der Hausgrille erwähnt wurde, inseriert.

Was den Bau anbetrifft, so ist vor allem auffallend die für diese Formen ungewöhnlich geringe Zahl der den Ocellus zusammensetzenden Zellen. Auf einem $7,5 \mu$ dicken Sagittalschnitt (Fig. 3) finde ich nur 8—10 Corneazellen und etwa 12—15 Sehzellen. Die letztern sind relativ groß und haben eine unregelmäßige Form. Die Rhabdome sind kurz und liegen richtungslos zerstreut zwischen den Sehzellen.

Das Tapetum ist in seinem Aufbau dem der Hausgrille ähnlich. Die einzelnen Zellen sind leicht zu erkennen, und Fortsatzbildungen fehlen gänzlich. Sehr deutlich sind auch die einzelnen Unterbrechungen, durch die die Nervenfasern von den Sehzellen in den Sehnerven gelangen.

Von großem Interesse ist die optische Isolierung des mittlern Ocellus. Seitlich sind die Hypodermiszellen verlängert und reichlich mit Pigment angefüllt. Das Tapetum, das bei den andern Grylliden die Isolierung des Ocellus nach innen zu allein übernommen hat, ist hier nur noch zum Abschluß nach hinten nötig. Demgemäß bildet es eine fast ebene Lage. Es zeigt sich schon hier die bei den Mantiden und Acridiern noch viel mehr ausgesprochene Korrelation zwischen Pigment und Tapetum, die für die Deutung der Funktion des letztern von großer Wichtigkeit ist. Die seitlichen Ocelle sind etwas größer und flacher als der mittlere. Die angrenzenden Hypodermiszellen sind nur wenig verlängert, so daß das Tapetum die normale, flach schalenförmige Gestalt beibehält.

Die geringe Zahl der Sehzellen könnte den Gedanken erwecken, daß man es hier mit einem in Rückbildung begriffenen Organ zu tun hat. Eine Betrachtung des Ocellus in seiner Gesamtheit führt

jedoch zu der Ansicht, daß hier unmöglich eine Rückbildung vorliegt, sondern daß diese Augen als funktionstüchtige Organe anzusehen sind.

4. *Gryllotalpa vulgaris*.

Unter den Grylliden ist die Maulwurfsgrille die einzige Art, die nur 2 Stirnaugen besitzt. Sie sind äußerlich als helle, glänzende Punkte leicht erkennbar. Die Stirn hat eine fast horizontale Lage und erhebt sich als länglicher Wulst zwischen den Facettenaugen. An den Seiten dieses Wulstes sitzen die Ocelle nahe dem hintern Rande der facettierten Augen. Sie haben eine elliptische Form und sind mit der Breitseite nach vorn und außen gerichtet und zwar so, daß die Längsachse des Ocellus mit der Sagittalebene des Tieres ungefähr einen halben rechten Winkel bildet. Diese Lagerung findet ihre Erklärung darin, daß die seitlichen Ocelle bei dem Fehlen des mittlern ihr Sehfeld mehr nach vorn richten müssen.

Die Linse hat eine außerordentliche Größe und eine sehr regelmäßige Form, wie man sie sonst bei den Grillen nicht wiederfindet. Daß die Größenverhältnisse, wie sie in Textfig. B angegeben sind, nicht etwa auf einem schiefen oder seitlichen Schnitt beruhen, kann man leicht beim Durchsehen der ganzen Serie feststellen. Die Schnittrichtung ist gegen die Sagittalebene etwas gedreht, so daß der Ocellus in seiner schmalen Achse getroffen ist. Nach der Ent-

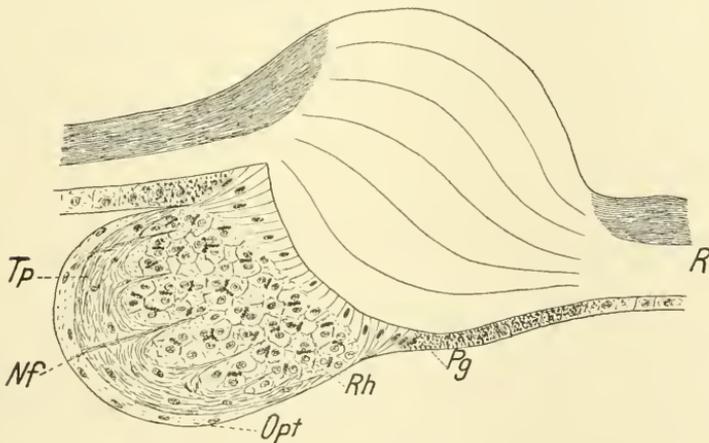


Fig. B.

Gryllotalpa vulgaris. Lateralocellus. Sagittalschnitt.
 Rrostral. Pg Pigment. Rh Rhabdom. Tp Tapetum. Nf Nervenfasern. Opt Sehnerv.
 30 : 1.

fernung der Cuticula bei einem in Paraffin eingebetteten Kopf ist ein irisartiger Gürtel eines dunklen Augenpigments sichtbar, der rostral ziemlich breit, lateral und caudal dagegen nur schmal ist. Diese Pigmentanhäufung, die schon LEYDIG beschrieben hat, ist der bei der Hausgrille beschriebenen homolog und dient im Verein mit der auf der Außenseite der Cuticula sich findenden Pigmentierung zur Abhaltung der seitlich einfallenden Lichtstrahlen.

Die corneagenen Zellen fallen sehr in die Augen, da ihr Plasma keinen Farbstoff annimmt. In der Mitte sind sie niedrig, am Rand dagegen verlängert. Ihre Kerne sind länglich und färben sich intensiv. Die angrenzende Hypodermis ist im Vergleich mit der sehr dicken Cuticula außerordentlich niedrig. LEYDIG gibt an, daß er auf der Innenseite der Linse eine zellige Struktur wahrnehmen könne. Diese rührt nach meiner Ansicht daher, daß er die Linse mit der ihr anhaftenden, ebenfalls glasartig durchsichtigen corneagenen Zellenlage betrachtete.

Der lichtrecipierende Abschnitt ist nach demselben Plan gebaut wie der der übrigen Grylliden. Auf keinen Fall ist eine höhere Differenzierung zu erkennen, wie man vielleicht bei der vollkommenen Ausbildung der Linse erwarten könnte. Die Sehzellen sind klein und äußerst zahlreich. Die Rhabdome sind kurz, vielfach etwas gebogen und werden meist nur von 2 Zellen gebildet. Auf dünnen Schnitten erkennt man bei der HEIDENHAIN'schen Färbung an den Stäbchen in der Mitte eine scharf markierte Linie. Diese deutet darauf hin, daß die Rhabdome zu gleichen Teilen von jeder der angrenzenden Sehzellen geliefert werden. Eine fibrilläre Struktur in der Umgebung der Stäbchen ist wohl zu erkennen, wenn auch seine Zusammensetzung aus einem Stiftchensaum nicht mehr nachweisbar ist.

Das Tapetum ist wohl entwickelt. Nach Auflösung der körnigen Substanz bildet es eine faserige Masse, die zahlreiche Fortsätze zwischen die Sehzellen hinein entsendet. Die Tapetumzellen sind größer als die Sehzellen; ihre Grenzen sind nur schwer zu erkennen. Bei Präparaten, die nach Bordeaux R mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, tritt das Tapetum weniger scharf hervor, als bei der MALLORY'schen Färbung. Es ist dann mehr gleichmäßig rotbraun mit spärlich eingestreuten Kernen. Die Nervenfasern dagegen färben sich schwarz, so daß sie sich bis zu den obersten Sehzellen verfolgen lassen. Der Sehnerv ist dünn. Er umfaßt den Ocellus von unten her mit schalenförmiger Ausbreitung, in der feine Tracheenästchen nicht selten sind.

C. Locustiden.

Untersucht wurden:

- Locusta viridissima* L.
Locusta cantans F.
Phaneroptera falcata Scop.
Decticus verrucivorus L.
Platyceles grisea F.
Thamnotrixon cinereus L.
Meconema varium F.
Orphania denticauda CHARP.

Von den Stirnaugen aller Orthopteren fanden die der Laubheuschrecken bisher am wenigsten Beachtung. TÜMPEL schreibt den europäischen Arten ein häufig sehr undeutliches Stirnauge zu, das in Gestalt eines dunklen Punktes auf der Stirnschwiele sitzt. Nach KOLBE's Angaben fehlen sie ihnen mit geringen Ausnahmen. Meine fast nur auf einheimische Arten ausgedehnten Untersuchungen hatten das Ergebnis, daß bei sämtlichen Formen Stirnaugen und zwar immer in der Dreizahl vorhanden sind. In den allermeisten Fällen sind sie äußerlich leicht zu erkennen, nur selten konnte ich auch bei genauerem Zusehen keine Spur von ihnen entdecken; eine Untersuchung auf Schnitten ergibt jedoch, daß sie wohl noch vorhanden sind, allerdings in rückgebildetem Zustand.

Was die Lage der Ocelle an dem Kopf anbetrifft, so findet man das unpaare stets vorn auf der Stirne. Es fällt als rundlicher oder ovaler weißlicher Fleck mehr oder weniger deutlich gegenüber der umgebenden Körperbedeckung in die Augen, je nachdem diese dunkler oder heller pigmentiert ist. Über der Stirne erhebt sich, durch eine Querfurche von ihr getrennt, der sogenannte Stirnwulst. Bei den *Locusta*-Arten ist er schmal und hoch und bildet mit der Rückenlinie fast einen rechten Winkel. Bei den Decticiden dagegen stellt er eine breite abgerundete Erhebung zwischen den Antennenwurzeln vor. An dem caudalen Teil der für die Bewegung der Antennen notwendigen Verschmälerung des Stirnwulstes sitzen die paarigen Ocelle. Ihr Sehfeld ist nach den Seiten gerichtet. Bei dieser Lagerung ist es fast ganz ausgeschlossen, daß die Ocelle von Lichtstrahlen, die von vorne kommen, erregt werden, da die stark verdickten Anfangsglieder der Antennen diesen hinderlich im Wege stehen.

1. *Locusta viridissima*.

Das unpaare Stirnauge von *Locusta viridissima* sitzt auf dem obern. durch die Nähe der Antennenwurzeln verschmälerten Teil der Stirne, wenig unter der Querfurche, die den Stirnwulst abtrennt. Es ist von beträchtlicher Größe und hat die Form einer Ellipse, deren Längsachse im Unterschied von den Grylliden senkrecht steht. Gegen die grüne Farbe des Kopfes hebt es sich infolge seines weiß-

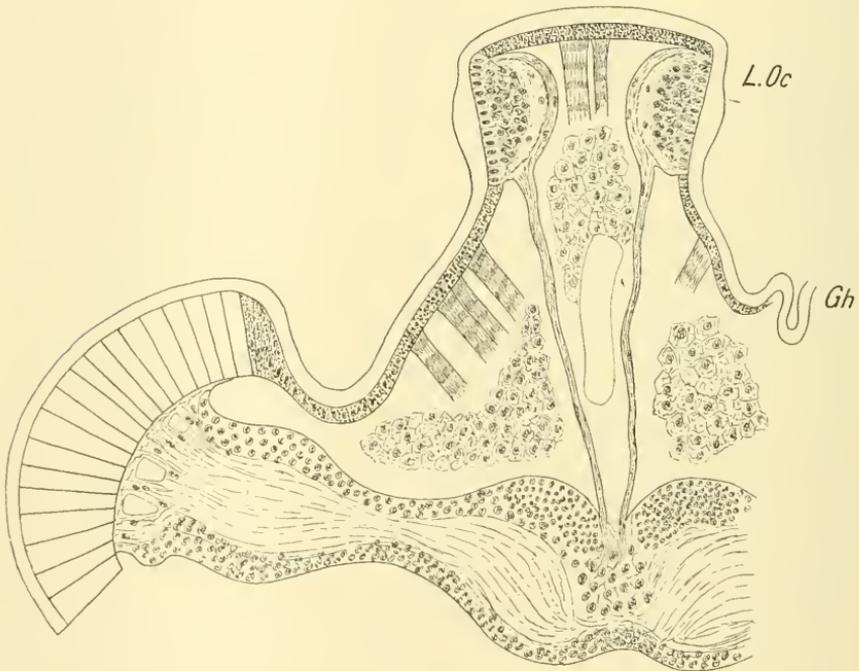


Fig. C.

Locusta viridissima. Lateralocelle. Frontalschnitt.

L. Oc Lateralocellus. *Gh* Gelenkhaut der Antenne.

30:1.

lichen Aussehens ab. Die seitlichen Ocelle liegen zu beiden Seiten des Stirnwulstes hinter den Antennenwurzeln (Textfig. C). Sie sind etwas kleiner als der mittlere und nahezu rund. Der Untersuchung des feinem Baues lege ich den mittlern Ocellus zugrunde, da er am einfachsten zu behandeln ist und die seitlichen sich in keinem wesentlichen Punkt von ihm unterscheiden.

Die Cornea geht über das Auge weg, ohne irgend welche linsenähnliche Verdickung; sie wird gegen die Dorsalseite mit der Annäherung an die Querfurche allmählich dünner. Nur eine schwache Biegung gegen das Auge zu macht sich bemerkbar (Fig. 4).

Die corneägene Schicht ist im allgemeinen leicht zu erkennen. Meist sind die Kerne länglich und die Zellen regelmäßig nebeneinander gelagert. Die angrenzenden Hypodermiszellen sind etwas verlängert und mit demselben Pigment angefüllt wie die gesamte Hypodermis. Dieses ist feinkörnig und hat eine grünlich-braune Farbe. Von Alkohol wird es ziemlich rasch aufgelöst.

Der recipierende Abschnitt des Ocellus setzt sich aus einer sehr großen Anzahl von Sehzellen zusammen. Diese haben eine unregelmäßige Form. Ihre Kerne sind rundlich oder länglich und ziemlich groß. In der Mitte, wo die Sehzellenlage am mächtigsten ist, sind auf einem Schnitt von $5\ \mu$ Dicke etwa 10—15 Kerne übereinander zu zählen. Es sind daher für eine genaue Untersuchung dünne Schnitte unerlässlich. Solche lassen sich ohne Schwierigkeit nach der Entfernung der Cuticula anfertigen. Am geeignetsten fand ich auch hier die MALLORY'sche Färbung, wobei in ZENKER'scher Flüssigkeit konservierte Objekte den Vorzug verdienen. Auf diese Weise treten die Rhabdome klar hervor; sie sind sehr kurz und zart und werden in der Regel von 4 Zellen gebildet, was durch eine Vergleichung des Median- und Querschnitts festgestellt werden kann. Da auf dem Querschnitt die Rhabdome in der Regel vierteilig sind, muß man annehmen, daß die Sehzellen mit den Rhabdomen, wenn auch unregelmäßig zusammengedrückt, doch vornehmlich in dieser Richtung liegen; denn auf dem Medianschnitt (Fig. 4) überwiegen neben einigen drei- und vierteiligen Rhabdomen die stabförmigen, die als Längsschnitte von vierteiligen aufzufassen sind. Man darf jedoch diese Anordnung keineswegs als eine Orientierung nach dem einfallenden Licht ansehen, da die Abweichungen trotzdem noch recht beträchtlich sind. Sie ist vielmehr durch die Entstehung der Sehzellen aus der Hypodermis bedingt, die sich, je nachdem der Raum es gestattet, mehr oder weniger nach den Seiten umlegen, so daß die Rhabdome gegenseitig eine schiefe Lage einnehmen.

Die Zahl der Rhabdome ist der der Sehzellen entsprechend außerordentlich groß. Die Sehzellenmasse hat auf einem Querschnitt wenig unter der corneagenen Schicht die Form einer Ellipse mit 0,62 mm und 0,32 mm langen Durchmessern. Sie wird von dem

0,042 mm breiten Tapetum umrahmt. Auf einem solchen Schnitt konnte ich etwa 500 Rhabdome zählen. Wenn man annimmt, daß hier ungefähr der 4. Teil sämtlicher Rhabdome getroffen ist, so würde sich unter Zugrundlegung vierteiliger Rhabdome die Zahl der Sehzellen auf 8000 belaufen, eine überraschend hohe Zahl, die jedoch eher zu niedrig als zu hoch gegriffen ist.

Das Tapetum umhüllt den recipierenden Teil des Ocellus schalenförmig. Seitlich reicht es fast bis an die Hypodermis. Mit Eosin-Hämatoxylin oder Eisenhämatoxylin färben sich die Tapetumzellen weniger intensiv als die Sehzellen. Die Ausdehnung des Tapetums läßt sich am einfachsten feststellen, wenn man einen mit Wasser aufgeklebten Paraffinschnitt unter dem Mikroskop betrachtet. Bei durchfallendem Licht tritt es als dunkle Masse scharf hervor; die allgemeinen Lagebeziehungen werden bei starkem Abblenden erkennbar, wobei die Umrisse des Ocellus sichtbar werden. Bei auffallendem Licht zeigt diese Masse einen hellen Glanz, was als charakteristisches Merkmal für ein Tapetum anzusehen ist. Wie schon bei *Periplaneta* erwähnt wurde, hebt längeres Verweilen in Alkohol diese Erscheinung auf; ebenso verschwindet sie durch die Behandlung der Schnitte bei der Färbung, so daß am fertigen Präparat von ihr nichts mehr zu erkennen ist. Daß sich die Tapetumsubstanz nicht in Xylol löst, wie SEILER bei dem Tapetum in den Ocellen der Ephemeriden vermutet, geht daraus hervor, daß man bei Präparaten, die nach der Entfernung des Paraffins mit Xylol, ohne gefärbt zu werden, sogleich in Damarharz eingelegt werden, die glänzende Substanz noch unverändert beobachten kann. Hierbei treten sogar die teilweise äußerst zarten Ausläufer des Tapetums zwischen den Sehzellen noch deutlich hervor.

Bei der Untersuchung der Ocelle von lebenden Tieren, ebenso wie an Präparaten, die auf die eben erwähnte Weise hergestellt werden, kann man sich überzeugen, daß die Tapetumsubstanz aus kleinen Körnchen besteht. Eine Krystallform an ihnen zu entdecken, war mir nicht möglich. Bei der Untersuchung in polarisiertem Licht erweisen sie sich als optisch anisotrop. In dem Aussehen sind diese Körnchen dem feinkörnigen Pigment in der Hypodermis am meisten ähnlich. Über ihre chemische Beschaffenheit konnte ich nichts Genaueres ermitteln. SEILER hält die von ihm bei den Ephemeriden beschriebene Tapetumsubstanz für Fett, das von den Sehzellen abgeschieden wird. Zu dieser Vermutung wurde er dadurch geführt, daß er die gewebliche Grundlage des Tapetums

vermißte. Da mit Osmiumsäure keine Schwärzung auftritt, scheint eine Übereinstimmung der Tapetumsubstanz mit den Fetten unwahrscheinlich. Ein frisches Präparat, das ich in Glycerin untersuchte, ließ bei starker Vergrößerung die feinen Körnchen leicht erkennen, ebenso einen hellen Glanz bei auffallendem Licht. Nach einigen Tagen war die dunkle bzw. glänzende Masse nicht mehr wahrnehmbar. Hieraus geht hervor, daß die Tapetumsubstanz in verdünntem Glycerin löslich ist.

Der ziemlich dünne Sehnerv geht von dem Ocellus in geradem Verlauf zum Gehirn. Auf dem Querschnitt ist er durchaus einheitlich. An der Basis des Ocellus weist er eine schalenförmige Verbreiterung auf, in die zahlreiche Kerne eingestreut liegen.

Die seitlichen Stirnaugen von *Locusta viridissima* haben denselben Bau wie das mittlere. Die Cornea ist wenig verdickt, wie es in Textfig. C angedeutet ist. Die Sehnerven entspringen an dem untern Rand der Ocelle und verlaufen als lange, dünne Stränge zum Gehirn, in das sie nahe beisammen eindringen. An ihrer Eintrittsstelle ist eine Anzahl großer Ganglienzellen angehäuft.

An die eben geschilderte Art schließt sich *Locusta cantans* eng an. Ebenso zeigt *Phaneroptera* nur geringe Abweichungen. Der Stirnwulst erhebt sich nicht so stark wie bei *Locusta*, sondern ist flach abgerundet. Die Ocelle haben denselben Bau. Die Cornea ist nicht verdickt. Die Corneazellen sind unansehnlich. Das Aussehen und die Anordnung der Sehzellen stimmen mit *Locusta* überein. Das Tapetum wird von wenigen, aber großen Zellen gebildet.

Von tropischen Arten stand mir ein Höhlenlocustide aus Java zur Verfügung, dessen Stirnaugen in allen wesentlichen Punkten mit denen unserer einheimischen Locustiden übereinstimmen. Unter der nicht verdickten Cornea liegen die niedrigen Corneazellen in großer Zahl nebeneinander. Die Sehzellen sind sehr zahlreich und mit derben, unorientierten Rhabdomen ausgestattet. Das Tapetum hat die gewöhnliche Form und Ausbildung.

2. *Decticus verrucivorus*.

Bei äußerlicher Betrachtung erscheint der mittlere Ocellus von *Decticus* als rundlicher, heller Fleck, der sich insbesondere bei Tieren mit einer dunkelroten oder braunen Pigmentierung der Stirne klar abhebt, wie ich solche an den sonnigen Abhängen der schwäbischen Alb vielfach antraf. Auf dem Medianschnitt hat der mittlere Ocellus im Unterschied von *Locusta* eine längliche Form. Der recipierende

Abschnitt ist daher sehr mächtig, und die Sehzellen sind außerordentlich zahlreich; ihre Kerne sind verhältnismäßig groß. In der Mitte des Sehzellenhaufens liegen bis zu 20 Kerne übereinander. Die Rhabdome sind außerordentlich zart; sie lassen sich aber trotzdem bei genügender Färbung ohne Schwierigkeit erkennen. Da sie im Vergleich mit der Zahl der Sehzellen spärlich sind und, wenn sie vom Schnitt getroffen werden, immer nur eine geringe Ausdehnung haben, so muß man annehmen, daß sie nur auf einen kleinen Teil der Oberfläche der Sehzellen beschränkt sind. Das Tapetum ist tief becherförmig und setzt sich aus einer geringen Zahl von Zellen zusammen; trotzdem besitzt es eine ansehnliche Dicke. Der Sehnerv verhält sich wie bei *Locusta*. Die seitlichen Ocelle sind etwas kleiner als der mittlere. Im Bau stimmen sie mit diesem vollkommen überein.

Platyceis grisea zeigt in Form und Bau der Ocelle ganz dieselben Verhältnisse wie *Decticus*, so daß eine ausführliche Schilderung unterbleiben kann.

Bei *Thamnotrizon* sind die Stirnagen bei äußerlicher Betrachtung leicht wahrnehmbar, da die Stirn dunkel pigmentiert ist. Der recipierende Abschnitt ist flach und nähert sich damit dem bei *Locusta* geschilderten Aussehen. Die corneogene Schicht ist niedrig und setzt sich aus kleinen Zellen zusammen, so daß sie leicht übersehen werden kann. Die Sehzellen sind nicht so zahlreich wie bei *Decticus*; trotzdem liegen immer noch 6—8 übereinander. Die Rhabdome sind relativ ansehnlich entwickelt. Das Tapetum hat das gewöhnliche Aussehen. Es ist flach schalenförmig mit seitlich erhabenem Rand. Im einzelnen ist seine Umgrenzung unregelmäßig, indem sowohl feinere als gröbere Fortsätze in seiner ganzen Ausdehnung vorkommen.

Hier mag noch eine Bemerkung über die Struktur des Sehnerven angefügt werden. Auf dem Medianschnitt sind in seiner ganzen Länge breite feinfaserige Stränge zu sehen, die man bei gewöhnlicher Färbung für die Nervenfasern halten könnte. Mit der MALLORY'schen Färbung werden sie blau, und daneben verlaufen die violetten Nervenfasern, die bis zu den Sehzellen sich verfolgen lassen. Auf dem Querschnitt bilden diese blauen Faserzüge große rundliche Hohlräume, die den größten Teil des Sehnervenquerschnitts einnehmen. Zwischen diesen liegen die Querschnitte der Nervenfasern als violette Punkte, während der spärliche Inhalt der Hohlräume sehr fein blau punktiert ist. Randlich liegen mehrere große Kerne, deren Zellen vielfach Pigment führen. Den Abschluß nach außen

bildet eine Membran, die sich intensiv blau färbt und sich über das ganze Gehirn verfolgen läßt; ein zelliger Aufbau konnte nirgends festgestellt werden. Distal umhüllt diese Membran den Ocellus und geht, ohne eine Abgrenzung erkennen zu lassen, in die sich ebenfalls blau färbende Basalmembran über, die der Hypodermis dicht anliegt.

Bei *Meconema varium* ist von den Ocellen bei äußerlicher Betrachtung nichts zu sehen, während ein Durchschnitt dartut, daß solche vorhanden sind. Entgegen dem sonst verwendeten massenhaften Zellenmaterial sind hier nur wenige Sehzellen vorhanden, etwa 20—30 auf einem 7 μ dicken Schnitt. Die Sehzellen sind umfangreich mit deutlichen Grenzen und großen, runden Kernen. Die Stäbchen sind zart und kurz und liegen, wie leicht festzustellen ist, an der Stelle, wo 2 oder 3 Sehzellen zusammenstoßen. Der Sehnerv geht in geradem Verlauf zum Gehirn, um in dieses einzudringen. *Meconema* soll, obwohl es mit Flügeln ausgestattet ist, nach den Angaben TUMPEL'S nicht fliegen.

3. *Orphanía denticauda*.

Diese Art ist einer der größten Vertreter unserer einheimischen Laubheuschrecken. Zu den Untersuchungen hatte ich eine größere Anzahl männlicher Tiere zur Verfügung. Da beide Geschlechter das Flugvermögen eingebüßt haben, lenken nur die Männchen durch lautes Zirpen die Aufmerksamkeit auf sich, während die Weibchen in dem hohen Grase dem Auge des Suchenden in der Regel verborgen bleiben. Sie erscheinen schon im Juni, zu einer Zeit, wo *Locusta* und *Decticus* noch Larven sind und keinen Laut von sich geben; daher machen sie sich durch ihr ununterbrochenes Zirpen, das sich von dem der Grillen unschwer unterscheiden läßt, leicht bemerklich.

Bei der Betrachtung des Kopfes ist von den Stirnangen auch nicht eine Andeutung zu entdecken. Die Stirn ist lebhaft grün mit einzelnen verwischten, dunklen Punkten. Diese treten stärker hervor, wenn der Kopf eine Zeitlang in Alkohol gelegen hat. Dieser löst das die grüne Farbe bedingende Pigment größtenteils auf und färbt sich alsdann gelbgrün. Um sicher zu gehen, fertigte ich eine sagittale Schnittserie durch den Kopf von *Orphanía* an und war nicht wenig überrascht, hier die Reste des mittlern Ocellus zu finden.

Die Cornea ist auf der Innenseite nur ganz unbedeutend eingebuchtet (Fig. 5). Die Hypodermis hat, wie bei allen Heuschrecken, einen einfachen Bau, da große Zellen mit basalliegenden Kernen

nebeneinander gereiht sind. In diesen liegt ein feinkörniges grünlich-braunes Pigment. Dieses Pigment ist in Alkohol leicht löslich. Nur an manchen Stellen zeigt die Hypodermis eine leichte Anschwellung; das in dem distalen Teil dieser Zellen gelegene Plasma ist dem der nebenliegenden ganz ähnlich, da es, wie jenes, an der Bildung* der Cuticula teilnimmt. Die proximale Hälfte der Zellen ist wenig nach innen zu verlängert und mit einem sehr grobkörnigen, braunen Pigment angefüllt, das von dem Alkohol nur wenig angegriffen wird. Von diesen Pigmentanhäufungen rühren die dunklen Punkte auf der Oberfläche des Kopfes her. Zweierlei Pigment konnte ich nur bei *Orphanina* finden. Bei allen andern von mir untersuchten Locustiden ist nur das feinkörnige, in Alkohol leicht lösliche vorhanden.

Das Auge selbst muß man infolge seiner geringen Größe und seiner unvollkommenen Ausbildung für ein rückgebildetes Organ halten. Die Zellen der corneagenen Schicht sind im Vergleich mit denen der benachbarten Hypodermis sehr niedrig. Ihre Zahl ist gering, etwa 5—10 finden sich auf einem Medianschnitt von 5μ Dicke, während *Decticus* auf einem gleichen Schnitt etwa 50 und *Locusta* gegen 100 Corneagezellen aufweist, wobei nicht zu vergessen ist, daß der Unterschied in der Fläche noch wesentlich mehr in die Augen fällt.

Der recipierende Abschnitt des Ocellus zeigt Schwankungen sowohl bezüglich der Größe als auch der Form, wenn auch nicht in sehr großem Maßstab. Teilweise hat der Ocellus eine längliche Gestalt, d. h. er ist viel länger als breit; in andern Fällen ist er kurz und mehr verbreitert. Die Zahl der Sehzellen ist im Vergleich mit den übrigen Locustiden sehr gering. Auf einem 5μ dicken Schnitt finde ich 10—20 Sehzellen. Sie sind groß und daher leicht zu erkennen. Die Rhabdome sind zwar vorhanden, aber sie sind recht zart und liegen unregelmäßig zwischen den Sehzellen verteilt. Ein Tapetum oder Zellen und Kerne, die durch ihre Anordnung auf ein solches hindeuten würden, konnte ich nicht auffinden. Der lange und dünne Sehnerv geht in geradem Verlauf zum Gehirn. In diesem läßt er sich als geschlossener Faserzug noch tief verfolgen, bis er nach einer Umbiegung sich auflöst.

D. Acridier.

Untersucht wurden:

Psophus stridulus L.
Oedipoda coerulescens L.
Stenobothrus lineatus PANZ.
Tryxalis nasuta L.

Die Feldheuschrecken sind, soweit ich es ermitteln konnte, stets mit 3 Stirnaugen ausgestattet. Das unpaare liegt in der Mitte der Stirne auf wechselnder Höhe, so bei *Psophus* zwischen den Wurzeln der Fühler, bei *Tryxalis* dagegen beträchtlich tiefer, beinahe am untern Rand der Facettenaugen. Die paarigen sitzen unmittelbar am vordern, obern Rand der Facettenaugen. Sie fallen als hell glänzende Punkte in die Augen und erwecken den Eindruck, als ob sie mit einer Linse versehen wären, zumal da das durchsichtige Chitin über dem Ocellus vorgewölbt erscheint.

LEYDIG hat eine Art (*Acridium coerulescens*) untersucht; er beschränkt sich aber darauf, festzustellen, daß er das weiße Pigment, das er bei der Feldgrille beschrieben hat, auch hier wiederfindet. Wie ich oben schon gezeigt habe, ist dieses weiße Pigment nichts anderes als das, was man jetzt wegen seines Glanzes in auffallendem Licht ein Tapetum nennt. Weitere Mitteilungen stammen von CARRIÈRE. Er gibt nicht an, welche Arten er untersucht hat. Auf dem Längsschnitt findet er eine äußere und eine unregelmäßige innere Lage von Kernen; der Zellkörper der erstern ist in ein dünnes, helles Stäbchen umgewandelt, das gegen das farblose Chitin gerichtet ist. Die zu den tiefer gelegenen Kernen gehörenden Zellen hält er für Stützzellen. Eine eingehende Untersuchung dieser Gebilde zeigt, daß CARRIÈRE mit seiner Deutung nicht das Richtige getroffen hat.

1. *Psophus stridulus*.

Wiederum aus rein technischen Gründen wird das unpaare Stirnauge der Betrachtung zugrunde gelegt. Es befindet sich mitten auf der Stirne in einer länglichen, flachen Rinne, die zwischen den wenig erhabenen Seitenrändern der Stirne hinzieht. Bei normaler Kopfhaltung ist sein Sehfeld gerade nach vorn gerichtet. Bei äußerlicher Betrachtung erscheint es als runder, glänzender Punkt.

Auf einem Medianschnitt ergeben sich gegenüber den bisher behandelten Ocellen bedeutende Unterschiede. Die mächtige Aus-

bildung der corneagenen Schicht fällt in die Augen, ebenso die seitliche Isolierung durch Pigment, welche bedingt, daß Lichtstrahlen, die unter einem bestimmten Winkel einfallen, nicht mehr zur Reception gelangen können. Der recipierende Abschnitt, der wesentliche Bestandteil des Auges, hat ein vollständig verändertes Aussehen. Während er bei den Blattiden, Grylliden und Locustiden in der Regel aus einem großen Haufen von unregelmäßig angeordneten Sehzellen besteht, setzt er sich bei den Acridiern aus einer geringen Anzahl von Sehzellen zusammen. Diese sind in der Weise angeordnet, daß man sie auf Grund theoretischer Betrachtungen für ein Bildsehen in Anspruch nehmen kann. Diese Erscheinung ist wohl verständlich; denn die Acridier muß man für hoch differenzierte Orthopteren halten, jedenfalls höher als die Locustiden.

Die Cornea zeigt entgegen dem, was man bei äußerlicher Betrachtung erwartet hatte, keine linsenartige Anschwellung. Die allgemeine Cuticula, die auf ihrer Außenseite etwas gerault ist, geht in einem Bogen, der durch das Hervortreten der Corneazellen bedingt ist, über den Ocellus weg (Fig. 6). Die Cornea ist glatt und durchsichtig und wenig dünner, als die anstoßende Cuticula. Die corneagene Schicht setzt sich aus sehr langgestreckten, prismatischen Zellen zusammen, deren Plasma glasartig durchsichtig ist und keinen Farbstoff annimmt, während ihre Grenzen sich scharf abheben. Wenig färbare Corneazellen kommen auch in beschränktem Maße bei den Grylliden vor, aber sie haben nirgends eine derartige Ausdehnung wie bei den Acridiern. Die so scharf hervortretenden Zellgrenzen dürften CARRIÈRE wohl zu der Annahme verleitet haben, sie für die Stäbchen zu erklären. Von hier aus übertrug er diese Ansicht auch auf andere von ihm untersuchte Orthopteren. Die großen etwas länglichen Kerne der Corneazellen liegen in der proximalen Hälfte der Zellen auf verschiedener Höhe. Seitlich steigen sie etwas empor, so daß sie nahezu in der Höhe der angrenzenden Hypodermiskerne stehen. Die dem Ocellus nahestehenden Hypodermiszellen sind stark verlängert und mit demselben grobkörnigen dunkelbraunen Pigment wie die gesamte Hypodermis dicht angefüllt. Diese seitliche Einfassung durch Pigment umhüllt nahezu den gesamten Ocellus.

Der recipierende Abschnitt besteht aus einer geringen Zahl von Sehzellen. Diese sind groß und färben sich intensiv im Gegensatz zu den Corneazellen. Sie haben eine besondere Form. Der stark verdickte Zellkörper ist distal flach abgeschnitten. Proximalwärts

verjüngt er sich dagegen ziemlich rasch, um sich in einen langen fadenförmigen Fortsatz auszuziehen, der in den Sehnerv übergeht. In dem verdickten Teile der Zelle liegt der große Kern mit gleichmäßig verteiltem Chromatin. Zwischen je 2 Sehzellen liegt ein ziemlich langes, derbes Rhabdom. Bedeutsam ist, daß diese Rhabdome nahezu in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen stehen. Denn auf einem Medianschnitt sind sie stets nur als scharf markierte Linien zu sehen, nie aber 3- oder mehrstrahlig, wie sie bei den bisher behandelten Formen immer sich fanden. Dies könnte daher rühren, daß die Stäbchen nur von 2 Sehzellen gebildet würden und die Form eines ebenen Plättchens hätten. Daß dies jedoch nicht der Fall ist, geht aus einem Querschnitt durch die Sehzellen hervor (Fig. 7). Er zeigt, daß die Rhabdome von mehr als 2 Zellen gebildet werden. Wenn aber sonst in den allermeisten Fällen die Zahl der Sehzellen einer Gruppe bei den einzelnen Arten konstant ist, so unterliegt sie bei *Psophus* einem großen Wechsel. Die Vierzahl kann man allerdings als Grundzahl ansehen, da sie am häufigsten ist; sie wird mitunter nicht erreicht, oft wird sie auch überschritten. Es kann vorkommen, daß bis zu 8 Sehzellen auf dem Querschnitt ein zusammenhängendes Rhabdom einschließen. Die Rhabdomere sind aber dann nicht, wie es bei der Retinula der Facettenaugen die Regel ist, um einen Mittelpunkt radiär angeordnet, sondern stellen eine mehrfach gebrochene Linie dar, wie es in Fig. 7 für ein Rhabdom von 5 Sehzellen angegeben ist. Der Inhalt der Sehzellen ist granuliert. Zu beiden Seiten der Rhabdome ist die Granulierung dichter. Diese Körnchen färben sich mit Eisenhämatoxylin stärker und aubaltender als die Rhabdome, so daß hier mit dieser Färbung wenig zu erreichen ist. Daher sind diese Formen trotz ihres sonst sehr groben Baues für die feinere Analyse der recipierenden Elemente wenig geeignet. Die besten Resultate gibt auch hier die MALLORY'sche Färbung bei Objekten, die mit ZENKER'scher Flüssigkeit konserviert sind. Die Rhabdome färben sich tief dunkelblau. Sie liegen deutlich auf den Grenzen der Sehzellen. Auf dem Querschnitt ist wieder der stärker gefärbte Hof zu beiden Seiten der Rhabdome sichtbar; weder hier noch auf dem Längsschnitt ist ein Anzeichen dafür zu entdecken, daß die Rhabdome aus zwei Hälften bestehen entsprechend den Zellen, die an ihrer Bildung beteiligt sind. Der Verlauf von Neurofibrillen ist nur in den basalen Teilen der Sehzellen deutlich wahrzunehmen. Die Schichtung der Sehzellen ergibt sich aus Fig. 6. Sie liegen

noch in mehreren undeutlich gesonderten Lagen. Damit ist auch bei diesen Formen trotz ihrer wesentlich höhern Ausbildung die die Orthopterenocelle ausschließlich kennzeichnende mehrschichtige Anordnung der recipierenden Elemente zum Ausdruck gebracht.

Unter den Sehzellen kann man bei gewöhnlicher Färbung eine Reihe Kerne in querer Anordnung erkennen. Bei der Betrachtung eines Paraffinschnittes sind spärliche Reste einer glänzenden Substanz bemerkbar, die auf das Vorhandensein eines Tapetums hinweisen. Mit der MALLORY'schen Färbung tritt seine Ausdehnung deutlich hervor. Es lehnt sich seitlich an die proximalen pigmentierten Zellenden der Hypodermis an. Es bildet keine festgeschlossene Masse, sondern mehr oder weniger zusammenhängende Faserzüge, die teilweise Fortsätze bis tief zwischen die Sehzellen hinein entsenden. Seine Bedeutung tritt im Vergleich mit den Locustiden oder Blattiden sehr zurück. Die Korrelation zwischen Pigment und Tapetum, die schon bei *Nemobius* erwähnt wurde, ist hier wiederum unzweifelhaft vorhanden.

Nach hinten verjüngt sich der Ocellus allmählich und die Nervenfasern schließen sich nach dem Durchtritt durch das Tapetum zu dem Sehnerven zusammen. Dieser ist ebenso, wie das Gehirn, randlich mit einem Pigment angefüllt, das bei der Färbung durch den Alkohol meist bis auf wenige Spuren aufgelöst wird. Der Sehnerv geht in gestrecktem Verlauf, etwas dorsal ansteigend, zum Gehirn und ist durchaus einheitlicher Natur. Er durchsetzt die oberflächlich gelegenen Ganglienzellen und biegt etwa in der Mitte des Gehirns geschlossen nach der Rostralseite um und löst sich hier nach kurzem Verlauf in dem allgemeinen Fasergewirr auf. Er wird von einer sich intensiv blaufärbenden Membran umhüllt, die auch das ganze Gehirn in bedeutender Dicke umgibt. Dieselbe Membran setzt sich distalwärts auf den Ocellus fort und geht seitlich in die Basalmembran über. Die Struktur des Sehnerven ist der der Locustiden ganz ähnlich. Auf dem Längsschnitt sieht man die mächtigen, blau gefärbten Faserzüge und zwischen diesen die violetten Nervenfasern. Der Querschnitt ist fast ganz angefüllt von den großen Hohlräumen mit der blauen Punktierung; in den zwischen diesen liegenden Gewebsbrücken kann man die Querschnitte der Nervenfasern mit großer Deutlichkeit wahrnehmen (Fig. 8). Die seitlichen Ocelle stimmen in ihrem Bau mit dem mittlern vollkommen überein. Ihre Lage am Kopf ergibt sich aus der Textfig. D.

2. *Oedipoda coerulescens*.

Diese Art ist der eben beschriebenen in ihrem äußern Aussehen sehr ähnlich, und auch der Bau der Ocelle zeigt nur geringe Unterschiede. Die Corneazellen sind ebenfalls farblos mit scharfen Grenzen und proximad liegenden Kernen von geringer Größe. Der recipierende Abschnitt ist einfacher und deshalb übersichtlicher als bei *Psophus*. Die Sehzellen liegen auf dem Sagittalschnitt nicht so dicht wie dort und nahezu auf der gleichen Höhe; daher sind die

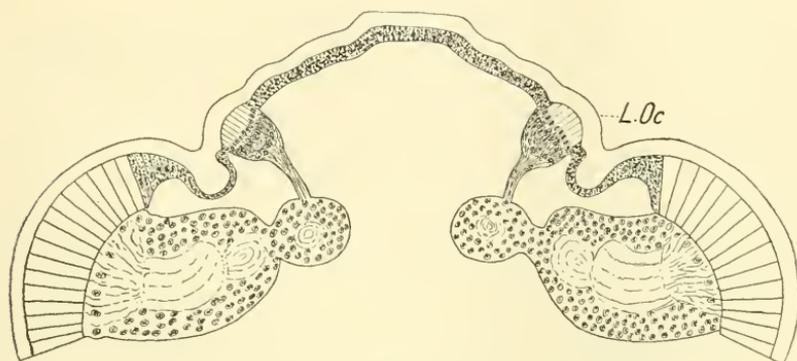


Fig. D.

Oedipoda coerulescens. Lateralocelle. Frontalschnitt.

L. Oc Lateralocellus

20:1.

einzelnen Zellengruppen leichter zu erkennen. Auf dem Querschnitt liegen die Sehzellen sehr regelmäßig in Gruppen zu vieren zusammen (Fig. 9). Die Rhabdome sind auch hier nahezu in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen angeordnet.

Das Tapetum ist ansehnlicher entwickelt als bei *Psophus*. Es bildet unterhalb der Sehzellen eine mäßig dicke Lage mit zahlreichen Kernen, die an Größe den Kernen der Sehzellen nachstehen. Vielfach wird es von den Nervenfasern durchbrochen, die von den proximalen verschmälerten Enden der Sehzellen ausgehend in den Sehnerven übergehen.

3. *Stenobothrus lineatus*.

Bei der Gattung *Stenobothrus* sind die Stirnaugen entsprechend der geringen Größe der Arten unansehnlich. Bei den grüingefärbten Arten fallen sie als kleine, glänzende Punkte im Gegensatz zu der

hellern Umgebung auf. Bei den dunkel pigmentierten Formen sind sie nur mit der Lupe zu erkennen.

In den durchsichtigen Corneazellen liegen die Kerne bei mehreren untersuchten Arten dieser Gattung sämtlich ganz proximal in einer Linie nebeneinander. Die Sehzellen sind zahlreich und liegen in mehreren Lagen übereinander. Zu der Bildung eines Rhabdoms treten in der Regel 4 Sehzellen zusammen.

4. *Tryxalis nasuta*.

Diese Art ist die größte der mir zur Verfügung stehenden Acridier. Der obere Teil des Kopfes ist in einen mächtigen Fortsatz ausgezogen, der schief nach vorn vorsteht, so daß die Stirn gegen die Horizontalebene etwa unter einem Winkel von 45° geneigt ist. Zuerst an dem Fortsatz sitzen die großen, stark verbreiterten Antennen. Unmittelbar an dem vordern Rand der Facettenaugen zwischen den Antennenwurzeln und einer seitlich sich erhebenden Chitinleiste liegen die paarigen Stirnaugen. Das unpaare sitzt vorn auf der Stirne, etwa auf der Verbindungslinie des untern Randes der facettierten Augen. Gegen die gleichmäßig grüne Umgebung hebt es sich deutlich als hellglänzender Punkt ab.

Der Bau des Ocellus zeigt am meisten Ähnlichkeit mit *Psophus*. Die Corneazellen sind in großer Zahl vorhanden; ihre Kerne sind länglich und liegen in der proximalen Hälfte der Zellen auf wechselnder Höhe. Die farblosen Zellkörper sind distal verlängert, um die Wölbung der Cornea hervorzubringen. Die an sie anstoßenden Hypodermiszellen sind mit einem grobkörnigen, dunkelbraunen Pigment angefüllt, das dem Alkohol bei nicht allzu langer Einwirkung standhält, während das Pigment, das in der Hypodermis lagert oder das in den randlichen Teilen des Sehnerven oder des Gehirns sich findet, durch den Alkohol schnell aufgelöst wird.

Der recipierende Abschnitt des Ocellus ist aus einer großen Anzahl von Sehzellen aufgebaut. Ihre Kerne sind groß und liegen in dem distalen Teil der Zellen. Diese sind in mehreren undeutlichen Schichten übereinander gelagert; sie sind zu dreien oder vierten gruppiert. Die Rhabdome sind derb und ziemlich lang und erscheinen in der Richtung des einfallenden Lichtes angeordnet.

Das Tapetum ist ebenfalls wohl entwickelt, da der Ocellus ziemlich breit ist. Die seitlich als Iris wirkenden, pigmentierten Hypodermiszellen sind nicht sehr stark verlängert; aus diesem

Grunde ist das Tapetum zu beiden Seiten aufgebogen, um das proximale Ende der Iris zu erreichen. Bei dieser Form hat also das Tapetum eine ziemliche Bedeutung, wenn auch lange nicht in dem Maße wie bei den Locustiden.

Der Sehnerv hat entsprechend dem geringen Umfang des Stirnsatzes nur einen kurzen Verlauf. Er dringt sehr tief in das Gehirn ein, um sich, wie bei *Psophus*, nach einer rostralen Biegung aufzulösen.

E. Mantiden.

Untersucht wurden:

Ameles decolor CHARP.

Mantis religiosa L.

Die Fangheuschrecken haben 3 Stirnaugen. Ihr Kopf ist an dem Thorax sehr beweglich eingelenkt. Bei gewöhnlicher Haltung ist er so gestellt, daß die Stirn senkrecht steht. Zu beiden Seiten des Kopfes liegen die ansehnlichen, stark nach den Seiten vorgequollenen Facettenaugen. Auf der untern Hälfte der Stirne befinden sich die beiden langen, fadenförmigen Antennen. Über diesen liegen die 3 Stirnaugen, das mittlere tiefer als die beiden seitlichen. Angaben über den Bau dieser Organe konnte ich in der Literatur nirgends finden.

1. *Ameles decolor*.

Diese Art ist wesentlich kleiner als *Mantis*. Sie wird nur etwa 20—25 mm lang. Zwischen den beiden Geschlechtern besteht ein Unterschied in der Ausbildung der Flügel; bei dem ♂ sind sie gegen 20 mm lang, beim ♀ dagegen nur 5 mm. Die ♂♂ können also fliegen, während den ♀♀ diese Fähigkeit abgeht.

Bei der Betrachtung des Kopfes der beiden Geschlechter ergibt sich eine Verschiedenheit in der Größe der Stirnaugen. Die der ♂♂ sind so ansehnlich, daß sie, ohne einen Raum zwischen sich frei zu lassen, gleichsam zusammenfließend eine gemeinsame Vorwölbung der Cuticula bilden, an der man 1 nach unten und 2 nach den Seiten mächtig vorspringende Linsen entdeckt. Bei den ♀♀ dagegen kann man die Stirnaugen als kleine glänzende Punkte erkennen, die so weit voneinander abstehen, daß jedes einzeln daliegt, ohne durch irgendwelche Erhebungen über die benachbarte Cuticula hervor-

zutreten. Zur Erläuterung des Größenunterschieds soll die Textfig. E dienen, die je einen mittlern Sagittalschnitt durch den Ocellus vom ♂ und vom ♀ in derselben Vergrößerung darstellt.

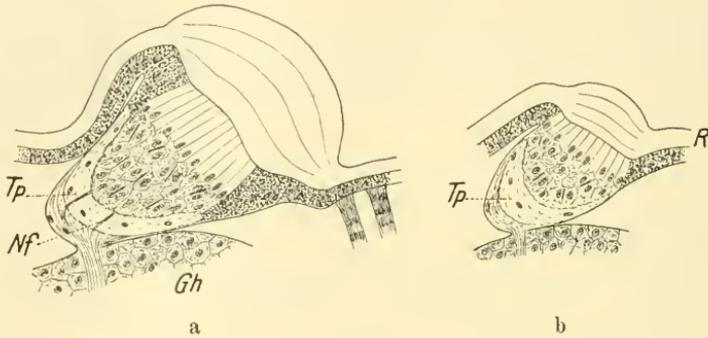


Fig. E.

Ameles decolor. a Medianocellus vom ♂, b vom ♀. Sagittalschnitt.

R rostral. Tp Tapetum. Nf Nervenfasern. Gh Gehirn.

80:1.

Das unpaare Stirnauge des ♂ ist nach vorn und abwärts gerichtet. Die paarigen stehen an dem Wulst so, daß ihr Sehfeld sich nach den Seiten und wenig nach vorn erstreckt; sie werden daher von einem medianen Schnitt nahezu quer getroffen.

Auf dem Sagittalschnitt hat das mittlere Stirnauge eines männlichen Tieres das in Fig. 10 dargestellte Aussehen. Es ist mit einer wohl entwickelten Linse ausgestattet. Auf der Innenseite zeigt sie eine schwache Einbuchtung, die nur auf den mittlern Schnitten sichtbar ist. Dies weist darauf hin, daß es keine rinnenförmige, sondern eine runde Einsenkung auf der Innenseite der Linse ist. Da ich sie an 3 untersuchten Exemplaren fand, wird man annehmen dürfen, daß sie allgemein vorkommt. Seitlich geht die Linse in die allgemeine dünne Cuticula über. An dem rostrad von der Linse gelegenen Teil der Cuticula heftet sich ein Muskel an; eine Verfolgung seines Verlaufs führt zu der Erkenntnis, daß er zur Bewegung der Oberlippe dient. Man wird ihm dem bei den Grillen beschriebenen Muskel gleichsetzen dürfen, wo er teilweise unmittelbar an die Linse ansetzt. Eine Bewegung der Linse bei seiner Kontraktion scheint auch hier völlig ausgeschlossen, da die 3 Ocelle infolge ihrer Verschmelzung ein festes und unbewegliches Ganzes gegenüber der angrenzenden dünnen Cuticula darstellen.

Die corneogene Schicht besteht aus langen Zellen, deren Inhalt sich nur wenig färbt. Ihre Kerne, die denen der Sehzellen sehr ähnlich sind, liegen am proximalen Ende der Zellen. Die angrenzende Hypodermis besteht aus stark verlängerten Zellen, die dicht mit einem schwarzbraunen Pigment angefüllt sind. Die Hypodermis geht dann rasch in ihre gewöhnliche Dicke über.

Der recipierende Teil des Ocellus wird von einer großen Anzahl von Sehzellen gebildet. Diese sind ziemlich klein; ihre Kerne sind länglich und haben eine gleichmäßige Chromatinverteilung. Die Form der Sehzellen ist ganz unregelmäßig. Die Rhabdome sind mit mäßigen Abweichungen nach dem einfallenden Licht gerichtet wie bei den Acridiern; aber trotzdem erinnert der recipierende Abschnitt mit den vielen kleinen Sehzellen mehr an das Aussehen bei den Locustiden und Blattiden.

Das Tapetum ist wohl entwickelt. Es hat die Form eines tiefen Bechers und setzt sich aus zahlreichen Zellen zusammen; ihre Kerne sind deutlich und wenig kleiner als die der Sehzellen. Fortsatzbildungen nach innen zu finden sich nur in untergeordnetem Maße. Bei dieser Art liegt die Korrelation zwischen Tapetum und Pigment klar auf der Hand. Das Tapetum reicht so weit nach oben, bis es an die dicht pigmentierten verlängerten Hypodermiszellen angrenzt.

Der Ocellus steht mit seiner Längsachse der Oberfläche der Stirne nahezu parallel und liegt mit seiner rostralen Seite dem Gehirn dicht auf, so daß ein eigentlicher Sehnerv nicht zustande kommt. Die Nervenfasern machen nach dem Durchtritt durch das Tapetum eine scharfe Biegung dem Gehirn zu und dringen tief in dieses ein.

Das mittlere Stirnauge eines ♀ weist gegenüber dem eines ♂ beträchtliche Unterschiede auf. Aus der Textfig. E geht hervor, daß die Linse des ♀ der des ♂ an Größe wesentlich nachsteht, was ja schon bei der äußerlichen Betrachtung festgestellt werden konnte. Die Corneazellen sind niedrig. Der recipierende Abschnitt steht aus einer geringen Anzahl von Sehzellen; demgemäß ist die Form des Tapetum viel flacher als beim Männchen. Die allgemeinen Lagebeziehungen sind dieselben wie beim ♂, und die Nervenfasern gehen ebenfalls unmittelbar ins Gehirn über. Der Ocellus macht jedoch nicht den Eindruck, als ob er funktionsuntüchtig wäre. Man muß vielmehr annehmen, daß er für das ♀ wohl noch brauchbar ist, aber nicht die große Bedeutung hat wie bei dem ♂.

2. *Mantis religiosa*.

Die beiden Geschlechter von *Mantis* sind äußerlich nicht so auffällig unterschieden wie bei *Ameles*. In der Regel sind die ♀ größer, besonders im Herbst, wenn sie mit Eiern angefüllt sind. Sowohl die ♂♂ als die ♀♀ haben wohlausgebildete Flügel. Ein Unterschied der beiden Geschlechter in den Stirnagenen läßt sich wie bei *Ameles* feststellen.

Die Ocelle liegen auf der Vorderfläche der Stirne in den Ecken eines nahezu gleichseitigen Dreiecks. Beim ♂ sind die Linsen anscheinlich; sie stoßen aber nicht zusammen wie bei *Ameles*. Die Linse des ♀ ist viel kleiner (Textfig. F). Das Größenverhältnis der Linse des ♂ zu der des ♀, das durch die Berechnung eines aufgezeichneten mittlern Schnitts festgestellt wurde, ist wie 5:1, also immerhin ein ganz erheblicher Unterschied. Rostrad von der Linse des mittlern Ocellus inseriert ein kräftiger Muskel. Um ihm die nötige Ansatzfläche zu bieten, springt die Cuticula höckerförmig nach innen vor, ohne mit der Linse in Beziehung zu treten.

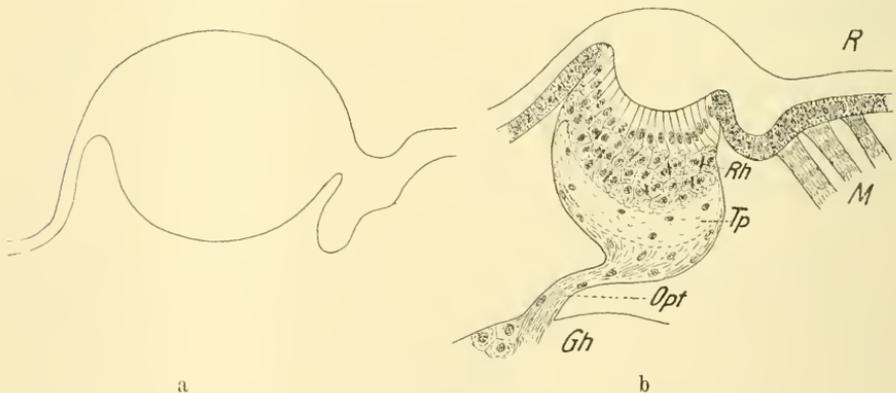


Fig. F.

Mantis religiosa. a Linse des Medianocellus vom ♂. b Medianocellus des ♀. Sagittalschnitt.

R rostral. M Muskel. Rh Rhabdom. Tp Tapetum. Opt Sehnerv. Gh Gehirn.
80:1.

Die Corneagenzellen sind lang mit wenig färbbarem Inhalt und deutlichen Grenzen. Die länglichen Kerne liegen etwa in der Mitte der Zellen. Seitlich gehen sie fast unmerklich in die pigmentführende Hypodermis über.

Der recipierende Abschnitt ist bei dem ♂ sehr umfangreich, so daß auf einem Medianschnitt in der Mitte etwa 8—12 Sehzellen übereinander liegen. Ihre Kerne sind länglich und sehr zahlreich. Die Rhabdome sind nicht besonders deutlich. Sie sind wie bei *Ameles* nahezu in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen angeordnet. Bei den ♀♀ hat der recipierende Teil des Ocellus eine geringe Ausdehnung. Das Tapetum hat bei dem ♂ eine tiefe Becherform, bei dem ♀ ist es flach. Nicht selten sind in ihm Tracheenverästelungen vorhanden.

Da der Ocellus des männlichen Tieres dem Gehirn dicht anliegt, gehen die Nervenfasern wie bei *Ameles* nach einer scharfen Biegung unmittelbar ins Gehirn über. Bei der weiblichen *Mantis* ist der mittlere Ocellus von dem Gehirn entfernt. Der Sehnerv tritt an seiner Basis aus und geht nach einer schwachen Krümmung in das Gehirn über.

Mantis ebenso wie *Ameles* leben von erbeuteten Tieren. Auf diese werden sie zweifellos nur mit Hilfe ihres Gesichtsinnes aufmerksam. Die Güte der Sehorgane ist daher für diese Tiere von vitaler Bedeutung. Es dürfte nun von Interesse sein, festzustellen, in welchem Maße die Stirnaugen bei der Erreichung der Beute beteiligt sind. Zur völligen Entscheidung dieser Frage kann man den Versuch mit lebenden Tieren natürlich nicht entbehren. Da es mir nicht möglich war, solche auszuführen, soll durch vergleichende Betrachtung eine Wertschätzung der Ocelle versucht werden. Gegen eine wesentliche Bedeutung der Stirnaugen beim Erjagen der Beute spricht mit aller Entschiedenheit der verschiedene hohe Grad der Ausbildung bei den beiden Geschlechtern. Man wird wohl annehmen dürfen, daß die männlichen und weiblichen *Mantis* und *Ameles* unter gleichen Umständen ihre Beute erhaschen. Denn sie jagen nicht etwa im Flug wie die Libellen, sondern sie sitzen ruhig, um die ahnungslose Beute überraschend durch einen Schlag ihrer kräftigen Vorderbeine zu überwältigen. Wenn die Stirnaugen zum Erkennen des Beutetieres notwendig sind, ist die verschiedene Ausbildung bei dem ♂ und ♀ nicht einzusehen. Zu der Erklärung dieses Unterschieds kann man also nur die verschiedene Bewegungsfähigkeit der beiden Geschlechter in Erwägung ziehen, eine Frage, auf die ich später zurückkommen werde.

F. Die Entwicklung der Stirnagen bei den Orthopteren.

Die Entwicklung der Orthopterenocelle wurde, wie schon oben erwähnt, erstmals von v. REITZENSTEIN studiert. Er verfolgte sie genauer bei *Periplaneta orientalis* und kam hierbei zu der Ansicht, daß die einzelnen Schichten des Ocellus einer Invagination der Hypodermis ihre Entstehung verdanken; dieser Vorgang soll auf sehr frühen Stadien der Larvenentwicklung stattfinden. Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschließen, wie ich früher schon ausgeführt habe.

Anfänglich hatte ich die Absicht, die Entwicklung der Ocelle bei mehreren Arten zu verfolgen. Da sich jedoch herausstellte, daß in meinem umfangreichen Larvenmaterial von der Haus- und Feldgrille auch bei den jüngsten Larven, die nur wenige Millimeter groß waren, die Augenanlage schon so weit entwickelt war, daß zuverlässige Schlüsse auf ihre Entstehung nicht mehr zulässig erschienen, muß ich bei dem Mangel an Eiern und ganz frisch geschlüpften Larven auf die Beschreibung dieser Arten verzichten. Dagegen standen mir von der Maulwurfsgrille sowohl Eier als frisch ausgeschlüpfte Tiere zur Verfügung, so daß ich hier den Entwicklungsgang der Stirnagen genau verfolgen konnte.

Bei der Beschreibung werde ich nur wenige Stadien auswählen, die durch einen wesentlichen Unterschied oder einen bedeuenden Fortschritt von den vorhergehenden sich unterscheiden. Daß hierbei Manches, was auf dem geschilderten Stadium vielleicht nicht so ganz deutlich hervortritt, durch Befunde an etwas älteren oder jüngeren Larven gewonnen und erhärtet werden muß, ist selbstverständlich.

Auf einem Frontalschnitt eines noch in die Eihaut eingeschlossenen Embryo von *Gryllotalpa vulgaris* finde ich die Anlage der Stirnagen als eine schwache Verdickung der Hypodermis. Die beiden Sehnerven, die die Anlagen schon mit dem Gehirn verbinden, nehmen einen geschlängelten Verlauf und treten weit voneinander entfernt je in die etwas vorgewölbte Hälfte des Gehirns ein (Fig. G). Nach dem Verlassen der Eihülle streckt sich die Larve gerade und dehnt sich möglichst aus. Dadurch hebt sich die Stirne von dem darunter liegenden Gehirn ab und die Sehnerven sind jetzt gerade gestreckt. Die Anlage in diesem Zustand ist in Fig. 11 wiedergegeben.

Die Hypodermis setzt sich aus großen, nebeneinander gereihten Zellen zusammen und wird von der zarten Cuticula bedeckt. In dem Bereich der Anlage der Ocelle tritt eine Sonderung der Zellen

ein, die sich durch die verschiedene Größe der Kerne kundgibt. Unter der Cuticula liegen als Fortsetzung der Hypodermis kleine Kerne, deren Zellen die Bildung der Cuticula übernehmen und daher als corneogene Zellen zu bezeichnen sind. Zwischen diesen, teilweise auch schon in die Tiefe verschoben, gewahrt man große Kerne, die man als die Kerne der zukünftigen Sehzellen ansehen muß. Daß diese Zellen durch Auswanderung aus der Hypodermis entstehen, kann keinem Zweifel unterliegen.

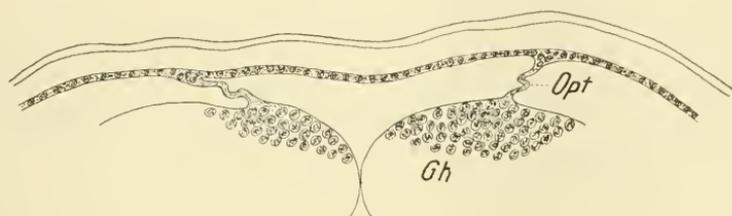


Fig. G.

Grylotalpa vulgaris. Embryo. Lateralocelle. Frontalschnitt.
Opt Sehnerv. Gh Gehirn.

Das nächste Stadium, das von einer etwa 3 Wochen alten Larve stammt, ist schon wesentlich weiter entwickelt (Fig. 12). Über der Anlage der Ocelle ist die Cornea wenig verdickt; die angrenzende Cuticula ist auf ihrer Außenseite mit einer dunklen Pigmentierung versehen. Daher kann man mit einer starken Lupe schon bei äußerlicher Betrachtung der Larve die Anlage der Ocelle als schwache, weißliche Punkte erkennen. Das Gehirn hat sich stark ausgedehnt, so daß es auf der Dorsalseite an die Hypodermis angrenzt, ein Zustand, der sich zeitlebens erhält und der wohl mit der horizontalen Stellung der nur einen niedern Hohlraum einschließenden, flachen Stirne im Zusammenhang steht. Demgemäß zieht der Sehnerv des Ocellus fast parallel mit der Cuticula nach innen zu, um nach kurzem Verlauf zwischen der Hypodermis und dem Gehirn mit einer scharfen Krümmung in das letztere einzutreten. Die Differenzierung in die corneogene und die Sehzellenlage tritt hier mit großer Deutlichkeit zutage. Die Sehzellen werden zahlreicher und liegen bereits in mehreren Schichten. Proximad von den Sehzellen lenken noch einige kleinere Zellen die Aufmerksamkeit auf sich, da sie sich stärker färben als ihre Umgebung. Ihre Kerne sind viel kleiner als die der Sehzellen und unterscheiden sich deutlich von den in

dem Sehnerven in allgemeiner Verbreitung vorkommenden Kernen. Sie färben sich im Gegensatz zu diesen stark und gleichmäßig. In diesen Zellen sehe ich die Anlage des Tapetums. Die Rhabdome kann man auf diesem Stadium nur andeutungsweise erkennen.

Bei einer 15 mm langen Larve, der die Flügelansätze noch fehlen, ist die Anlage wenig weiter gediehen. Die corneogene Schicht bildet jetzt eine fast einheitliche Lage niedriger Zellen. Die Sehzellen haben sich stark vermehrt. Ihre Kerne sind groß und ihre Grenzen deutlich. Die Form der Sehzellen ist eine unregelmäßig rundliche; an ihren Berührungsflächen sind sie abgeplattet, so daß sie polygonale Umrisse haben. Die Rhabdome sind als kurze Stäbchen zwischen den Sehzellen schon wohl entwickelt, so daß sie leicht zu beobachten sind. Die Tapetumzellen sind zahlreich und klein und enthalten noch keine Tapetumsubstanz.

Bei einer Larve von 25 mm Länge ist die Entwicklung des Ocellus schon so weit fortgeschritten, daß eine wesentliche Verschiedenheit von dem Zustand, wie er sich bei der Imago findet, nicht mehr vorhanden ist. Die corneogene Schicht überzieht die Retina als dünne Lage und setzt sich seitlich in die Hypodermis fort. Die Corneagenzellen nehmen noch Farbstoffe auf, wie die angrenzenden Hypodermiszellen. Sie werden erst bei der Imago glasartig durchsichtig, wenn eine Neubildung der Cuticula nicht mehr in Betracht kommt. Die Sehzellen haben sich stark nach den Seiten ausgedehnt, so daß der recipierende Abschnitt eine ziemliche Breite aufweist. Die Rhabdome sind sehr kurz, aber derb und zahlreich. Mit Eisenhämatoxylin färben sie sich intensiv schwarz. Auf beiden Seiten des Stäbchens kann man einen schmalen hellen Streifen wahrnehmen, den ich mit der von HESSE mehrfach beschriebenen „Schaltzone“ vergleichen möchte. Auf diese folgt der früher schon erwähnte dunkle Hof, in dem eine fibrilläre Streifung zum Vorschein kommt. Eine genaue Verfolgung der Fibrillen in den Sehzellen war mir nicht möglich. Die Tapetumzellen bilden eine breite, mäßige dicke Lage unter den Sehzellen. Sie sind größer als diese und regelmäßig begrenzt. Die Nervenfasern sammeln sich hinter dem Tapetum und der Sehnerv tritt an dem innern Rand der Ocellenbasis aus.

Mit dem Wachstum der Larve geht die Weiterentwicklung der Anlage Hand in Hand. Sie besteht fast nur in der Vermehrung der einzelnen Elemente. Die linsenartige Verdickung der Cuticula wird wenig stärker; bei einer 45 mm langen Larve hat sie noch

lange nicht die doppelte Dicke der Cuticula erreicht. Ihre mächtige Ausbildung erfährt sie erst bei der Verwandlung der Larve zu der Imago, wo der fertige Ocellus das Aussehen erhält, das oben schon geschildert worden ist.

Von den Locustiden konnte ich nur einige jüngere Larven von *Locusta viridissima* untersuchen, bei denen sich die Differenzierung in die einzelnen Schichten schon vollzogen hatte.

Die Corneazellen sind im Gegensatz zu der Imago sehr hoch. Auf beiden Seiten gehen sie ohne jede Unterbrechung oder Störung in die Hypodermis über. Unter den Corneazellen liegen die Sehzellen in geringer Zahl. Die Rhabdome sind schon angedeutet. Die Sehzellen haben eine unregelmäßige Form. Ihre Kerne sind im Unterschied von den Corneazellen groß und rundlich. Die Tapetumzellen umhüllen die Sehzellen auf der proximalen Seite in 1—3schichtiger Lage. Sie färben sich weniger stark als die Sehzellen und sind erheblich größer. Seitlich grenzen sie an die Hypodermiszellen an. Daß auch hier die Mehrschichtigkeit des Ocellus auf einem Delaminationsprozesse beruht, scheint mir nach den vorliegenden Präparaten keinem Zweifel zu unterliegen.

G. Allgemeines über die Orthopterenocelle.

Die Orthopteren bilden die einzige Gruppe, bei der die Stirnaugen einen engeren Zusammenhang erkennen lassen, so daß man sie in einer aufsteigenden Reihe anordnen kann. Zweifellos sind die der Blattiden und Locustiden die untersten in dieser Reihe, während die der Acridier als die höchstentwickelten anzusehen sind. Ein lichtsammelnder Apparat ist bei den erstern nur in seinen Anfängen vorhanden. Vielfach überzieht die Cornea den Ocellus in ihrer gewöhnlichen Dicke. Dann begegnet man ganz geringen Verdickungen der Cornea, wie z. B. bei den seitlichen Ocellen von *Locusta* oder *Periplaneta*. Da das von einer Linse erzeugte, umgekehrte Bild eines Gegenstandes außerhalb ihres Brennpunktes liegt, so ist es um so weiter von der Linse entfernt, je größer deren Krümmungsradius ist. Die Verdickungen der Cornea bei diesen Formen sind so gering, daß das Bild eines Gegenstandes, wenn ein solches überhaupt zustande kommen kann, weit hinter die recipierenden Elemente zu liegen käme. Ihre Bedeutung ist darin zu suchen, daß sie durch ihre strahlensammelnde Wirkung die Ocelle lichtstärker machen.

Einen geringen Fortschritt in der Ausbildung des lichtsammelnden Apparats kann man bei den Grillen feststellen. Wenn auch die

seitlichen Ocelle noch eine flache oder wenig verdickte Cornea besitzen. so hat doch wenigstens das mittlere eine wirkliche Linse. Die Verhältnisse bei *Gryllotalpa* muß man als abgeleitete betrachten, vielleicht als eine Anpassung an das nächtliche Leben dieser Tiere. Bei den Grillen sieht man auch die ersten Anfänge dazu, daß die corneogene Schicht in den dioptrischen Apparat mit einbezogen wird. Der recipierende Abschnitt des Ocellus ist im Vergleich mit dem der Locustiden nicht verändert.

Unter den Orthopterenocellen von dem gewöhnlichen Typus stehen die der Mantiden am höchsten. Sie sind dadurch ausgezeichnet, daß sie, wenigstens im männlichen Geschlecht, mit einer wohlentwickelten, ebenmäßigen Linse ausgestattet sind. Die Corneazellen sind verlängert, vielleicht um die Sehzellen in die nötige Entfernung von der Linse zu bringen. Sie sind noch nicht vollkommen durchsichtig. Der recipierende Abschnitt ist dadurch charakterisiert, daß die lichtempfindlichen Elemente nahezu in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen angeordnet sind. Da die Linse infolge ihrer regelmäßigen Gestalt wohl scharfe Bilder zu entwerfen imstande sein wird, so werden diese je nach der Entfernung des Gegenstandes von dem Tier in den Bereich der distalen oder proximalen Sehzellen fallen. Daß bei diesen Ocellen trotz des von der Linse entworfenen scharfen Bildes eine Bildwahrnehmung noch sehr in Frage gestellt ist, glaube ich daraus schließen zu können, daß die Isolierung der einzelnen Sehzellen vermißt wird, ebenso wie die Lagerung der recipierenden Elemente jeweils auf gleicher Höhe, etwa wie man sie bei der mehrschichtigen Retina der Libellen findet.

Die am höchsten differenzierten Stirnangen der Orthopteren sind zweifellos die der Acridier. Sie weichen zwar von den bisher beschriebenen Formen nicht unerheblich ab, lassen aber trotzdem ihre Zugehörigkeit zu dieser Gruppe sehr wohl noch erkennen. Die Cornea bildet mit den Corneazellen vereint den dioptrischen Apparat. Beide zusammen stellen eine auf der Innenseite allerdings unregelmäßig abgeschnittene, plankonvexe Linse vor, wie sie sich bei manchen Ephemeriden auch findet. Von Wichtigkeit ist die Krümmung der Cornea auf der Außenseite, da hier die Lichtstrahlen von dem dünnern in das dichtere Medium übergehen. Eine Bedeutung hat die große Länge der Corneazellen insofern, als nur Strahlen aus bestimmter Richtung zur Reception gelangen, während bei den meisten Locustiden oder Blattiden auch stark seitlich ein-

fallende Strahlen die Sehzellen noch erreichen können. Die Ocelle der Acridier sind, wenn auch eine verwischte Bildwahrnehmung nicht ausgeschlossen sein soll, vornehmlich als Richtungsaugen anzusehen.

Der Abschluß der Orthopterenocelle nach innen zu wird bei den Blattiden und Locustiden fast nur durch das Tapetum, bei den Mantiden und Acridiern teilweise unter Mitwirkung von Pigment bewerkstelligt. Unter einem Tapetum versteht man in den Augen der Wirbeltiere eine Gewebeschicht, die durch die Anordnung gewisser Elemente, sei es kleiner Krystalle oder feinsten Fibrillen, so beschaffen ist, daß sie die einfallenden Lichtstrahlen reflektiert. Von hier aus wurde die Bezeichnung Tapetum auch auf lichtreflektierende Gewebemassen in den Augen der Wirbellosen übertragen, wo solche in vielen Modifikationen vorkommen. Das Tapetum ist also kein morphologischer, sondern ein physiologischer Begriff.

Das bei allen von mir untersuchten Orthopteren sich findende Tapetum besteht aus einzelnen Zellen, in die eine Substanz von besonderem optischem Verhalten eingelagert ist. HESSE hat bei *Machilis* ein Tapetum beschrieben. Er spricht die Vermutung aus, daß es hier vielleicht imstande sein könnte, die in der Richtung der Rhabdome einfallenden Lichtstrahlen wieder in der Einfallsrichtung zurückzuwerfen, die seitlichen dagegen in anderer, so daß auf diese Weise eine gewisse optische Isolierung zustande käme. Eine solche Wirkung des Tapetums kommt für die Orthopteren nicht in Betracht, da die recipierenden Elemente immer senkrecht zu seiner Oberfläche stehen müßten. Trotzdem muß die Reflexwirkung des Tapetums noch eine gewisse Bedeutung haben. In welcher Weise sich diese äußert, ist nicht leicht zu entscheiden.

Von großer Wichtigkeit ist das Tapetum als isolierende Schicht. Dies drückt sich in seiner ganzen Anordnung aus. Weiter spricht hierfür die schon mehrfach erwähnte Korrelation zwischen Pigment und Tapetum, die sowohl bei den Mantiden als auch bei den Acridiern unzweifelhaft vorhanden ist. Daß die Tapetumsubstanz der Isolierung dienen kann, erscheint keineswegs unwahrscheinlich. Der ausschlaggebende und wichtigste Unterschied zwischen dem dunklen und dem „weißen“ Pigment, wie LEXDIG das Tapetum bezeichnet, besteht darin, daß die Körnchen im erstern Fall das Licht resorbieren, in letzterm Fall reflektieren. Es ist nun klar, daß lediglich zur Isolierung nur das dunkle Pigment in Betracht kommt. Wenn dagegen eine Reflexwirkung neben der Isolierung noch Vor-

teile bietet, so wird das weiße Pigment den Vorzug verdienen, das der Isolierung, wenn es in genügend dicker Schicht vorhanden ist, sehr wohl dienstbar gemacht werden kann. Sobald die Reflexwirkung an Bedeutung verliert und die Isolierung in den Vordergrund tritt, wird das weiße Pigment durch das dunkle ersetzt, ein Vorgang, den man schrittweise bei den Acridiern verfolgen kann.

II. Pseudoneuropteren.

Von den Stirnagen der hemimetabolen Insecten sind fast nur die der Pseudoneuropteren mehrfach untersucht worden. Es ist daher mit Ausnahme der Ephemeriden ihr Bau im wesentlichen schon richtig beschrieben. Das Vorkommen der Stirnagen bei den 3 untersuchten Gruppen ist sehr konstant.

A. Libelluliden.

Untersucht wurden

- Aeschna cyanea* MÜLL.
Anax formosus LIND.
Gomphus vulgatissimus L.
Libellula depressa L.
Cordulia metallica LIND.
Sympetrum flaveolum NEWM.
Calopteryx virgo L.
Agrion puella L.

Die Libellen sind stets mit 3 Stirnagen ausgestattet. Sie sind meist schon mit dem bloßen Auge leicht zu erkennen. Ihre Lage ist bei den einzelnen Gattungen verschieden. Bei den Agrioniden stehen sie in einem Dreieck, bei *Anax* oder *Aeschna* fast in einer geraden Linie, bei *Gomphus* liegen sie auf der Stirne, bei *Libellula* um die sogenannte Augenschwiele, eine blasige Auftreibung zwischen der Stirne und den Facettenaugen.

REDIKORZEW hat erstmals die Stirnagen von Libellen und zwar die der beiden bei uns vorkommenden *Calopteryx*-Arten untersucht. Er stellte bei den seitlichen eine große asymmetrische Linse fest. Die corneogene Schicht ist ihm entgangen, da er die distale Sehzellenreihe dafür gehalten hat. Ebenso hat er das Tapetum nicht erkannt bzw. mit Pigment verwechselt. HESSE hat sich fast zu gleicher Zeit wie REDIKORZEW mit den Stirnagen von *Agrion* und *Aeschna* beschäftigt. Er hat die distale Zellreihe für Sehzellen erklärt, da er Rhabdome und proximad abgehende Nervenfasern nach-

weisen konnte. Die recipierenden Elemente hat er bei *Aeschna juncea* genauer analysiert und gezeigt, daß sie durch Verschmelzung von Stiftchen entstehen. Er benennt sie daher „Stiftchensäume“. Während also REDIKORZEW nur über die Ocelle einer Gattung und HESSE in der Hauptsache über die recipierenden Elemente Aufklärung gegeben hat, so soll im Folgenden ein Vergleich des allgemeinen Baues der Stirnaugen bei den verschiedenen Gattungen den Gegenstand der Betrachtung bilden.

1. *Aeschna cyanea*.

Bei dieser Art stehen die seitlichen Stirnaugen um die sogenannte Augenschwiele und zwar so, daß das mediane nach vorn und die lateralen nach den Seiten gerichtet sind. Das erstere liegt in der tiefen Einbuchtung zwischen der Augenschwiele und der mächtig aufgetriebenen Stirne. Es hat, von außen betrachtet, eine Linse von ovaler Form, deren langer Durchmesser quer zum Kopf gestellt ist. Da die Linsen bei den Libellen im allgemeinen sehr umfangreich sind, suchte ich mir frisch geschlüpftes Material zu verschaffen. Zu diesem Zweck wurden die Larven im März und April im Freien gefangen und in Aquarien gehalten. Bei reichlicher Nahrung entwickeln sie sich rasch. Das bequemste Futter für große Larven sind Regenwürmer mittlerer Größe, die durch ihre Bewegungen sofort die Aufmerksamkeit auf sich lenken und sehr gierig aufgefressen werden. Meist nach einmaliger Häutung im Aquarium begannen die Larven Ende Mai und Anfang Juni sich in die Imagines zu verwandeln. Sie wurden teils sofort, teils nach einer oder mehreren Stunden konserviert, um ihnen Zeit zur vollen Ausdehnung zu lassen. Solche frisch gehäutete Tiere lassen sich bei kombinierter Einbettung in Celloidin und Paraffin ohne Schwierigkeit in lückenlose Serien von 7μ Dicke zerlegen. Bei dünnen Schnitten, wie sie zum Studium der recipierenden Elemente nötig sind, wurde der Kopf soweit geschnitten, bis der Ocellus eben erscheint. Alsdann wird durch einen senkrechten Schnitt mit dem Rasiermesser die Linse bis auf einen schmalen proximalen Teil, der im allgemeinen weich ist, abgetragen und dann weiter geschnitten oder, wenn es nötig wurde, nochmals umgebettet.

Die Linse des mittlern Ocellus hat eine eigentümliche Gestalt, die mit der Duplizität der Retina im Zusammenhang steht. Sie springt nach außen wenig vor. Nach innen zu ist sie ganz außer-

ordentlich stark entwickelt. In Textfig. H sind Schnitte durch sie in 3 Richtungen abgebildet. Durch Kombination dieser Bilder kann man sich unschwer eine Vorstellung ihrer Gestalt machen. Sie springt nach innen etwa in der Form eines breiten, mäßig dicken Zapfens vor, dessen seitliche Ränder mundwärts umgebogen sind. Die Linse zeigt bei frisch geschlüpften Tieren eine eigentümliche Struktur. Sie hat noch nicht die feste Konsistenz und das homogene Aussehen, wie bei ältern Tieren. Eine dünne, distal gelegene Schicht, etwa von der Dicke der angrenzenden Cuticula überzieht die Linse und verrät durch weniger intensive Färbbarkeit und starke Lichtbrechung eine festere Konsistenz. Der proximale Teil der Linse ist von unregelmäßigen Hohlräumen durchsetzt, die entweder mit der Bildung der Linse im Zusammenhang stehen oder durch die Konservierung bedingt sind.

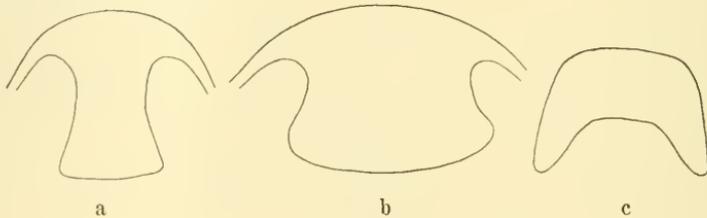


Fig. H.

Aeschna cyanea.

Linse des Medianocellus. a Sagittalschnitt. b Frontalschnitt. c Querschnitt.

40:1.

Zu beiden Seiten des nach innen vorspringenden Zapfens der Linse sind die Hypodermiszellen stark verlängert. Sie sind sehr zahlreich und eng zusammengedrängt. In ihren basalen Teilen sind sie dicht mit einem dunklen Pigment angefüllt, das in der angrenzenden sehr niedrigen Hypodermis fehlt, weil dort die Cuticula auf ihrer Außenseite pigmentiert ist. Diese verlängerten Zellen muß man zu den Corneagenzellen rechnen, da sie an der Bildung der Linse beteiligt sind. REDIKORZEW und HESSE konnten nur diese seitlichen Corneagenzellen erkennen, während ihnen die Verbindung unter der Linse durch entging. Dies ist dadurch erklärlich, daß diese Schicht bei ältern Tieren sehr zart ist und beim Schneiden gegen die Linse gepreßt wird, so daß sie sich der Beobachtung leicht entzieht. Bei frisch ausgeschlüpften Tieren ist der Zusammenhang stets deutlich.

Die Retina des mittlern Ocellus zeigt eine ausgesprochene Duplizität, auf die schon HESSE bei *Agrion* hingewiesen hat. Auf

einem von der Rostralseite her geführten Frontalschnitt erscheinen zuerst an den beiden proximalen Ecken der Linse Teile der Retina, die immer breiter werden, bis sie sich in der Mitte berühren. Aus den beiden Abschnitten der Retina entspringt je ein Sehnerv. Die beiden Äste vereinigen sich nach kurzem konvergierendem Verlauf, um nach Durchkreuzung ihrer Fasern nach den seitlichen Gehirnhälften auseinander zu gehen. Auf dem Querschnitt tritt die Duplizität der Retina noch mehr hervor. Der Pigmentbecher hat eine elliptische Form. Auf der Rostralseite weist er eine schmale, tiefe Einbuchtung auf, da er als spitzer Keil etwa bis zur Mitte der Ellipse vordringt, wie es in Textfig. J angedeutet ist.

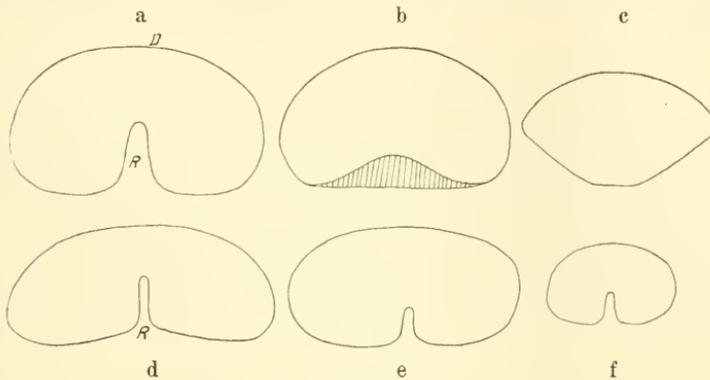


Fig. J.

Querschnitte durch die Retina der Medianocelle. Umriß des Pigmentbeckers gezeichnet.

- a *Aeschna cyanea*. b *Gomphus vulgatissimus*. c *Calopteryx splendens*.
d *Cordulia metallica*. e *Sympetrum flaveolum*. f *Agrion puella*.

D dorsal. R rostral.

Die Retina ist ferner dadurch ausgezeichnet, daß die Sehzellen in 2 Schichten liegen. HESSE hat diese Tatsache bei *Agrion* erstmals erkannt und eingehend beschrieben. Die distalen Sehzellen sind klein. Ihre zahlreichen Kerne liegen in den obren Enden der Zellen. Die proximalen Sehzellen haben eine größere Ausdehnung als die distalen. Ihre Kerne sind erheblich größer als die der distalen Sehzellen. Ihre Rhabdome sind ebenfalls viel länger, eine Tatsache, die eine Erklärung in ihrer Funktion findet, wie HESSE bereits näher ausgeführt hat.

Proximad von der tiefern Lage der Sehzellkerne liegt noch eine mehr oder weniger regelmäßige Reihe von länglichen Kernen, die

den Tapetumzellen angehören. Sie färben sich intensiv blau und sind wesentlich kleiner als die Sehzellkerne. Die Fortsätze der Tapetumzellen erstrecken sich bis zur Mitte der proximalen Sehzellen. Die Isolierung des Ocellus wird durch den Pigmentbecher besorgt, der die gesamte Retina umhüllt.

Die Retina wird in ihrem proximalen Teil von einem dichten Netzwerk feiner und feinsten Tracheenästchen durchsetzt, die den Autoren wegen ihrer außerordentlichen Zartheit bisher entgangen sind. Ob die Tracheen nur in dem Tapetum verlaufen, konnte ich nicht mit Sicherheit feststellen. Dieses Vorkommen von Tracheen in den Stirnagen ist nicht vereinzelt; bei verschiedenen Orthopteren, wo sie allerdings meist nur spärlich auftreten, wurde auf sie hingewiesen.

2. *Anax formosus*.

Bei dieser Art fällt bei äußerlicher Betrachtung der Unterschied in der Größe des mittlern und der seitlichen Ocelle in die Augen. Das Größenverhältnis der beiden erhellt aus der Textfig. K. Das mittlere Stirnauge ist gegenüber den seitlichen auffallend vergrößert. Es ist nahezu 4mal so groß wie der mittlere Ocellus von *Aeschna cyanea*, obgleich die Tiere selbst sich in der Größe nur wenig unterscheiden.

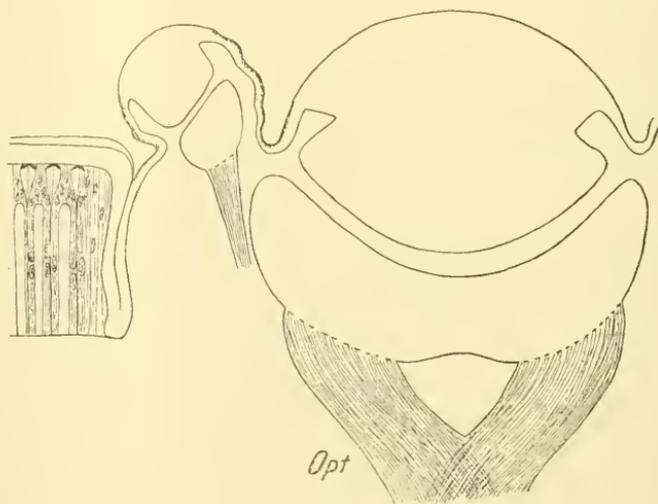


Fig. K.

Anax formosus. Median- und Lateralocellus. Frontalschnitt. 35:1.
Opt Sehnerv.

Die Linse weist im Gegensatz zu *Aeschna* sowohl auf der Innenseite als auf der Außenseite eine regelmäßige Rundung auf. Vor dem Übergang in die allgemeine Cuticula ist sie zu beiden Seiten tief eingeschnitten. Dorthin folgt die intensiv pigmentierte Hypodermis und bildet so eine Iris. Die corneogene Schicht liegt nur als feiner Belag zwischen der Linse und der Retina; trotzdem kann man sie überall deutlich erkennen.

Die Duplizität der Retina ist nicht so ausgesprochen wie bei *Aeschna*, da der Pigmentbecher auf der Rostralseite nicht stark eingebuchtet ist. Die Sehnerven treten gesondert aus der Retina aus. Nach kurzem Verlauf vereinigen sie sich und durchkreuzen ihre Fasern; dann biegen die beiden Hälften nach den Seiten um und gelangen zu den zugehörigen Gehirnteilen.

Die Zweischichtigkeit der Retina ist in einem Maße ausgebildet, wie ich sie sonst nirgends bei den Libellen beobachten konnte. Die distalen Sehzellen sind sehr klein im Vergleich mit den proximalen. In ihren obern verdickten Teilen liegen die kleinen Kerne. An ihrer Berührungsfläche tragen sie ein kurzes Rhabdom. Demgegenüber sind die proximalen Sehzellen außerordentlich lang. Ihre Kerne liegen basalwärts in den Zellen und sind mit einem deutlichen Nucleolus versehen. Die Größenverhältnisse und die allgemeine Lage ergeben sich aus Fig. 13.

Unter den Sehzellkernen liegen noch eine Anzahl kleiner, runder Kerne, die teils dem Tapetum, teils den Stützzellen angehören. Das Tapetum ist gut entwickelt. Die bei durchfallendem Licht graugrünliche Substanz reicht zwischen den Sehzellen weit nach oben. Bei auffallendem Licht verrät sich die Ausdehnung des Tapetums durch starkes Leuchten. Es wird in der Regel bei der Färbung der Schnitte nicht aufgelöst, so daß auch bei den fertigen Präparaten seine Ausdehnung durch den starken Glanz der Körnchen in auffallendem Licht wahrnehmbar wird.

3. *Gomphus vulgatissimus*.

Der Kopf von *Gomphus* hat ein etwas anderes Aussehen als der von *Aeschna* und *Anax*. Die Facettenaugen stoßen nicht zusammen, so daß ein schmaler Raum zwischen ihnen freibleibt. Die Ocelle liegen oberhalb der blasig aufgetriebenen Stirne in mäßiger Entfernung voneinander fast in einer geraden Linie.

Die Linse ist im ganzen der von *Aeschna* ähnlich. An den proximalen Ecken sind sowohl die Linsen der seitlichen Ocelle als

die des mittlern nicht gerundet, sondern in kleine, stumpfe oder spitze Höcker ausgezogen. Das Chitin der Linse ist nicht ganz klar durchsichtig, sondern gelbbraun angehaucht.

Die Corneazellen sind dadurch ausgezeichnet, daß sie sich als deutliche Schicht unter der Linse fortsetzen, wie bei keiner der andern Arten, eine Tatsache, die aufs klarste zeigt, wie wertvoll unter Umständen ein Vergleich sogar nahe verwandter Arten sein kann. Die zu beiden Seiten der Linse hohen Corneazellen biegen an ihrem untern Rand um und bilden eine mit zahlreichen, rundlichen Kernen versehene niedrige Schicht, die der Linse dicht anliegt (Fig. 14). Gegen die Retina sind die Corneazellen nicht scharf abgegrenzt. Die Kerne der distalen Sehzellen kann man jedoch von denen der Corneazellen leicht unterscheiden, da sie größer und weniger intensiv gefärbt sind.

Die Retina ist zweischichtig. Die distalen Sehzellen sind, wie aus einem Querschnitt sich ergibt, viel zahlreicher und kleiner als die proximalen. In beiden Fällen treten fast durchweg 3 Sehzellen zur Bildung eines Rhabdoms zusammen. Die Sehnerven treten aus der Retina gesondert aus; nach kurzem Verlauf vereinigen sie sich, um nach Durchkreuzung ihrer Fasern nach den Seiten auszubiegen zu den entsprechenden Gehirnteilen (Fig. 14). Auf dem Querschnitt sind die beiden Nervenstämme je von einer besondern Membran umhüllt. Mit der Annäherung an das Gehirn treten sie enger zusammen, um dann miteinander zu verschmelzen, wobei auch die Hülle einheitlich wird und keine Andeutung einer Zweiteilung mehr erkennen läßt.

Das Tapetum reicht distad etwa bis zur Mitte der Retina. Wie man auf einem Querschnitt feststellen kann, werden die einzelnen Sehzellengruppen in ihren basalen Teilen von der Tapetumsubstanz vollständig umhüllt.

Die Duplizität der Retina ist nicht so ausgeprägt wie bei *Aeschna*. Der Querschnitt der Linse weist nur eine schwache Biegung auf ohne die rostralen Fortsätze, die bei *Aeschna* abgebildet wurden. Der Pigmentbecher hat eine schwach ovale Form und ist auf der Rostralseite durch eine Verbreiterung der Pigmentierung nur wenig eingebuchtet (Textfig. J).

Ueber das gelegentliche Auftreten von Sehzellen zwischen den Corneazellen, die ich mehrfach bei *Gomphus* und teilweise auch bei *Aeschna* beobachten konnte, mag noch eine Bemerkung beigefügt werden. Die seitlichen Ocelle haben eine lange, nach innen zapfen-

artig vorspringende Linse (Fig. 15). Zu beiden Seiten der Linse sind, wie bei den andern Arten, die hohen Corneazellen, in deren basalen Teilen rotbraunes Pigment zur Abhaltung der seitlich einfallenden Lichtstrahlen angehäuft ist. Zuweilen kommt es nun vor, daß zwischen diesen Zellen mit ihren länglichen Kernen solche Zellen liegen, die sich durch ihre geringe Färbbarkeit bemerkbar machen. Ihre Kerne sind groß und rundlich und gleichen vollkommen den Sehzellkernen. Zwischen 2 oder 3 derartigen Zellen liegt ein deutliches Stäbchen, so daß nichts mehr fehlt, was sie als typische Sehzellen charakterisiert, mit Ausnahme der Nervenfasern, die ich nicht mit Sicherheit verfolgen konnte. Daß diese Zellen eine physiologische Bedeutung bei dem Sehvorgang haben, halte ich für unwahrscheinlich. Es sind dies wohl Zellen, die bei der Differenzierung der ursprünglichen Hypodermis in corneogene und Sehzellenschicht zurückgeblieben sind und dann in dem alten Verband trotzdem ihre typische Ausbildung erreichen.

4. *Libellula depressa*.

Die *Libellula*-Arten weichen in dem Bau der Ocelle von den Aeschniden in keinem wesentlichen Punkt ab. Die Form und die Struktur der Linse ist dieselbe wie bei *Aeschna*. Die corneogene Schicht setzt sich als dünner Belag unter der Linse fort. Die Zweischichtigkeit der Retina ist wie bei *Aeschna* ausgebildet. Die distalen Sehzellen sind zahlreich, mit kurzen Rhabdomen und stehen in Gruppen von zweien oder dreien beisammen. Die proximalen Sehzellen sind weniger zahlreich und bilden stets Gruppen von drei Zellen, zwischen denen ein Yförmiges Rhabdom steckt. Genau wie *Libellula depressa* verhält sich *Cordulia metallica*.

Bei *Sympetrum flaveolum* hat die Linse des mittlern Ocellus eine besondere Form, indem sie außen breit beginnt, dann sich plötzlich verjüngt, um gegen das proximale Ende hin wieder anzuschwellen. In der Retina stehen sowohl die distalen als die proximalen Sehzellen in Gruppen zu dreien. Das Tapetum ist bei allen Arten gut ausgebildet.

Um den Grad der Duplizität der Retina des mittlern Ocellus zu veranschaulichen, habe ich in Textfig. J Querschnitte von *Cordulia* und *Sympetrum* wiedergegeben. Bei *Cordulia* ist die Retina sehr breit; demgemäß ist auch die Linse in die Breite gezogen, so daß sie die Form eines quergestellten mäßig dicken Zapfens hat, an dem die rostralen Umbiegungen des Randes im Unterschied von

Aeschna nur ganz wenig entwickelt sind, was der geringen Ausdehnung der Retina in dieser Richtung ganz entspricht. Bei *Sympetrum* ist die Einbuchtung des Pigmentbechers so gering, daß die Form der Linse dadurch nicht beeinflußt wird.

5. *Calopteryx virgo*.

Bei den Agrioniden fehlen die blasigen Auftreibungen am Kopf. Die Stirn- und Seitenaugen sitzen daher auf der breiten, zwischen den Facettenaugen sich ausdehnenden Stirne auf einem kleinen Höcker. Das Sehfeld der seitlichen Ocelle erstreckt sich nach vorn und außen, wie ein Frontalschnitt durch den Kopf von *Agrion puella* zeigt (Textfig. L).

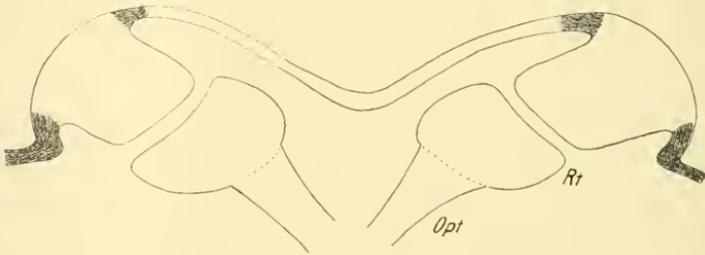


Fig. L.

Agrion puella. Lateralocelle. Frontalschnitt.
Rt Retina. Opt Sehnerv.

Das mittlere Stirnauge von *Calopteryx virgo* ist größer als die seitlichen und hat eine mächtige Linse, der die corneogene Schicht als dünner Belag dicht anliegt. Die Corneagenzellen sind von den darunter liegenden Sehzellen leicht zu unterscheiden. Sie bilden zwischen der Linse und der Retina eine dünne ununterbrochene Zellenlage. Sowohl von den distalen als von den proximalen Sehzellen treten in der Regel 3 zur Bildung eines Rhabdoms zusammen.

Von der Duplizität der Retina ist nicht viel zu bemerken. In Textfig. J ist ein Querschnitt durch sie von *Calopteryx splendens* abgebildet. Die Linse hat auf dem Querschnitt eine ovale Form. Nur in dem Sehnerven ist die Duplizität noch ausgesprochen gewahrt.

Was die Pigmentierung anlangt, so muß ich noch kurz auf die Angaben REDIKORZEW's eingehen. Er findet das Pigment bei *Calo-*

pteryx splendens in der Hypodermis und in dem Pigmentbecher, der den Ocellus umgibt, während die Sehzellen vollkommen frei davon sind. Diese Beobachtung kann ich vollauf bestätigen. Wenn er aber bei *Calopteryx virgo* Pigment in den Retinazellen selbst eingelagert findet, so muß ich ihm widersprechen. Was er für Pigment gehalten hat, ist die zwischen die Sehzellen eingelagerte Tapetumsubstanz. Auf dicken Schnitten scheint freilich diese graubraune Substanz, die einem Pigment nicht unähnlich ist, in den Sehzellen zu liegen. Hätte REDIKORZEW einmal ein Präparat bei auffallendem Licht betrachtet, so wäre ihm der starke Glanz sofort aufgefallen, und er hätte diese Masse nicht für Pigment, sondern für ein Tapetum erklärt. Daß REDIKORZEW dieses „Pigment“ nur bei der einen Art, bei der andern dagegen nicht gefunden hat, ist keineswegs auffallend; es ist vielmehr ein Beweis für die Richtigkeit meiner Erklärung. Denn die feinkörnige Substanz des Tapetums kann durch die Behandlung der Objekte mit den verschiedenen Reagentien leicht aufgelöst werden, wodurch sein Nachweis sehr erschwert wird. Bei der Konservierung in Sublimat finde ich bei beiden Arten keinen Unterschied in der Ausbildung des Tapetums.

Die Entwicklung der Stirnaugen von *Libellula depressa*.

Die jüngste Larve, die mir zur Verfügung stand, war gegen 10 mm lang. Die Anlage besteht hier in einer einfachen Verdickung der Hypodermis, die schon eine Verbindung mit dem Gehirn aufweist (Fig. 16). Die Verdickung ist vollkommen solid. Sie kommt dadurch zustande, daß die Hypodermiszellen infolge starker Vermehrung nicht mehr alle in gleicher Höhe nebeneinander Platz finden, sondern sich gegenseitig ein wenig verschieben. Von einem Unterschied der einzelnen Zellen oder Kerne ist noch nichts zu bemerken. Rhabdome konnte ich ebenfalls noch nicht wahrnehmen.

Bei einer wenig ältern Larve ist die Anlage schon wesentlich weiter entwickelt. Die Differenzierung in Corneagen- und Retinazellen ist schon erkennbar. In Fig. 17 ist die Anlage in diesem Stadium abgebildet. Die ansehnlichen Corneagenzellen stoßen an die Cuticula an. An dem innern Teil der Epithelverdickung sind die Sehzellen schon reichlich vertreten. Sie sind durch die Anwesenheit von Rhabdomen und Nervenfasern gekennzeichnet; ihre Kerne sind von denen der Corneagenzellen nur wenig unterschieden. Sie sind etwas größer und mehr rundlich. Am Grunde der Anlage

lenkt noch ein kleiner Zellenhaufen, der sich gegen die Umgebung abhebt, die Aufmerksamkeit auf sich. Wie man aus seiner Lage schließen kann und wie die Weiterentwicklung mit Sicherheit darzutut, ist dies die Anlage des Tapetums, das demnach epithelialen Ursprungs ist. Die Kerne dieser Zellen sind kleiner als die der Sehzellen. Der Sehnerv ist bereits in seiner ganzen Ausdehnung doppelt. Von einer Einstülpung konnte weder auf diesen noch auch auf frühern Stadien irgend eine Spur gefunden werden.

Im Verlauf der weitem Entwicklung behalten die Corneagenzellen stets eine große Ausdehnung bei. Die Sehzellen vermehren sich rasch, so daß sie sich auf der ganzen Anlage gleichmäßig ausdehnen. Das Tapetum vergrößert sich ebenfalls, so daß es die Basis des Ocellus allmählich schalenförmig überdeckt, ohne daß man an dem fertigen Präparat von der Tapetumsubstanz etwas bemerken könnte. Den Durchtritt der Nervenfasern durch das Tapetum kann man an dem Längsschnitt verfolgen. In Fig. 18 ist die Anlage einer etwa 20 mm langen Larve abgebildet. Die corneogene Schicht überzieht den Ocellus mit hohen Zellen, deren Kerne eine längliche Form haben. Zu beiden Seiten ist die Hypodermis in tiefe Falten eingesenkt, um Chitinsehnen zu bilden. Höchst bemerkenswert ist, daß unter den Kernen der Corneagenzellen Kerne sichtbar werden, die sich durch ihre rundliche Form von jenen unterscheiden. Auf Schnitten von etwas ältern Larven sind sie von den Corneagenkernen noch mehr entfernt, und bei weiterer Verfolgung stellt es sich heraus, daß diese Kerne später den distalen Sehzellen angehören. Es findet also ein zweiter Auswanderungsprozeß von Sehzellen statt, eine Tatsache, die mit der Invaginationstheorie unvereinbar ist. Die Rhabdome liegen zwischen der proximalen und der distalen Kernreihe. Damit ist die wesentliche Ausbildung der Retina erreicht. Bald tritt auch in dem Tapetum die charakteristische Substanz auf, die im Gegensatz zu der Tapetumsubstanz der Orthopterenocelle auch im gefärbten Präparat erhalten bleibt. Durch die immer zahlreicher werdenden Nervenfasern wird es siebartig durchlöchert und legt sich dann dem proximalen Teil der Retina dicht auf, um die basalen Teile der Sehzellen zu umhüllen. Die Corneagenzellen schwinden bei der Bildung der Linse auf eine schmale Lage zusammen.

Bei *Aeschna cyanea* verläuft die Entwicklung des Ocellus nicht ganz so übersichtlich wie bei *Libellula depressa*. Auf der frühesten Anlage fand ich die Hypodermis noch kaum verdickt, trotzdem

unterscheiden sich die Sehzellen von den umgebenden Hypodermiszellen schon deutlich durch ihre weniger starke Färbbarkeit und den Besitz von Rhabdomen. Die Sehzellen vermehren sich rasch. Sie nehmen jedoch nicht die ganze Breite des Ocellus ein, sondern die Corneazellen dringen seitlich als breiter Zapfen nach innen fast bis zu der Tapetumanlage vor. Dieser Zapfen befindet sich bei den seitlichen Ocellen auf der Außenseite, bei dem mittlern auf der Rostralseite der Anlage. Es scheint mir wahrscheinlich, daß er mit der Bildung der Linse im Zusammenhang steht. Ferner mag noch hervorgehoben werden, daß die Sehzellen nicht, wie bei der vorigen Art, schon früh sich regelmäßig anordnen, sondern sie liegen wirr zerstreut durcheinander. Ein Präparat einer ältern *Calopteryx*-Larve, das diese Verhältnisse erläutern soll, habe ich in Fig. 19 gezeichnet. An dem rostralen Teil der Anlage ist der Epithelzapfen sichtbar. Die Sehzellen sind zahlreich und liegen in mehreren Lagen. Die Rhabdome sind kurz, aber sehr kräftig. Auf der Dorsalseite sieht man die Corneazellen, wie sie von der Cuticula bis zu der Basalmembran durchreichen und wie zwischen ihnen einzelne Sehzellengruppen ausgebildet sind. Wie aus dieser ungeordneten Anhäufung von Sehzellen bei den Larven von *Aeschna* und *Calopteryx* die regelmäßige Retina der Imagines hervorgeht, konnte ich nicht genau verfolgen.

B. Perliden.

Untersucht wurden:

Perla abdominalis BURM.

Perla marginata PANZ.

Isopteryx tripunctata SCOP.

Die Perliden sind stets mit 3 Stirnaugen ausgerüstet. Ihr Kopf ist rundlich und bei einigen Arten flach gedrückt. Die Ocelle liegen auf der großen, fast ebenen Stirn in ziemlicher Entfernung voneinander. REDIKORZEW hat den Bau dieser Organe bei einer Larve von *Perla bicaudata* studiert und auch richtig beschrieben. Bei der Imago von *Perla abdominalis* ist die Linse des mittlern Ocellus mächtig entwickelt (Textfig. M). Die anstoßende Cuticula ist in ihrem distalen Teil tief dunkel pigmentiert. Die corneogene Schicht besteht fast nur noch aus den zahlreichen Kernen der Zellen, die der Linse dicht anliegen. Bei den Larven dagegen sind die Corneazellen in der Regel ziemlich hoch, wie REDIKORZEW sie abgebildet hat.

Die Retina besteht aus großen, prismatischen Zellen mit basal

liegenden Kernen. Sie stehen stets in Gruppen zu zweien zusammen, um ein Rhadom zu bilden, das hierdurch die Form eines ebenen Plättchens annimmt. Die Rhadome färben sich mit Eisenhämatoxylin intensiv schwarz. Sie sind von einem dunklen Hof umgeben, an dem man eine leichte Querstreifung erkennen kann. Das Pigment ist grobkörnig und liegt proximad von den Rhadomen. Es ist in die Sehzellen eingelagert und zwar in deren randliche Teile. SEILER behauptet, daß er bei 2 Perliden-Arten zwischen die

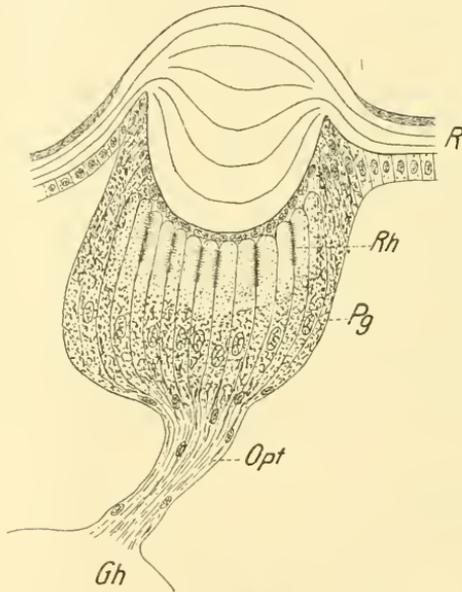


Fig. M.

Perla abdominalis. Medianocellus. Sagittalschnitt.

R rostral. Rt Retina. Pg Pigment. Opt Sehnerv. Gh Gehirn.
180:1.

Sehzellen eingelagertes Pigment gefunden habe. Diese Angabe muß auf einem Irrtum beruhen. Die Anwesenheit eines Tapetums konnte ich weder bei den zahlreich untersuchten Larven noch auch bei den Imagines feststellen.

Der Sehnerv des mittlern Ocellus geht nach kurzem fast geraden Verlauf in das Gehirn über. Auf dem Querschnitt ist er einheitlich. Irgend eine Andeutung der Duplizität konnte ich weder an der Retina noch bei dem Sehnerven entdecken.

Die seitlichen Ocelle haben einen asymmetrischen Bau; sonst

stimmen sie mit dem mittlern vollkommen überein. Die Ocelle von *Perla marginata* und *Isopteryx tripunctata* sind wie die von *Perla abdominalis* gebaut.

C. Ephemeriden.

Untersucht wurden:

Heptagenia venosa ETN.

Cloëon dipterum L.

Ephemera sp.

Wie die zusammengesetzten Augen der Eintagsfliegen durch ihre mannigfachen Besonderheiten ein großes Interesse für sich beanspruchen, so verdienen auch ihre Stirnaugen infolge ihrer eigentümlichen Ausbildung Beachtung. CARRIÈRE hat erstmals die Ocelle von *Cloëon* untersucht und als wichtigstes Ergebnis die merkwürdige Tatsache festgestellt, daß diese Art eine aus Zellen zusammengesetzte Linse besitzt, die er treffend mit der schon länger bekannten Linse des Auges von *Pecten* vergleicht. HESSE hat nach ihm ebenfalls die Ocelle einer Art der Gattung *Cloëon* eingehend beschrieben und abgebildet. In neuester Zeit erschienen zwei Arbeiten, die sich mit den Ocellen der Ephemeriden und ihrer Entwicklung befassen. v. REITZENSTEIN studierte die Entwicklung dieser Organe bei *Cloëon*, während SEILER die Anatomie der Ocelle von 5 verschiedenen Arten neben der Entwicklung dieser Gebilde bei *Cloëon* beschrieben hat. Der letztere konnte eine große Übereinstimmung des Baues bei den einzelnen Arten feststellen. Nur die Linse zeigt einen verschiedenen Bau. Sie löst sich nicht bei allen Arten vollkommen von der Hypodermis los, sondern sie besteht häufig in einer einfachen Verlängerung der Hypodermiszellen. Um Wiederholungen zu vermeiden, soll im Folgenden nur eine Art genauer geschildert werden: darauf konnte um so weniger verzichtet werden, als sich herausgestellt hat, daß die bisherigen Untersucher den Bau dieser Ocelle nicht richtig erkannt haben.

Heptagenia venosa ist eine unserer gewöhnlichen Ephemeriden. Sie hat gegenüber *Cloëon* den für die Untersuchung nicht zu unterschätzenden Vorteil, daß sie wesentlich größer ist. Die Stirnaugen sind in der Dreizahl vorhanden. Das mittlere ist etwas kleiner als die seitlichen, ohne in seinem Bau von diesen abzuweichen. Der Beschreibung ebenso wie der Fig. 20 ist ein Frontalschnitt durch einen lateralen Ocellus zugrunde gelegt.

Die Cornea ist über dem Ocellus stark vorgewölbt. Sie zeigt nirgends eine linsenartige Verdickung, sondern behält in ihrer ganzen Ausdehnung dieselbe Dicke bei. Sie geht ohne scharfe Abgrenzung seitlich in die allgemeine Cuticula über, die auf ihrer Außenseite dunkel pigmentiert erscheint und dadurch die seitlich einfallenden Lichtstrahlen fernhält. Unter der Cornea liegt die corneogene Schicht, deren Zellen stark verlängert sind. Diese sind glasartig durchsichtig und nehmen keinen Farbstoff auf. Die Zellgrenzen treten scharf hervor. Die Kerne der Corneagenzellen liegen meist in den proximalen Enden der Zellen; mitunter rücken einige etwas in die Höhe. Seitlich werden die Corneagenzellen niedriger, um dann in die gewöhnliche Hypodermis überzugehen. Die Linse in ihrer Gesamtheit ist plankonvex, da sie nach außen vorgewölbt ist, während sie auf ihrer Innenseite flach abgeschnitten ist.

Proximal von der Linse liegt die Retina. Ihr Bau ist klar, wenn er auch von dem gewöhnlichen Aussehen etwas abweicht. Sie besteht aus zahlreichen Sehzellen, die in ihrem distalen Teil eng zusammengedrückt sind, so daß sie eine prismatische Form haben. Etwa in der Mitte verjüngen sie sich rasch, so daß regelmäßig längliche Zwischenräume zwischen ihren basalen Enden entstehen. Die Rhabdome liegen wenig oberhalb des verschmälerten Teils der Zellen. Sie sind sehr kurz und umgeben die Zellen ringförmig, so daß sie auf dem Querschnitt ein zusammenhängendes Netzwerk mit polygonalen Feldern darstellen. Daher kommt es auch, daß auf dem Längsschnitt jede Zelle auf beiden Seiten ein Stäbchen trägt, was nicht möglich wäre, wenn die Sehzellen in Gruppen von 2 oder 3 Zellen stünden. Die länglichen Kerne der Sehzellen liegen distal von den Rhabdomen. Zwischen den verschmälerten Teilen der Sehzellen kann man lange spindelförmige Zellen mit kleinen, stark färbbaren Kernen wahrnehmen. Diese bilden ein Tapetum, da sie mit einer feinkörnigen, bei auffallendem Licht glänzenden Substanz angefüllt sind.

Die Anordnung der Sehzellen ist ferner dadurch bemerkenswert, daß in der Mitte der Retina ein Spalt sich findet, der dadurch zustande kommt, daß die distalen Teile der Sehzellen divergieren (Fig. 20). Unter dem Spalt liegen mitunter mehrere Kerne, die sich durch ihr Aussehen als Sehzellenkerne charakterisieren.

Das Verhältnis der Sehzellen zu den Tapetumzellen konnte ich besonders deutlich an einem Präparat einer nahezu ausgewachsenen *Ephemera*-Larve übersehen. Ein Teil der Retina ist in Fig. 21

wiedergegeben. Die Sehzellen haben in ihrem distalen Abschnitt eine langgestreckte, prismatische Form. In diesem Teil der Zellen befindet sich der längliche Kern. Zu beiden Seiten der Sehzellen, etwas unterhalb der Kerne, liegen die kurzen Rhabdome. Proximad von diesen verjüngen sich die Sehzellen, um den länglichen Tapetumzellen zwischen sich Raum zu verschaffen. Da die Sehzellen sich mit Hämatoxylin stark färben, die Tapetumzellen fast nicht, so läßt sich ihre Ausdehnung mit Sicherheit feststellen. Weder distad noch proximad von den Rhabdomen ist eine Grenzlinie angedeutet. Die Sehzellen reichen also von der Linse bis zu dem Pigmentbecher; erst hier ziehen sie sich in feine Fortsätze aus, die in den Sehnerven übergehen.

Die optische Isolierung des Ocellus wird durch den Pigmentbecher besorgt (Fig. 20). Er entsendet zwischen die Linse und die Retina von den Seiten her eine Strecke weit Fortsätze, die den Spalt in der Retina nicht erreichen. An den Seiten ist er dicht; an der Basis hat er ein lockeres Gefüge, um den Nervenfasern Gelegenheit zum Durchtritt zu geben. Nach der Auflösung des Pigments gewahrt man als die gewebliche Grundlage des Pigmentbechers eine einschichtige Zellenlage zu beiden Seiten der Retina, in die eine geringe Anzahl von Kernen eingestreut ist.

Die Sehnerven der seitlichen Ocelle sind kurz. Sie treten in geringer Entfernung voneinander gesondert in das Gehirn ein. Der Sehnerv des mittlern Ocellus ist auf dem Querschnitt einheitlich.

SEILER unterscheidet in der Retina 2 Schichten, nämlich die sogenannte „Glaskörperschicht“ und die „Retina“, da er distal von den Rhabdomen eine Grenze zieht. Dies findet seine Erklärung darin, daß bei dicken Schnitten nicht eine Zellenlage auf einen Schnitt zu liegen kommt, sondern mehrere. Da die Rhabdome die Zellen ringförmig umgeben, sind sie wohl seitlich an den Zellgrenzen scharf, wo man auf ihre hohe Kante sieht, nicht jedoch zwischen den Zellgrenzen, wo sie in der flachen Ausdehnung zu sehen sind. Dadurch wird vielmehr an der Stelle, wo die Rhabdome aufhören, eine Grenzlinie vorgetäuscht. SEILER trennt den distal von den Rhabdomen gelegenen Teil der Sehzellen als besondere Schicht ab und nennt diese den „Glaskörper“, wie es HESSE für *Cloëon* getan hat. Da er die Tapetumzellen für die Sehzellen erklärte, konnte er eine gewebliche Grundlage für das Tapetum nicht finden. Merkwürdig ist, daß SEILER, nachdem er durch die Arbeit v. REITZENSTEIN'S auf die wirklichen Sehzellen aufmerksam gemacht worden

war, trotzdem an seiner Ansicht festhält. v. REITZENSTEIN zieht unter den Rhabdomen eine Grenzlinie und erklärt dann den distal von dieser Grenze gelegenen Teil der Sehzellen für die Retina. Die proximalen Teile der Sehzellen beschreibt er als schlauchförmige Nervenfasern, die durch das Tapetum durchtreten und sich mit den proximalen Enden der Sehzellen verbinden. Dünne Schnitte führen zu dem Ergebnis, daß die Grenzlinien in beiden Fällen nur auf der oben erwähnten Anordnung der Rhabdome beruhen.

Von *Ephemera vulgata* hat SEILER den mittlern Ocellus ausführlich beschrieben. Er versucht nachzuweisen, daß dieser durch Verschmelzung von 3 Ocellen entstanden ist. Da mir keine Imagines von *Ephemera vulgata* zur Verfügung standen, untersuchte ich ältere Larven einer *Ephemera* sp. SEILER findet an dem mittlern Ocellus folgende Besonderheiten. Der Pigmentbecher hat eine 3teilige Form, d. h. er hat eine unpaare dorsale und 2 paarige ventrale Ausbuchtungen. Diese Anordnung spricht schon gegen die SEILER'sche Ansicht. Wenn wirklich die 3 Ocellen hier verschmolzen wären, so müßte sich die unpaare Ausbuchtung auf der Rostralseite befinden. Denn mir ist kein Fall bekannt, daß der mittlere Ocellus dorsal von den seitlichen liegt. Bei der Larve kann ich von diesen Ausbuchtungen der Retina nichts entdecken; vielmehr ist der Querschnitt einheitlich. Die besondere Gestalt des Pigmentbechers bei *Ephemera vulgata* rührt wahrscheinlich von dem Chitinfortsatz an der Stirn her, der den Ocellus überdacht und an dessen Form sich die Retina mit dem Pigmentbecher anpassen muß. Einen Beweis für seine Ansicht sieht SEILER auch in der Innervierung des mittlern Ocellus, da er auf einem Frontalschnitt durch diesen 3 von ihm abgehende Nerven feststellen konnte. Eine derartige Frage kann man auf einem Längsschnitt durch den Ocellus nicht entscheiden; über das tatsächliche Verhalten des Sehnerven gibt nur ein Querschnitt sichern Aufschluß. Von einer *Ephemera*-Larve habe ich Querschnitte durch die Retina und den Sehnerven in verschiedener Entfernung in der Textfig. N wiedergegeben. Dabei zeigt sich, daß der Sehnerv auf jeder Seite nahezu symmetrisch mit 3 starken und mehreren kleinen unbedeutenden Ästen aus der Retina austritt. Auf tiefern Schnitten vereinigen sich die 3 Äste je zu einem einzigen, so daß also 2 Nervenstämme zum Gehirn verlaufen. Daß auf einem Frontalschnitt durch diesen Ocellus 3 Nerven auf denselben Schnitt fallen, ist leicht möglich. Wenn ich auch nicht behaupten will, daß die von mir untersuchte Larve genau dieselben Verhältnisse auf-

weist wie *Ephemera vulgata*, so zeigt sie doch, daß einer Dreiteilung des Sehnerven bei *Ephemera*, wenn sie überhaupt vorhanden ist,

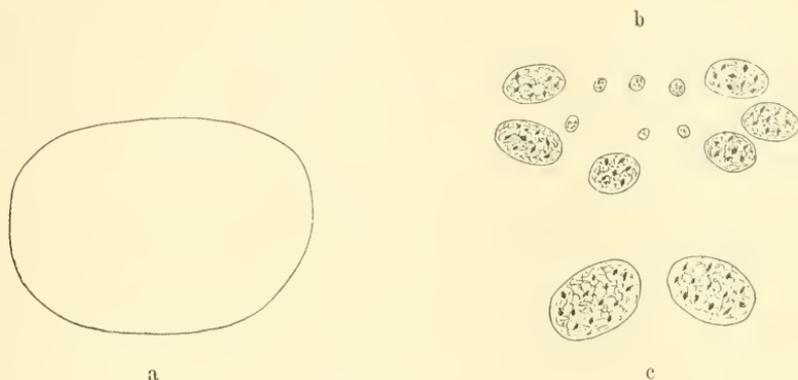


Fig. N.

Ephemera sp. Larve. Medianocellus.

Querschnitte: a durch die Retina, b und c durch den Sehnerven.

keine große Bedeutung beigelegt werden darf. Ich halte daher die Ansicht, daß der mittlere Ocellus bei dieser Art aus dreien verschmolzen ist, für unerwiesen.

Auf eine eingehende Schilderung der Entwicklung der Ocelle kann ich verzichten, da SEILER und v. REITZENSTEIN diese bei *Cloëon* schon ausführlich beschrieben haben. Es bleibt mir also nur noch übrig, zu den einander entgegengesetzten Ansichten beider Autoren Stellung zu nehmen. Neben *Cloëon* konnte ich die Larven von *Heptagenia* sp. und *Ephemera* sp. vielfach zum Vergleich heranziehen, ohne daß nennenswerte Unterschiede sich gezeigt hätten.

v. REITZENSTEIN bildet in seiner fig. 7 einen Schnitt durch den mittlern Ocellus der jüngsten von ihm untersuchten Larve ab. Was in dieser Abbildung auf eine Invagination hindeuten soll, ist mir nicht recht klar geworden. Mir scheint es nach diesem Bilde sowohl als nach meinen Präparaten viel einleuchtender, anzunehmen, daß die Retinazellen durch Auswanderung aus der Hypodermis entstanden seien. Den sichern Beleg hierfür kann ich allerdings nicht geben, da ich weder Embryonen noch ganz junge Larven untersuchen konnte.

In der weitem Beschreibung v. REITZENSTEIN'S ist noch auffallend, was er über die Innervierung der Sehzellen berichtet. Anfangs sollen die Nervenfasern äquatorial in dem Pigmentbecher ver-

laufen. Den Grund hierfür gibt er nicht an; aber er ist wohl darin zu suchen, daß die Nervenfasern anfänglich von den distalen Enden der Sehzellen ausgehen, wie es ja bei ihrer Entstehung durch eine Einfaltung der Hypodermis notwendig wäre. Plötzlich sollen auf einem bestimmten Stadium die Nervenfasern ihren äquatorialen Verlauf aufgeben und sich nach dem Durchsetzen des Tapetums unmittelbar mit den proximalen Enden der Sehzellen verbinden. Daß ein derartiger Wechsel möglich ist, scheint mir ganz unwahrscheinlich. Demgegenüber konnte ich beobachten, daß man die Nervenfasern bzw. die verjüngten Sehzellenden schon sehr früh durch das Tapetum hindurch verfolgen kann, insbesondere wenn man dünne Schnitte mit Hämatoxylin stark färbt, so daß die Sehzellen sich gegen die weniger stark sich färbenden Tapetumzellen abheben. Am Grunde des Ocellus von *Cloëon* erwähnt v. REITZENSTEIN noch Zellen unbekannter Funktion. Ähnliche Gebilde sah ich öfters bei Larven und bin versucht, sie für Hohlräume zwischen den Tapetumzellen zu halten. Weder bei der Imago von *Cloëon* noch bei den andern Arten konnte ich etwas ähnliches wiederfinden.

In fig. 12 bildet v. REITZENSTEIN einen Schnitt durch den Ocellus einer erwachsenen Nymphe ab. Wie SEILER schon mit Recht hervorgehoben hat, war dieses Tier noch lange nicht so weit entwickelt, wie jener annimmt. Denn die Linse hat schon bei ältern Larven nicht mehr die zwiebelschalenähnliche Anordnung der Zellen, sondern sie wird von zahlreichen polygonalen Zellen in mehreren Schichten gebildet. Die Retina und das Tapetum dagegen sind schon ebenso ausgebildet wie bei der Imago. Die Grenzen, die v. REITZENSTEIN in den Sehzellen proximad von den Rhabdomen zeichnet, beruhen, wie oben ausgeführt wurde, auf der Dicke der Schnitte und der ringförmigen Anordnung der Rhabdome. Ferner konnte ich niemals die von ihm in fig. 12 gezeichnete Anordnung der Kerne, die die Entstehung des Ocellus durch einen Einfaltungsprozeß noch an dem fertigen Ocellus deutlich erkennen lassen soll, finden.

Das Verständnis der Angaben SEILER's ist dadurch erschwert, daß er die distalen, kernführenden Teile der Sehzellen als „Glas-körperschicht“ abtrennt und dann die Tapetumzellen für die Sehzellen erklärt. Schon in seiner fig. 3 kommt dies deutlich zum Vorschein. Ob fig. 2 einem seitlichen Schnitt, auf dem die Linse schon angelegt ist, entspricht, vermag ich nicht sicher zu entscheiden. Die figg. 3 und 4 von SEILER entsprechen etwa der fig. 7 v. REITZENSTEIN's. Zuerst liegt die Hypodermis, dann folgen die Sehzellen

und unter diesen die Tapetumzellen. In fig. 4 braucht man sich nur die distal von den Rhabdomen gelegenen Grenzen wegzudenken und die proximalen Kerne in die Zwischenräume zu verlegen, um die Abbildung richtig zu stellen. Über die Bildung der Linse kann ich auf die SEILER'sche Arbeit verweisen, der sie genau verfolgt und ausführlich beschrieben hat.

III. Rhynchoten.

Die Stirnaugen der Rhynchoten sind in ihrem Vorkommen einem großen Wechsel unterworfen. Während sie sowohl einigen Gruppen vollkommen als auch einzelnen Arten mancher Familien fehlen, ist die große Mehrzahl mit 2 Ocellen ausgestattet; teilweise kommen sie auch in der Dreizahl vor. Nach den Angaben KOLBE's sollen manche Cocciden sogar 4 Ocelle besitzen, eine Tatsache, die einer genauen Untersuchung, insbesondere was die Innervierung anlangt, wohl wert wäre.

A. Heteropteren.

Untersucht wurden:

- Acanthosoma haemorrhoidale* L.
- Pentatoma nigricorne* L.
- Tetyra maura* FABR.
- Graphosoma nigrolinatum* LAF.
- Strachia oleracea* L.
- Harpactor iraeundus* SCOP.
- Syromastes marginatus* L.
- Lygaeus equestris* L.

Die Wanzen sind ausnahmslos mit 2 Stirnaugen ausgerüstet, wenn sie überhaupt solche besitzen. Bei den Pentatomiden, Coreiden und Reduviiden sind sie stets vorhanden. Unter den Lygaeiden ist *Pyrhocoris* die einzige Art, die ihrer entbehrt. Vollständig fehlen sie den im Wasser lebenden Wanzen, den Nepiden und Notonectiden.

HESSE untersuchte die Stirnaugen von *Syromastes marginatus* und *Acanthosoma haemorrhoidale*. Da er nur den Weichkörper derselben geschnitten hat, macht er über die Form der Linse keine Angaben. Bei *Syromastes* findet er distal eine Zellenlage, die corneogene Schicht. Proximad von dieser liegen die Sehzellen. Betreffs der lichtrecipierenden Elemente vermag er nach den ihm vorliegenden Präparaten keinen sichern Entscheid zu treffen.

Um diese Angaben zu vervollständigen, untersuchte ich eben-

falls *Acanthosoma*, um daran noch einige weitere Arten anzuschließen. Hierbei stellte sich heraus, wie HESSE schon angedeutet hat, daß die Stirnagen der Wanzen mit Rücksicht auf die Ausbildung der corneagenen Schicht in 2 Gruppen eingeteilt werden können. Der Unterschied ist zwar kein wesentlicher; trotzdem scheint es mir angezeigt, beide Gruppen bei der Beschreibung auseinander zu halten. Bei den einen, den Pentatomiden und Reduviiden, liegen die die Linse bildenden Zellen nicht zusammen über der Retina, sondern sie stecken teilweise noch zwischen den Sehzellen. Bei den andern, den Coreiden und Lygaeiden, liegen die corneagenen Zellen distad von den Sehzellen, so daß sie, wenn auch nicht scharf abgegrenzt, doch als eine besondere Schicht gegenüber der Retina hervortreten.

1. *Acanthosoma haemorrhoidale*.

Bei den Wanzen steht die Stirn horizontal. Die Ocelle sind als helle, glänzende Punkte mit dem bloßen Auge eben noch wahrnehmbar. Sie liegen etwa in der Mitte zwischen dem hintern Rand der Facettenaugen und dem vom Thorax überdeckten Teil der Stirne und sind einander wenig genähert, so daß sie caudal und etwas einwärts von dem hintern Rand der Facettenaugen zu liegen kommen.

Sie sind mit einer großen Linse ausgestattet (Fig. 22). Auf dem Sagittalschnitt springt diese nach außen in regelmäßiger Rundung wenig vor; dagegen dringt nach innen ein mächtiger, breiter Zapfen, der an seinem proximalen Ende fast eben abgeschnitten ist. Im Vergleich mit der horizontalstehenden Oberfläche der Stirne erscheint die Längsachse der Linse ein wenig so gedreht, daß sie schief nach oben und vorn gerichtet ist. Die Masse des Ocellus selbst liegt nicht genau in der Längsachse der Linse, sondern ist caudalwärts mehr der Cuticula genähert, so daß wiederum das Sehfeld des Ocellus mehr nach vorwärts verschoben wird. Auf dem Frontalschnitt erscheint die Linse und der Ocellus vollkommen symmetrisch. Ihre Längsachse ist wenig nach außen gerichtet, so daß durch Vergleichung beider Schmitte das Sehfeld der Stirnagen sich schief nach vorwärts, aufwärts und den Seiten hin ergibt. Gegen die anstoßende Cuticula ist die Linse durch einen tiefen Einschnitt abgegrenzt. In diesen hinein erstreckt sich die Hypodermis, deren Zellen hier sehr dicht pigmentiert sind. Das Pigment hat eine rötliche Farbe, wie auch HESSE angibt. Seine Verteilung in der Retina ergibt sich aus Fig. 22. In ihrem caudalen Teil tritt es ziemlich weit zurück, während es sich rostralwärts der Linse immer mehr

nähert. Das Pigment liegt distal sehr dicht, um allmählich gegen das proximale Ende der Sehzellen hin sich zu verlieren. Es ist, wie die roten Pigmente überhaupt, nicht sehr widerstandsfähig gegen Lösungsmittel; von Alkohol wird es nur langsam aufgelöst, während es in der GRENACHER'schen Flüssigkeit schon nach einer halben Stunde verschwunden ist. Es ist, wie man an dünnen Längs- und Querschnitten leicht feststellen kann, stets in den Sehzellen aufgespeichert. In ihnen liegt es nur randlich, so daß die Zellgrenzen bei dicken Schnitten stärker pigmentiert erscheinen.

Die Kerne der Corneazellen liegen nicht wie sonst zwischen der Linse und der Retina, sondern in der Tiefe zwischen den Sehzellen. Ihre Zellkörper sind nur schwierig zu erkennen, da sie als feine Fädchen zwischen den Sehzellen stecken. Bei *Pentatoma nigricorne* war es möglich, nach gut gelungener Entfernung der Cuticula, an dünnsten Schnitten die Corneazellen in ihrer ganzen Ausdehnung zu verfolgen (Fig. 24). Zwischen 2 Sehzellen liegt der längliche Kern, der sich gleichmäßig färbt. Proximad von ihm erstreckt sich der Zellkörper nur wenig. Distalwärts, also der Linse zu, wird die Zelle außerordentlich dünn; sie hebt sich jedoch gegen die Sehzellen nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin scharf als schwarzer, wenig geschlängelter Faden ab. Ehe sie an die Oberfläche gelangt, verbreitert sie sich und verschmilzt mit den gleichen Fortsätzen der übrigen Corneazellen, so daß sie einen ganz dünnen, zusammenhängenden Belag zwischen der Linse und den Sehzellen bilden. Diesen Belag muß man als den Rest des bei der Bildung der Linse übrig gebliebenen Protoplasma der Corneazellen ansehen. Die Erscheinung, daß Zellen, die mit der Bildung der Linse bei der letzten Häutung ihre funktionelle Bedeutung verloren haben, in ihrer Ausdehnung sehr zurücktreten, findet vielfache Bestätigung bei Orthopteren, Libellen u. a.

Die Sehzellen sind groß und langgestreckt. Sie haben eine prismatische Form und sind gegen die Basis hin durch die Kerne etwas aufgetrieben. Mit Eisenhämatoxylin treten die Rhabdome deutlich hervor; sie liegen stets in dem distalen Teil der Berührungsfläche zweier Sehzellen und sind sehr kurz. Eine histologische Analyse ist wegen ihrer Kleinheit sehr erschwert. Es zeigt sich auch hier wieder um das Stäbchen ein dunkler Hof, in dem man eine Querstreifung wahrnehmen kann, ohne darin Neurofibrillen mit Sicherheit erkennen zu können. Der Inhalt der Sehzellen ist distal leicht granuliert, während man in der proximalen Hälfte den Verlauf

von Neurofibrillen mit großer Deutlichkeit verfolgen kann. Über die Zahl der Zellen, die an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt sind, gibt ein Querschnitt Aufschluß. Hierbei zeigt sich, daß die Sehzellen zu dreien gruppiert sind. Diese Gruppierung ist indes manchmal etwas verwischt, da auf einem Schnitt die kurzen Rhabdome nicht immer genau quer getroffen werden. Die einzelnen Grenzen der Sehzellen sind im Gebiet der Stäbchen nur schwer zu erkennen; sobald man einige Schnitte tiefer kommt, treten sie ganz deutlich auf als polygonale Umgrenzungen, innerhalb deren der Zellinhalt leicht punktiert ist, was von Querschnitten durch die Neurofibrillen herrühren dürfte (Fig. 23). Die Nervenfasern der Sehzellen schließen sich zu dem Sehnerven zusammen. Dieser geht in der Längsachse des Auges, der Cuticula nahezu parallel, nach hinten und biegt dann nach der Mundseite um, um das Gehirn zu erreichen.

Im wesentlichen dieselben Verhältnisse wie *Acanthosoma* weisen verschiedene untersuchte *Pentatoma*-Arten auf. Bei *Pentatoma prasinum* ist auf dem Sagittalschnitt das Pigment etwa um die Länge der Stäbchen von der Linse entfernt und zwar gleichmäßig, so daß der Verschiedenheit in seiner Verteilung bei *Acanthosoma* wohl keine große, jedenfalls aber keine allgemeine Bedeutung zukommt. Die Sehzellen sind schlank und tragen nur kurze Rhabdome. Bei *Strachia oleracea* liegen die Corneagenzellkerne verhältnismäßig tief. Die Sehzellen haben große Kerne mit deutlichem Nucleolus.

Graphosoma und *Tetyra* scheinen zu der zweiten Gruppe zu gehören, da bei ihnen die Corneagenzellkerne zwischen der Linse und der Retina liegen. Eine genaue Untersuchung zeigt jedoch, daß trotz dieser Lagerung der Kerne die ihnen zugehörigen Zellen als feine, fadenartige Fortsätze tief zwischen die Sehzellen hinein sich einschieben. Proximad von den kleinen Corneagenzellkernen liegen die kurzen Rhabdome: aus dem Querschnitt geht hervor, daß sie, wie bei *Acanthosoma* von 3 Zellen gebildet werden. Die Sehzellen sind schlank mit basal liegenden Kernen. Bei *Graphosoma* beträgt auf dem Sagittalschnitt der Durchmesser der Corneagenkerne 0,004 mm, der der Sehzellkerne 0,008 mm und die Länge der Rhabdome 0,009 mm.

2. *Harpactor iracundus*.

Bei dieser Art befindet sich auf der länglichen, nach den Seiten zu abgerundeten Stirne hinter den Facettenaugen eine dunkel pigmentierte Erhebung. Auf dieser sitzen die beiden Stirn-
augen

als hellglänzende Höckerchen. Sie sind schief nach oben und außen gerichtet.

Die Linse ist wohl entwickelt. Gegen die angrenzende Cuticula ist sie durch einen tiefen Einschnitt getrennt. Das Pigment ist dunkler als bei den übrigen Wanzen und hat ein bräunliches Aussehen. Die corneagenen Zellen sind äußerst zart. Einen feinen Überzug distad von der Retina kann man wie bei *Pentatoma nigricorne* auch erkennen, besonders da, wo die Retina nach innen zu eingebuchtet ist. Die corneagenen Zellkerne liegen nur wenig über den Sehzellkernen. Von diesen kann man sie infolge ihrer geringern Größe leicht unterscheiden. Die Sehzellen sind mit kurzen Rhabdomen ausgestattet. Merkwürdig ist an der Retina eine Einbuchtung, wie sie in Fig. 25 dargestellt ist. HESSE hat bei *Helophilus* eine derartige Einbuchtung der Retina beschrieben und sieht ihren Zweck darin, daß das Auge auf diese Weise imstande ist, Gegenstände in verschiedener Entfernung wahrzunehmen. Die bei *Helophilus* sich findende Verlängerung der Rhabdome an der Einbuchtung ist hier nicht vorhanden; trotzdem wird diese Einrichtung einen Vorteil gewähren, und dies ist ja leicht begreiflich bei einem Tier, das von der Erbeutung lebender Tiere abhängig in seinen Bewegungen sehr rasch ist, vorausgesetzt, daß man die Stirnaugen für die Bewegung des Tieres selbst in Anspruch nimmt. Daß die Stirnaugen bei *Harpactor* für das Erkennen der Beute keine wesentliche Bedeutung haben können, scheint mir aus der Lage ihres Sehfeldes hervorzugehen. Dieses ist so weit nach oben gerichtet, daß das Tier mit ihnen einen Gegenstand, der sich mit ihm auf ebener Erde befindet, nicht wahrnehmen kann, wenn er ihn an Größe nicht wesentlich überragt. Das Erkennen vorüberfliegender Beutetiere ist deshalb belanglos, weil *Harpactor* nicht im Fluge jagt.

3. *Syromastes marginatus*.

Diese Art soll als Beispiel für die zweite Ausbildungsart der Wanzenocelle dienen. Die corneagenen Zellen, von denen fast nur die Kerne übrig geblieben sind, liegen distal von den Sehzellen. Diese sind langgestreckt mit basal liegenden Kernen, wie HESSE sie abgebildet hat (1901, tab. 16, fig. 13). Die Rhabdome sind, wie bei *Acanthosoma*, sehr kurz. Ihre Länge beträgt 0,007 mm, während die Kerne der Corneagezellen eine Ausdehnung von 0,004 mm, die der Sehzellen eine solche von 0,012 mm haben. Im übrigen schließt

sich *Syromastes* ebenso wie *Lygaeus* den eben beschriebenen Arten vollkommen an.

4. Die Entwicklung der Wanzenocelle. An frisch aus den Eiern geschlüpften Larven einer *Tetyra* sp. konnte ich noch keine Anlage der Ocelle finden, ebensowenig an etwa 2,5 mm großen Larven, die ich in größerer Zahl auf einem Blatt von *Crataegus* sp. im Freien angetroffen habe. Der im Folgenden beschriebene Entwicklungsgang wurde an Larven festgestellt, die sehr wahrscheinlich der Art *Pentatoma prasinum* angehören, wie ich aus dem spätern Vorkommen der Imagines an dem Fundort und aus der lückenlosen Reihe, die zu den Imagines hinführte, glaube mit Recht schließen zu können.

Die Anlage der Ocelle entsteht als eine schwache Verdickung der Hypodermis nach innen. Die Cuticula zieht unverändert über die Anlage in ihrer gewöhnlichen Dicke weg. Die Hypodermis ist aus hohen Zellen zusammengesetzt, deren Kerne etwa in ihrer Mitte liegen (Fig. 26). In der Anlage selbst sind die Kerne wenig gegeneinander verschoben, so daß eine geringe Verdickung zustande kommt. Deutlich kann man erkennen, wie die Kerne, die zu beiden Seiten der Anlage auf gleicher Höhe liegen, allmählich immer mehr auseinanderrücken, bis sie in der Mitte der Anlage den größten Abstand erreicht haben. Die distalen Kerne, die den Corneagenzellen angehören, liegen in einer Reihe nebeneinander. Von dem an die Cuticula anstoßenden Ende der Zellen sind sie ziemlich weit entfernt. Die proximalen Kerne, die den spätern Sehzellen angehören, sind so zahlreich, daß sie nicht alle nebeneinander Platz finden; sie liegen daher in mehreren Lagen dicht nebeneinander. Irgendwelcher Unterschied zwischen den Kernen der Corneagenzellen und der Sehzellen ist noch nicht erkennbar. Wenn man sonst vielfach die Ausdehnung der Zellen in der Ocellanlage infolge der Undeutlichkeit ihrer Grenzen nur schwierig mit Sicherheit erkennen kann, ist dies hier ganz außerordentlich vereinfacht dadurch, daß in den Sehzellen schon spärlich Pigment abgelagert ist. Daher kann man leicht feststellen, daß die Sehzellen noch sehr weit zwischen die Corneagenzellen hineinreichen; sie erstrecken sich distalwärts bis über die Kerne der Corneagenzellen hinaus. Daß eine Invagination hier vollkommen ausgeschlossen ist, liegt auf der Hand. Von den Rhabdomen konnte ich hier noch nichts entdecken. Am Grunde der Anlage liegt noch eine kleine Anzahl von Kernen, die wie sonst auch in dem Sehnerven vorkommen. Der letztere ist ziemlich ansehnlich und zieht in fast geradem Verlauf zum Gehirn.

Auf dem nächsten Stadium hat sich die Anlage mächtig verbreitert. Die Sehzellen haben sich stark vermehrt. Das in sie eingelagerte Pigment wird dichter. Die Kerne der Sehzellen sind wenig größer als die der Corneazellen. Die allgemeinen Lagebeziehungen der Zellen sind noch dieselben wie in Fig. 26; aber an den distad von den corneagenen Kernen gelegenen Enden der Sehzellen kann man jetzt die Rhabdome wahrnehmen. Der Verschiebungsprozeß der beiden Zellenlagen hat also in der Mitte Halt gemacht; denn die Zellen bleiben noch zur Hälfte zwischeneinander stecken. Die Corneazellen sind distad von den Rhabdomen noch weit ausgedehnt. Zu beiden Seiten der Anlage häufen sich die Hypodermiszellen dicht an, um später die irisartige Pigmentierung um die Linse zu bilden. Es ist schon spärlich Pigment in ihnen sichtbar. Die Cuticula ist über der Anlage ganz wenig verdickt.

Bei einer wenig ältern Larve ist der Ocellus von dem Aussehen bei der Imago nicht mehr weit entfernt. Die Cuticula wird stark verdickt. Deutlich kann man verfolgen, wie der distad von den Rhabdomen gelegene Teil der Corneazellen bei der Bildung der Linse aufgebraucht wird. Er hat einen krümligen Inhalt und wird immer niedriger, so daß die Linse allmählich nur noch durch eine ganz dünne Schicht von den Rhabdomen getrennt ist. Der übrige Teil der Corneazellen bleibt mit den Kernen zwischen den Sehzellen stecken, wie es bei der Imago geschildert worden ist.

B. Homopteren.

Untersucht wurden:

Cicada concinna L.

Centrotus cornutus L.

Aphrophora spunaria L.

Cercopis sanguinolenta L.

Die Stridulantia mit der einzigen, mehrere Arten umfassenden Gattung *Cicada* sind mit 3 Stirnaugen ausgestattet. Bei den übrigen Gruppen findet man immer nur 2 Ocelle, wenn sie nicht ganz fehlen. Gerne hätte ich einige Vertreter der großen süd-europäischen Cicaden zur Bearbeitung gehabt; aber meine Bemühungen, sie zu erhalten, hatten keinen Erfolg. Um so angenehmer war es mir, einige Exemplare von *Cicada concinna* in der hiesigen Gegend erbeuten zu können. Wenn diese Art den südlichen an Größe auch wesentlich nachsteht, so ersetzt sie dieselben trotzdem vollkommen. Die Kenntnis der Stirnaugen dieser Gattung ist besonders deshalb von Interesse.

um feststellen zu können, wieweit der Bau der Ocelle mit dem der übrigen Cicaden übereinstimmt und welche Bedeutung man der Verschiedenheit in der Zahl beimessen darf.

1. *Cicada concinna*.

Die Stirn nimmt bei normaler Kopfhaltung des Tieres eine horizontale Lage ein. Sie ist wesentlich breiter als lang. Zu beiden Seiten stehen die mächtig vorspringenden Facettenaugen. Die Ocelle liegen auf einer schwachen Erhebung der Stirne, von ihrem vordern scharf abgeschnittenen Rand etwas weiter entfernt als von dem hintern, der an den Thorax angrenzt. Sie sind rundlich und gleichgroß und liegen in den Ecken eines gleichseitigen Dreiecks von geringer Seitenlänge. Das Sehfeld des mittlern Ocellus erstreckt sich schief nach vorn und aufwärts. Ein Gegenstand, der vor dem Tiere liegt und dieses nicht wesentlich überragt, kann von dem mittlern Ocellus nicht wahrgenommen werden. Die seitlichen Ocelle sind schief nach außen und oben gerichtet.

Die Linse des mittlern Ocellus springt nach außen wenig vor. Nach innen zu stellt sie einen allmählich breiter werdenden Zapfen vor, der an seinem proximalen Ende fast eben abgeschnitten ist. Seitlich geht die Linse, durch eine tiefe Einkerbung abgegrenzt, in die dunkel pigmentierte Cuticula über. Die Corneazellen bilden eine dünne Lage unter der Linse. Ihre Kerne sind so ansehnlich, daß sie fast den ganzen, bei der Bildung der Linse übrig gebliebenen Zellkörper anfüllen. Gegen die Retina sind die Corneazellen nicht scharf abgegrenzt, sondern sie stecken vielfach noch mit kleinen Fortsätzen zwischen den distalen Enden der Sehzellen.

Die Retina unterscheidet sich von allen bisher beschriebenen Formen durch die Anwesenheit von Pigmentzellen zwischen den Sehzellen. Die letztern sind langgestreckt prismatisch. Ihre ovalen Kerne sind groß und liegen in den basalen Teilen der Zellen (Fig. 27). Der Inhalt der Sehzellen ist am distalen Ende leicht granuliert. Im übrigen Zellkörper kann man zahlreiche Fibrillen erkennen; da sich diese bis in die von den Sehzellen abgehenden Nervenfasern verfolgen lassen, wird man sie wohl mit Recht für Neurofibrillen erklären können. Die Rhabdome sind noch zarter als bei den Wanzen. Nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin treten sie deutlich hervor. Sie liegen in dem distalen Teil der Berührungsfäche zweier Sehzellen. Die Rhabdome haben eine Länge von 0,005 mm, während die lange Achse der Sehzellkerne 0,016 mm mißt.

Proximad von der Retina liegt eine Anzahl von Zellen, deren Kerne in querer Anordnung an der ganzen Basis des Ocellus vorkommen. Sicher stellen sie kein Tapetum oder eine ihm zu vergleichende Bildung dar, sondern es ist sehr wahrscheinlich eine regelmäßige Anhäufung von solchen Kernen, wie man sie in dem Sehnerven häufig findet und für Stützzellen bindegewebigen Ursprungs erklärt. Die Nervenfasern treten unregelmäßig zwischen diesen Zellen durch und schließen sich dann zu dem Sehnerven zusammen. Dieser ist ziemlich dünn und geht in geradem Verlauf zum Gehirn. Eine kurze Bemerkung verdient noch die Duplizität

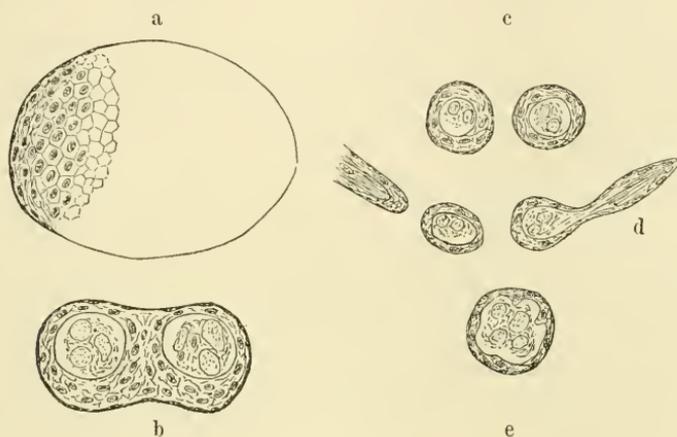


Fig. 0.

Cicada concinna. Medianocellus.

a basaler Teil der Retina quer. b und c Sehnerv des Medianocellus quer.
d und e Sehnerven des Median- und der Lateralocelle quer.

des mittlern Ocellus. Wenn man auch auf dem Querschnitt durch die Retina keine Spur davon entdecken kann, so ist sie doch bei dem Sehnerven vorhanden. In der Textfig. 0 sind aufeinanderfolgende Querschnitte durch den Sehnerven des mittlern Ocellus abgebildet. Er tritt in 2 Ästen, die anfangs von einer gemeinsamen Gewebeschicht mit zahlreichen Kernen umhüllt sind, aus dem Ocellus aus. Nach dem Verschwinden dieser Gewebeschicht verlaufen die beiden Äste getrennt. Weiter nach innen zu sieht man, wie die Sehnerven der seitlichen Ocelle sich annähern und wie dann je 1 seitlicher Opticus mit dem auf derselben Seite liegenden Ast des mittlern sich vereinigt. Wieder einige Schnitte tiefer treten die

beiden Teile zusammen und gehen als einheitlicher Strang bis zum Gehirn, ohne daß man auf dem Querschnitt mehr eine Andeutung seiner komplizierten Zusammensetzung erkennen könnte.

Zwischen den Sehzellen liegen die zahlreichen Pigmentzellen. Bei dieser Art sind sie mit einem gelbbraunen Pigment angefüllt, das schon bei kurzer Einwirkung von starkem Alkohol verschwindet. Die Zellen haben eine langgestreckte, schlanke Form und sind in der Mitte, wo der Kern liegt, etwas verdickt. In Fig. 27 ist rechts eine Pigmentzelle, die auf dem Schnitt durch eine zufällige Störung isoliert wurde, dargestellt. Hier und an vielen andern Stellen kann man deutlich erkennen, wie die Pigmentzellen, oft nur noch als dünner Faden in die corneogene Schicht hineinreichen. Dies deutet darauf hin, daß sie aus der corneogenen Zellschicht stammen, eine Vermutung, die bei der Entwicklung der Stirnauge von *Aphrophora* ihre Bestätigung findet. Die Zellen sind in ihrer ganzen Ausdehnung mit Pigment angefüllt.

Echte Pigmentzellen kommen meines Wissens sonst nirgends in der Retina der Stirnauge von Insecten vor. Wohl gibt REDIKORZEW an, daß in den Larvenauge von *Cimbex sp.*, die den Stirnauge der Insecten in mancher Hinsicht nahe stehen, echte Pigmentzellen sich finden. HESSE bezweifelt diese Angaben, da er bei den von ihm untersuchten Tenthrediniden-Larven nichts derartiges findet. Auch ich konnte bei mehreren Arten feststellen, daß die Ocelle keineswegs echte Pigmentzellen besitzen, sondern daß dieses in den Sehzellen aufgespeichert ist. Da als das Ergebnis vielfacher Untersuchungen sich herausgestellt hat, daß solche Unterschiede fast ausnahmslos an ganze Gruppen gleichmäßig gebunden sind, wie eben die Pigmentzellen bei den Cicaden oder die zellige Linse bei den Ephemeriden, so wird man wohl annehmen dürfen, daß die *Cimbex*-Larve in der Anordnung ihres Pigments nicht von den übrigen Tenthrediniden-Larven unterscheidet, zumal in den Abbildungen, die REDIKORZEW gibt, keineswegs Pigmentzellen und ebensowenig deren Kerne gezeichnet sind.

2. *Centrotus cornutus*.

Diese Art ist ein Vertreter der Membraciden, die stets mit 2 Stirnauge ausgestattet sind. Sie hat im Gegensatz zu den übrigen Cicaden eine vertikal gestellte Stirn, so daß das Sehfeld der Ocelle nach vorn gerichtet ist. Diese liegen auf der Verbindungslinie der

Facettenaugen und zwar so, daß die Entfernung von den Facettenaugen gleich dem gegenseitigen Abstand der Ocelle ist.

Was den Bau anlangt, so kehren die wesentlichen Bestandteile, wie sie bei *Cicada* geschildert wurden, wieder. Die Linse hat etwa dieselbe Form. Unter ihr liegt eine Reihe von länglichen Kernen. Die ihnen zugehörigen Zellen sind die Corneagenzellen. Unter diesen liegt eine zweite Reihe von länglichen Kernen, die nicht ganz so zahlreich sind wie die obern. Sie gehören den Pigmentzellen an: man kann dies an dem noch spärlich in den Zellen vorhandenen rotbraunen Pigment erkennen. Die Pigmentzellen reichen proximad nicht einmal bis zur Mitte der Sehzellen. Diese sind zahlreich und langgestreckt prismatisch mit rundlichen oder ovalen Kernen. Die von den Sehzellen abgehenden Nervenfasern sind sehr umfangreich; daher hat der Sehnerv etwa die halbe Breite des gesamten Ocellus und behält diese mächtige Ausdehnung bis zu seinem Eintritt ins Gehirn bei. Am Anfang des Sehnerven liegt wie bei *Cicada* eine Anzahl von Kernen. Sie sind aber hier nicht so dicht beisammen, sondern liegen mehr gleichmäßig in der ganzen Ausbreitung des Sehnerven. Zwischen der Corneagenzellkernreihe und derjenigen der Pigmentzellkerne liegen die Rhabdome. Sie sind nicht so unansehnlich wie bei *Cicada*. Ihre Länge beträgt 0,011 mm, die der Sehzellkerne 0,009 mm. Auf dem Querschnitt erscheinen sie als scharfe kurze Linien: sie werden stets von 2 Zellen gebildet, deren Grenzen man leicht erkennen kann.

3. *Aphrophora spumaria*.

Die Ocelle liegen bei dieser Art auf der Stirne zwischen den Facettenaugen nahe beisammen. Man kann sie mit dem bloßen Auge kaum noch wahrnehmen, da der Kopf eine helle Farbe besitzt.

Die Form der Linse ergibt sich aus Fig. 28. Die Corneagenzellen sind ziemlich ansehnlich. Sie gehen seitlich in die Hypodermiszellen über, die sowohl proximad als distad stark verlängert sind. Diese sind mit einem rotbraunen Pigment dicht angefüllt und bilden so eine Umhüllung des Ocellus. Die Kerne der Corneagenzellen sind länglich und liegen auf wechselnder Höhe. Auf einem Querschnitte durch die Retina sind gegen 100 Pigmentzellen vorhanden. Sie sind nicht so schlank wie bei *Cicada*. Ihre Kerne sind ziemlich klein und liegen wenig distad von den Sehzellkernen. Proximalwärts entsenden die Pigmentzellen vielfach feine Fortsätze zwischen die basalen Teile der Sehzellen. Auf dem Querschnitte sind sie nahezu

gleichmäßig verteilt. Sie stehen einzeln oder auch zu zweien und mehreren aneinander gereiht (Fig. 29).

Die Retina besteht aus zahlreichen, mäßig langen Sehzellen. Die Rhabdome sind wie bei *Cicada* sehr kurz. Sie bestehen aus 2 getrennten Rhabdomeren, eine Ausbildung, wie ich sie sonst weder bei den Cicaden noch auch bei den Wanzen wiederfinden konnte. Diese Zweiteilung ist auf dem Längsschnitt und noch besser auf dem Querschnitt deutlich ausgeprägt (Fig. 30). Die beiden Teilstücke liegen in geringer Entfernung voneinander und sind an ihren Enden etwas zurückgebogen. Sehr scharf tritt auch wieder der dunkle Hof um die Stäbchen hervor. Die fibrilläre Streifung kann man leicht an dem Querschnitt erkennen; aber eine Zusammensetzung der Rhabdome aus einzelnen Stiftchen ist wegen ihrer geringen Größe ebensowenig mit Sicherheit wahrnehmbar wie eine Fortsetzung der fibrillären Struktur in dem distalen Teil der Sehzellen, wenngleich die Neurofibrillen in ihrem proximalen Teil wieder klar zutage treten. Der Sehnerv mit vielen eingestreuten Stützzellen hat einen großen Umfang wie bei *Centrotus*. Der Ocellus scheint im Gegensatz zu den Orthopteren von einer aus spärlichen Zellen gebildeten Membran umhüllt zu sein.

In dem allgemeinen Aufbau stimmt ein weiterer Vertreter der Cicadelliden, *Cercopis sanguinolenta*, mit der eben geschilderten Art vollkommen überein. Die Ocelle stehen nahe beisammen. Die corneogene Schicht ist wenig deutlich. Die Sehzellen sind länglich und tragen kurze Rhabdome. Die Pigmentzellen treten schärfer hervor als bei *Aphrophora*, da das in sie eingelagerte Pigment dunkelbraun ist.

Die Entwicklung der Stirn- Augen bei *Aphrophora spumaria*.

Bei der jüngsten untersuchten Larve fand ich die Anlage der Ocelle, wie sie in Fig. 31 wiedergegeben ist. Die Cuticula ist nicht verändert. Die Hypodermis besteht aus nahezu kubischen Zellen mit großen, rundlichen Kernen. Die Ocellanlage stellt eine geringe Verdickung der Hypodermis vor, in der eine Differenzierung der Kerne bereits erkennbar ist. Die distalen oder corneagenen Kerne sind länglich. Teils zwischen, teils unter ihnen liegen große, rundliche Kerne, die sich weniger stark färben. Die diesen Kernen zugehörigen Zellen werden später zu Sehzellen. Sie stecken teil-

weise noch zwischen den corneagenen Zellen, so daß ihre Entstehung hier klar vor Augen liegt. Der Sehnerv verbindet die Anlage mit dem Gehirn.

Bei der weiteren Entwicklung rücken die Kerne immer mehr auseinander. Die Cuticula ist auf der Außenseite bräunlich pigmentiert. Auf der Innenseite ist sie über der Anlage distalwärts eingebuchtet. Die corneagenen Zellen sind ziemlich umfangreich. Man kann andeutungsweise schon einzelne erkennen, die Pigment einzulagern beginnen. Die Sehzellen reichen weit nach oben. Die Rhabdome sind ebenfalls schon angedeutet. Sie liegen wenig unter den Corneagenkernen.

Bei einer Larve, die eben die Cuticula zu der letzten Häutung bildet, findet man folgende Verhältnisse. Über dem Ocellus beginnt die neue Cuticula sich zu verdicken. Die Corneagenzellen werden zu beiden Seiten des Ocellus dichter und verlängern sich; sie lagern reichlich Pigment ein, um später zur Isolierung des Ocellus zu dienen. Zwischen den Corneagenzellen treten die Pigmentzellen deutlich hervor. Nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin kann man die Rhabdome proximad von den Corneagenkernen deutlich erkennen. Mit der Ausbildung der Linse erreicht der Ocellus den schon bei der Imago geschilderten Bau.

C. Phytophtiren.

Untersucht wurden:

Pemphigus fraxini HTG.

Aphis rosae L.

Aphis ulmariae SCHR.

An dem Vorderrand des Kopfes von *Pemphigus fraxini* stehen die langen, zarten Antennen. Das mittlere Stirnauge befindet sich auf der Vorderfläche der Stirne, unterhalb der Antennenwurzeln und ist als heller, rundlicher Fleck leicht kenntlich. Die seitlichen Stirnanngen liegen auf der Oberseite der Stirne, caudalwärts von der Antennenbasis, unmittelbar neben dem vordern, obern Rande der Facettenaugen. Sie sind nach der Seite und wenig nach aufwärts gerichtet, so daß sie auf einem Sagittalschnitt nahezu quer getroffen werden. Sowohl in der Größe als in dem Bau stimmen die seitlichen mit den mittlern überein. Da die Fig. 32 nach einem Frontalschnitt durch einen seitlichen Ocellus angefertigt ist, soll auch dieser der Beschreibung zugrunde gelegt werden.

Die Linse entsteht als mäßig starke, bikonvexe Verdickung der Cuticula. Sie ist klar durchsichtig. Die angrenzende Cuticula ist in ihrer ganzen Dicke dunkel pigmentiert und bewirkt dadurch den seitlichen Lichtschutz. In der Anordnung der Schichten ergeben sich Beziehungen zu den Wanzen. Denn die Corneazellen stecken noch zwischen den Sehzellen. Ihre Kerne liegen ungefähr zwischen der Linse und den Sehzellenkernen. Sie sind ziemlich klein. Die seitlich gelegenen steigen etwas mehr nach oben, um die Fortsetzung in die äußerst dünne Hypodermis klar hervortreten zu lassen.

Die Sehzellen sind langgestreckt mit großen, basal liegenden Kernen. Die Rhabdome sind außerordentlich zart, aber von beträchtlicher Länge. Sie messen 0,011 mm, die Sehzellenkerne dagegen nur 0,007 mm. Sie bestehen aus 2 Teilen. Dies tritt dadurch besonders deutlich hervor, daß sich zwischen den beiden Rhabdomeren ein schmaler heller Streifen befindet, während auf der Außenseite unmittelbar an sie der von deutlichen Fibrillen durchzogene, tief dunkle Hof angrenzt. Das Pigment liegt in den basalen Teilen der Sehzellen und hat eine dunkel braunrote Farbe.

Die Sehnerven der seitlichen Ocelle sind mäßig dick mit wenig eingestreuten Kernen. Sie gehen in geradem Verlauf, der dorsal gelegenen Cuticula nahezu parallel, fast bis zur Mitte des Kopfes und dringen nach rostraler Biegung nahe beisammen in das Gehirn ein. Der Sehnerv des mittlern Ocellus steigt langsam nach oben und erfährt dann ebenfalls eine rostrale Biegung, um nahe der Eintrittsstelle der Sehnerven der seitlichen Ocelle in das Gehirn einzutreten. Auf dem Querschnitt konnte ich weder bei ihm noch auch an der Retina eine Duplizität feststellen.

Aphis rosae und *Aphis ulmariae* stimmen in dem Bau ihrer Ocelle mit der vorigen Art in allen wesentlichen Punkten überein.

Allgemeines über die Stirnagen der Insecten.

Die Stirnagen der Insecten bieten ein hervorragendes Beispiel dafür, wie die Natur mit relativ einfachen Mitteln eine große Fülle von Formen hervorzubringen vermag. Es sind ja nur wenige wesentliche Bestandteile, die in den Stirnagen immer wiederkehren, nämlich der dioptrische Apparat und der recipierende Abschnitt mit den Einrichtungen, die zu seiner Isolierung dienen.

Da die Insecten insgesamt von einer Chitinhülle, der Cuticula,

bedeckt sind, müssen die Lichtstrahlen diese durchsetzen, um zu den lichtempfindlichen Elementen in den Stirnaugen zu gelangen. Der über dem Ocellus liegende Teil der Cuticula wird daher verändert und zwar bei den einzelnen Arten in verschieden hohem Grade. Er wird als Cornea bzw. Cornealinse bezeichnet. Im einfachsten Fall unterscheidet sich die Cornea von der angrenzenden Cuticula dadurch, daß sie über dem Ocellus durchsichtig wird, während eine Verdickung oder Krümmung noch nicht vorhanden ist. In dieser Ausbildung findet man sie bei *Machilis*, ferner bei manchen Orthopteren (Locustiden). In der Regel ist die an die Cornea angrenzende Cuticula pigmentiert, so daß eine runde oder ovale Öffnung für den Durchtritt der Lichtstrahlen freibleibt. In den allermeisten Fällen gewinnt die Cornea eine Bedeutung als lichtsammelnder und bild-erzeugender Apparat, indem sie sich über dem Ocellus vorwölbt (Neuropteren) oder sich verdickt, so daß eine mehr oder weniger regelmäßige, bikonvexe Linse zustande kommt. Die ersten Anfänge der Linsenbildung findet man bei den Orthopteren. Bei den Blattiden und teilweise auch bei den Grylliden ist die Cornea im Vergleich mit der angrenzenden Cuticula wenig verdickt. Die Bedeutung dieser Verdickung ist wohl nur gering anzuschlagen, da bei einer Linse die Brennweite mit zunehmendem Krümmungsradius wächst, so daß in diesem Fall die Bilder weit hinter den recipierenden Abschnitt zu liegen kämen. Wohl entwickelte Cornealinsen mit regelmäßigen Krümmungsflächen kommen unter den Orthopteren neben *Gryllotalpa* nur den Mantiden zu. Dagegen sind sie in den Stirnaugen der höher stehenden Insecten fast allgemein verbreitet, z. B. bei den Libelluliden, Perliden, Rhynchoten, Dipteren, Hymenopteren und Lepidopteren.¹⁾ Bei manchen Neuropteren geht die Cornea in hohem Bogen über den Ocellus weg, so daß eine ansehnliche Krümmung nach außen entsteht; hierbei behält sie teils ihre gewöhnliche Dicke bei, wie bei *Anabolia* und *Osmylus*, teils entstehen Verdickungen, die zu mehr oder weniger regelmäßigen linsenförmigen Bildungen führen (*Rhaphidia*, *Neuronia*, *Panorpa*).

Die die Linse abscheidende, corneagene Schicht stellt in der Regel eine niedrige Zellenlage vor. Bei manchen Formen wird sie in

1) Im Folgenden wurden die auf meine Arbeit „Ueber die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren“ sich beziehenden Angaben nachträglich eingefügt, da die vorliegende Abhandlung als Preisarbeit an der Universität Tübingen erst nach jener veröffentlicht werden konnte.

den dioptrischen Apparat mit einbezogen. Angebahnt werden diese Verhältnisse bei den Grylliden, wo die corneogene Schicht vielfach glasartig durchsichtig wird, ohne sich wesentlich auszudehnen. Bei den Acridiern dagegen ist die corneogene Zellschicht außerordentlich verlängert. Die Cornea geht ohne eine Verdickung in hohem Bogen über den Ocellus weg und bildet zusammen mit den glasartig durchsichtigen Corneazellen eine plankonvexe Linse von ansehnlicher Größe. Auf dieselbe Weise kommt bei einigen Ephemeriden (*Ephemera*, *Heptagenia*, *Caenis*) die Linse zustande, während sich bei andern Formen (*Cloëon*, *Baëtis*) die durchsichtigen Corneazellen von der Cornea ablösen, um sich unterhalb dieser zu der Bildung einer bikonvexen, cellulären Linse zusammenzuschließen.

Bei den primitiven Formen mit einfacher, nicht verdickter Cornea können auch stark seitlich einfallende Lichtstrahlen, sofern der Einfallswinkel nicht zu klein wird, zu dem lichtempfindlichen Abschnitt gelangen. Um der Cornea eine bestimmte Öffnung zu geben, wird, wie schon oben erwähnt wurde, in der Regel Pigment in die angrenzende Cuticula eingelagert. Um seine Wirkung zu vervollständigen, kommt meistens noch eine Pigmentanhäufung in den an die Corneazellen angrenzenden Hypodermiszellen hinzu. Die ersten Anfänge dieser irisartigen Pigmentierung findet man bei den Grillen und Locustiden. An Bedeutung gewinnt sie bei den Acridiern und Mantiden, wobei die pigmentierten Zellen stark verlängert werden. Bei den meisten höhern Insecten (Libelluliden, Perliden, Rhynchoten, Panorpiden und Hymenopteren) umgibt sie den distalen Teil des Ocellus als ein dichter Ring, der oft tief zwischen die Linse und die anstoßende Cuticula einschneidet. Diese Pigmentanhäufung in den Hypodermiszellen fehlt den Ocellen der Schmetterlinge gänzlich. Sie wird bei ihnen durch dunkel pigmentierte Fortsätze der Cuticula, die sich nach innen zu erstrecken, ersetzt.

Der lichtrezipierende Abschnitt, die *Retina*, wird in den Stirnagen sämtlicher Insecten von Sehzellen gebildet, die mit typischen Rhabdomen ausgestattet sind. Diese kommen durch die Gruppierung der Sehzellen zustande, wie REDIKORZEW und HESSE erstmals nachgewiesen haben. Wenn sich 2 Sehzellen an ihrer Bildung beteiligen, wie bei den Perliden, Homopteren und Hymenopteren, haben sie die Gestalt eines dünnen, ebenen Plättchens; teilweise kann man an diesem noch je den von einer Zelle gelieferten Teil erkennen (*Vespa*,

Aphrophora). Wenn 3 oder 4 Sehzellen zusammentreten, haben die Rhabdome einen Y- bzw. Xförmigen Querschnitt. In seltenen Fällen sind mehr als 4 Zellen an der Bildung eines Rhabdoms beteiligt; bei *Psophus stridulus* kann man häufig 5 und mitunter bis zu 8 Sehzellen zu einer Gruppe vereinigt finden. Die Größe der Rhabdome ist außerordentlich verschieden; es können sogar in der Retina desselben Auges Stäbchen von verschiedener Länge vorkommen, wie z. B. in der zweischichtigen Retina in den Ocellen der Libellen (vgl. *Anax*, Fig. 13). Bei den Dipteren und Ephemeriden haben die Rhabdome eine besondere Ausbildung, die noch einer kurzen Erwähnung bedarf. HESSE fand bei *Helophilus*, daß an den seitlich liegenden Sehzellen die Stiftchensäume den distalen Teil der Zellen kappenförmig überdecken, während sie die mittlern Sehzellen an den Seiten röhrenförmig umhüllen, so daß auf dem Querschnitt sechseckige Gebilde entstehen. Bei den Ephemeriden findet man gleichfalls zusammenhängende Stiftchensäume, die die Sehzellen in der Mitte ringförmig umgeben. Ob diese Ausbildung als ursprünglich oder abgeleitet anzusehen ist, läßt sich schwer entscheiden.

Über den feinern Bau der Rhabdome hat HESSE eingehende und umfassende Untersuchungen angestellt. Er kommt zu dem für die Arthropoden-Augen allgemein geltenden Ergebnis, daß die einzelnen Rhabdomeren durch Verschmelzung von Stiftchensäumen entstehen. Die Verschmelzung der Stiftchen hat sich bei den einzelnen Arten in verschieden hohem Grade vollzogen; sie kann so weit fortgeschritten sein, daß die Rhabdome den Eindruck einer cuticularen Bildung machen. Zu der Untersuchung dieser Verhältnisse sind die Stirnaugen der Insecten mit Ausnahme einiger Hymenopteren und Libellen wenig geeignet.

Da die Sehzellen primäre Sinneszellen sind, sind sie an ihrem proximalen Ende in einen Fortsatz ausgezogen, der gewöhnlich sehr dünn ist und sich in den Sehnerven fortsetzt. Bei den Schmetterlingen gehen die Sehzellen fast in derselben Dicke in die Nervenfasern über; hierbei kann man in den basalen Teilen der Sehzellen, ebenso wie in den Nervenfasern, feine Fibrillen erkennen, die man wohl mit Recht für Neurofibrillen erklärt. Die Anwesenheit von Neurofibrillen in dem proximalen Teil der Sehzellen ist bei den meisten Formen nachweisbar. Nirgends konnte ich eine einzelne Nervenfasern in die Sehzelle eindringen und in dieser verlaufen sehen, wie es REDIKORZEW beschreibt und abbildet.

Die Retina entsteht, wie die Entwicklung der Stirnaugen lehrt.

durch Auswanderung von Zellen aus der Hypodermis; dementsprechend ist bei vielen niedern Formen die Trennung in die beiden Schichten keine vollständige. Der Zusammenhang ist jedoch auch bei vielen höherstehenden Insecten noch deutlich, besonders bei manchen Wanzen (Pentatomiden), wo die Corneazellen mit ihren Kernen noch zwischen den Sehzellen stecken. Die Lagerung der Sehzellen in dem recipierenden Abschnitt ist entweder eine geordnete oder eine ungeordnete; man kann jedoch beide Formen nicht scharf trennen; sie sind vielmehr durch Übergänge miteinander verbunden. Bei den niederstehenden Gruppen der Orthopteren, den Blattiden, Locustiden und Grylliden, liegen die Sehzellen ohne bestimmte Ordnung mehrfach übereinandergeschichtet in sehr großer Zahl beisammen. Bei den Mantiden und noch mehr bei den Acridiern macht sich eine Orientierung der Sehzellen und der recipierenden Elemente nach dem einfallenden Licht zu geltend. Bei allen übrigen Insecten sind die Sehzellen in den Stirnagen in einer Reihe nebeneinander angeordnet und tragen die Rhabdome in der Richtung der einfallenden Lichtstrahlen. Hierbei erhebt sich die Frage, in welchem Verhältnis die Stirnagen der Orthopteren zu denen der übrigen Insecten stehen. Da die Orthopteren zu den niedrig organisierten Insecten gehören, könnte man bei ihnen auch einen ursprünglichen Bau der Stirnagen erwarten, der einen Ausgangspunkt für die höher differenzierten Formen bietet. Dies ist jedoch nicht der Fall. Primitive Verhältnisse findet man bei den Poduren, wo einzelne Sehzellen mit Stiftchensäumen in dem Parenchym unter der Hypodermis liegen (HESSE, 1901). Diese Verhältnisse sind jedoch möglicherweise durch Rückbildung zu erklären. Die einfachsten Stirnagen, die man kennt, besitzt *Machilis*, jedenfalls eine der ursprünglichsten lebenden Insectenformen. Unter der ebenen, nicht verdickten Cornea liegen die Corneazellen, und unter diesen bzw. zwischen ihren proximalen Enden dehnt sich die Retina aus. Diese besteht aus einer Anzahl von Sehzellen, die zu Gruppen vereinigt und mit typischen, dem Licht zugewandten Rhabdomen ausgestattet sind. Von einer solchen Form aus muß man sich sowohl die Ocelle der Orthopteren als die der höher stehenden Insecten entstanden denken, die erstern durch reichliche Vermehrung der Sehzellen, so daß sie nicht mehr alle nebeneinander Platz finden, die letztern durch die Ausbildung einer Linse und die mehr oder weniger hohe Differenzierung der Retina, die durch die bestimmte Anordnung der Seh-

zellen und der recipierenden Elemente unter der Mitwirkung von Pigment zustande kommt.

Der Abschluß des Ocellus gegen die Umgebung bzw. die optische Isolierung der Retina wird auf ganz verschiedene Weise bewerkstelligt. Wenn eine Linse vorhanden ist, übt diese allein schon eine lichtsondernde Wirkung aus. Auf die Pigmentierung der an die Linse bzw. Cornea angrenzenden Cuticula und der Hypodermis wurde schon oben hingewiesen. Bei den Orthopteren fehlt eine Isolierung der einzelnen Elemente vollkommen. Der Abschluß des recipierenden Abschnitts gegenüber seiner Umgebung liegt dem Tapetum ob, das zu diesem Zweck den Ocellus auf der Innenseite schalenförmig umgibt. Bei den meisten Acridiern wird das Tapetum zurückgedrängt, da das Pigment durch Verlängerung der angrenzenden Hypodermiszellen eine größere Ausdehnung erreicht. Bei den Libelluliden und Ephemeriden wird der recipierende Abschnitt von einem einheitlichen Pigmentbecher umhüllt, während zwischen den basalen Teilen der Sehzellen ein Tapetum sich ausbreitet. Inwieweit diesem eine Isolations- bzw. Reflexwirkung zukommt, ist schwer zu entscheiden. Bei den meisten höher entwickelten Insecten (Perliden, Hemipteren, Panorpiden, Hymenopteren und manchen Lepidopteren) ist das Pigment in die Sehzellen selbst eingelagert. Dies ist die vollkommenste Art der optischen Isolierung in den Stirnaugen der Insecten. Bei den Cicaden sind zwischen den Sehzellen besondere Pigmentzellen vorhanden. In den Ocellen der Sesien und mancher Neuropteren (*Rhaphidia*, *Osmylus*) ist das Pigment an der Basis der Retina und in den Anfangsteilen der Sehnerven aufgespeichert. Vielfach fehlt es auch vollkommen in der Retina und ihrer Umgebung, wie bei manchen Trichopteren (*Neuronia*) und Lepidopteren (*Catocala*). Was das Pigment selbst anlangt, so hat es ein gelbrotes oder braunes bis tiefdunkles Aussehen. In der Regel ist das dunkle Pigment gegen Lösungsmittel widerstandsfähiger als das helle.

Eine dritte Gewebeschicht zwischen der corneagenen Zellenlage und der Retina wurde von REDIKORZEW bei Dipteren und von HESSE bei Dipteren und Phryganeiden gefunden. Die Ocelle dieser Gruppen schienen dadurch von denen der übrigen Insecten wesentlich unterschieden, da HESSE annahm, daß diese Schicht durch Faltenbildungen bei der Entwicklung des Ocellus zustande komme. Durch meine Untersuchungen wurde festgestellt, daß sie mit der Bildung der Retina selbst nicht in engem Zusammenhang steht, sondern eine

bindegewebige Einwucherung darstellt. Sie besitzt bei den Neuropteren und Lepidopteren eine allgemeine Verbreitung.

Auf die Ergebnisse früherer Untersucher über die Entwicklung der Stirnagen der Insecten wurde schon in der Einleitung hingewiesen. Am genauesten ist der Entwicklungsgang der Ocelle bei den Hymenopteren studiert worden, wo CARRIERE, PATTEN, REDIKORZEW und ZAVREL ihn an verschiedenem Material verfolgten. Sie kommen alle zu dem Resultat, daß die Zweischichtigkeit der Retina auf einem Auswanderungsprozeß von Zellen aus der Hypodermis beruht. Das gleiche Verhalten fand SEILER bei der Entwicklung der Ephemeriden-Ocelle, während v. REITZENSTEIN auf Grund seiner Untersuchungen bei *Periplaneta* und *Cloëon* zu der Ansicht kommt, daß die Ocelle einer Invagination der Hypodermis ihre Entstehung verdanken. Daß die Angaben des letztern den Tatsachen nicht entsprechen, wurde schon früher ausgeführt. Die Entwicklung der Ocelle bei den Libelluliden, Hemipteren, Homopteren, Neuropteren und Lepidopteren habe ich selbst eingehend verfolgt und zwar überall mit demselben Ergebnis, daß nämlich die Mehrschichtigkeit der Ocelle durch einen Auswanderungsprozeß von Zellen aus der Hypodermis und nicht durch einen Einfaltungsprozeß der Hypodermis zustande kommt. Nachdem diese Tatsache für eine so große Zahl von Arten aus verschiedenen Gruppen festgestellt ist, wird man sie wohl für sämtliche Stirnocelle der Insecten verallgemeinern dürfen.

Die Mehrzahl der Insecten ist mit 3 Stirnagen ausgestattet (Apterygoten, Orthopteren mit Ausnahme der Blattiden und *Gryllotalpa vulgaris*, Pseudoneuropteren, *Cicada* sp., Phytophytiren, Neuropteren, Dipteren und Hymenopteren). Nur 2 besitzen die Blattiden, *Gryllotalpa vulgaris*, die Hemipteren, Homopteren mit Ausnahme der Gattung *Cicada* und die Lepidopteren. Daß die Zweizahl durch Reduktion des mittlern Ocellus aus der Dreizahl hervorgegangen ist, geht aus folgenden Tatsachen unzweifelhaft hervor. Von den Grylliden ist *Gryllotalpa vulgaris* die einzige Art mit nur 2 Stirnagen. Bei der Feldgrille kann man eine beginnende Reduktion des mittlern Ocellus feststellen. Ferner ist unter den Homopteren nur die Gattung *Cicada* mit 3 Stirnagen ausgestattet. Da die Stirnagen der Homopteren durch den Besitz von echten Pigmentzellen in der Retina von allen übrigen Insectenocellen unterschieden sind, so muß man annehmen, daß die Vorfahren der Homopteren, als sie durch diese besondere Eigenschaft ausgezeichnet wurden, noch 3 Stirnagen besaßen. Diese erhielten sich nur bei der Gattung *Cicada*, während

bie allen übrigen Formen der mittlere Ocellus rückgebildet wurde. Daß diese Erklärung der Wirklichkeit entspricht und nicht etwa der mittlere Ocellus bei der Gattung *Cicada* als eine Neuerwerbung anzusehen ist, dürfte keinem Zweifel unterliegen. Als Ausnahme kommen bei manchen Cocciden 4 Stirnaugen vor, während die Dermestiden (Coleopteren) und die Gattung *Lerema* (Rhopaloceren) nur einen Ocellus besitzen (KOLBE, 1893). Was den Bau des mittlern Ocellus im Vergleich mit den seitlichen anlangt, so stimmt er in den wesentlichen Punkten stets überein; nur in der Form und Größe ergeben sich bei manchen Familien Verschiedenheiten. Bei den Eintagsfliegen ist der mittlere Ocellus kleiner als die seitlichen, während umgekehrt bei den Libellen der mittlere die seitlichen an Ausdehnung wesentlich übertrifft (Textfig. K).

Die Duplizität des mittlern Ocellus, die sich in der doppelten Ausbildung des Sehnerven kundgibt, bedarf noch einer kurzen Erörterung. Es erhebt sich die Frage, ob sie auf einer Verschmelzung von 2 getrennten Ocellen beruht oder ob sie eine sekundär entstandene Spaltung des Sehnerven bzw. der Retina vorstellt. Der paarige Sehnerv des mittlern Ocellus, den die Untersucher bei den Hymenopteren und Libellen stets erwähnen, wurde allgemein als ein Hinweis dafür angesehen, daß der mittlere Ocellus durch Verschmelzung aus zweien entstanden ist. Die Duplizität des Sehnerven des mittlern Ocellus ist jedoch keineswegs überall zu finden; vielmehr ist er vollkommen einheitlich bei allen mit 3 Stirnaugen versehenen Orthopteren, Perliden, Phytoptiren und Neuropteren (*Osmylus*, *Panorpa*). Doch sprechen für die Entstehung der Duplizität infolge eines Verschmelzungsprozesses gewichtige Momente. Vor allem muß hier die von PATTEN gefundene und von ZAVREL bestätigte paarige Anlage des mittlern Ocellus bei den Hymenopteren Berücksichtigung finden, ferner das schon oben erwähnte Vorkommen von 4 Stirnaugen bei manchen Cocciden. Ein doppelter Sehnerv ist bei dem mittlern Ocellus der Hymenopteren, Libellen und der Gattung *Cicada* vorhanden. Für die sekundäre Entstehung der Duplizität könnte man anführen, daß der mittlere Ocellus, ebenso wie dessen Sehnerv, gerade bei manchen niedrig stehenden Insecten (Orthopteren) einen unpaaren Bau aufweist. Die Tatsache, daß bei manchen Ephemeriden (*Ephemera* sp.) der Sehnerv des mittlern Ocellus in mehrere Teile aufgelöst ist, deutet darauf hin, daß dieser Erscheinung keine allzu große Bedeutung beigelegt werden darf.

Von dem Verhältnis der einfachen Augen zu den Komplexaugen

gibt HESSE (1901) eine ausführliche Schilderung, so daß ich auf sie verweisen kann und nur noch die Tatsachen anzuführen brauche, die seitdem gefunden wurden. Nach der RAY LANKESTER'schen Theorie, die auf LEYDIG zurückgeht, sind die Stirn- und Facettenaugen in ihrer Gesamtheit homolog; dagegen vergleicht GRENACHER die Stirn- und Facettenaugen mit den einzelnen Facettengliedern. Zugunsten der erstern Theorie könnte man die facettierte Cornea der Ocelle von *Osmylus* anführen. Diese Bildung ist jedoch als Ausnahme zu betrachten, da ihr Vorkommen, soweit ich es ermitteln konnte, nur auf diese Art beschränkt ist. Ferner findet man in der Retina der Ocelle von *Psophus* mitunter bis zu 8 Sehzellen zu einer Gruppe vereinigt, so daß auch die Zahl der Rhabdomeren in einem Facettenglied erreicht ist. Ein weiterer Unterschied zwischen den Stirn- und Facettenaugen, der darin bestand, daß die letztern stets durch besondere Pigmentzellen isoliert werden, während solche in der Retina der erstern gänzlich fehlen, wird durch das Vorkommen von Pigmentzellen in den Ocellen der Cicaden hinfällig. Wenn durch diese Tatsachen für die RAY LANKESTER'sche Theorie einige Schwierigkeiten aus dem Wege geräumt sind, so sind damit keineswegs die Stützen für die GRENACHER'sche Theorie erschüttert: nach dem jetzigen Stande unserer Kenntnis ist vielmehr eine Entscheidung nach der einen oder andern Seite nicht möglich. CARRIÈRE (1888) spricht sich dahin aus, daß „das Napf- und das Fächerauge der Arthropoden Organe sind, die sich zwar aus gleichen Bestandteilen in ähnlicher Weise anlegen (durch Spaltung der Hypodermis in zwei Schichten), in ihrer weiteren Entwicklung aber nach zwei entgegengesetzten Richtungen auseinandergehen“. HESSE (1901) sucht die Larvenocelle mit den Facettengliedern in engem Zusammenhang zu bringen und nimmt an, daß die Stirn- und Facettenaugen „aus einer besonderen Wurzel herzuleiten sind“. Dieser Ansicht von CARRIÈRE und HESSE muß ich mich unbedingt anschließen. Denn die vielfachen Beziehungen, die tatsächlich zwischen Stirn- und Facettenaugen bestehen, sind entweder phylogenetisch, d. h. durch die Ableitung aus einer Urform, oder durch konvergente Entwicklung zu erklären. Als Konvergenzbildungen sind zweifellos die facettierte Cornea bei *Osmylus* anzusehen, ebenso wie das Vorkommen von besondern Pigmentzellen bei den Cicaden, die sicherlich kein Erbstück aus jener Zeit, als Stirn- und Facettenauge noch dasselbe waren, vorstellen, sondern eine Neuerwerbung dieser Gruppe. Demnach ist ein Vergleich weder in dem RAY LANKESTER'schen noch auch in dem

GRENACHER'schen Sinne angängig; man muß vielmehr die Stirn- und Facettenaugen als selbständige Bildungen der Hypodermis nebeneinander betrachten.

Eine schwierige und schon viel erörterte Frage ist die nach der Bedeutung der Stirnaugen neben den Facettenaugen. Manche Autoren wollen sie lediglich als die Reste früher wichtiger Organe betrachten und ihnen gar keine oder nur noch eine ganz geringe funktionelle Bedeutung neben den facettierten Augen zuerkennen. Die Deutung ihrer Funktion ist freilich durch das zum Teil sehr unregelmäßige Vorkommen der Stirnaugen bei einzelnen Familien sehr erschwert; diese braucht jedoch keineswegs eine einheitliche zu sein; vielmehr scheinen die Ocelle, insbesondere bei den höher entwickelten Insecten, mannigfachen Bedingungen angepaßt zu sein. Es soll daher bei den niedrig organisierten Insecten, wo einfachere Verhältnisse vorliegen, versucht werden, der Lösung dieser Frage näher zu kommen.

KOLBE spricht die Vermutung aus, daß die Stirnaugen bei dem Flug der Insecten eine Rolle spielen. Diese Ansicht gründet sich auf das Vorkommen der Stirnaugen, die man fast ausnahmslos nur bei fliegenden Insecten findet, wenn sie auch nicht allen Fliegern zukommen. HESSE (1908) führt zahlreiche Beispiele an, wo geflügelte Individuen mit Stirnaugen ausgerüstet sind, während diese den ungeflügelten Individuen, die teils derselben Familie (Psociden, Thysanopteren), teils derselben Art (Aphiden, *Blastophaga grossorum*) angehören, fehlen. Er hält die Stirnaugen ebenfalls für wichtige Orientierungsmittel beim Flug. Bei der Beurteilung des Wertes der Stirnaugen wurden die primitiven Formen bisher ganz außer acht gelassen, da man den Bau ihrer Ocelle noch nicht genügend kannte. Und gerade diese Formen scheinen mir geeignet, über diese Frage Aufklärung zu geben. Mit Rücksicht auf die Orthopteren möchte ich die Ansicht KOLBE's modifizieren und den Satz aufstellen: die Stirnaugen haben eine funktionelle Bedeutung bei der raschen Bewegung der Tiere, sei es beim Fliegen oder auch beim Springen. Denn nicht nur die geflügelten Formen besitzen Ocelle, sondern auch diejenigen ungeflügelten, die lebhaft zu springen vermögen. So hat das Männchen von *Nemobius* nur ganz kurze Flügelstummel; wie man sich beim Fangen der Tiere leicht überzeugen kann, können sie sehr energisch springen. Ebenso verhalten sich manche Heuschrecken, wie z. B. *Thamnotrizon*, wo beide Geschlechter rückgebildete Flügel haben. Trotzdem kann man im Bau der Stirnaugen keinen Unter-

schied gegenüber den geflügelten Arten erkennen. Bei den Mantiden tritt das Verhältnis der Stirnangen zu der Bewegungsfähigkeit der Tiere klar zutage. Die männlichen Tiere, die bei beiden Arten mit Flügeln ausgestattet sind, haben hochentwickelte Stirnangen. Die Weibchen von *Ameles* haben nur Flügelstummel; sie haben daher auch stark rückgebildete Ocelle. Da sie nach den Angaben Tümpel's zum Springen befähigt sein sollen, so dürfte den Ocellen noch eine geringe Bedeutung zukommen. Die Weibchen von *Mantis* besitzen zwar Flügel, aber sie machen mit ihrer Hilfe im Vergleich mit den viel lebhaftern Männchen nur unbedeutende Sprünge, so daß auch hier die geringe Ausbildung der Ocelle ihre Erklärung findet. Noch einleuchtender liegen die Verhältnisse bei *Orphania*. Die Männchen haben bei dieser Art kurze, nur noch zur Tonerzeugung verwendete Flügel. Wie man bei dem Fangen der Tiere feststellen kann, vermögen sie nicht mehr zu springen, sondern schreiten bei der Annäherung eines Feindes mit allen 3 Beinpaaren rüstig in das hohe Gras oder Getreide, um sich zu verbergen. Daß die Rückbildung der Ocelle bei *Orphania* nicht mit dem Fehlen der Flügel allein zusammenhängt, beweist *Thamnotrizon*. Man kann sie also nur darauf zurückführen, daß die Ocelle bei dem Mangel einer raschen Bewegung entbehrlich geworden sind. Damit würde auch das Vorkommen von Stirnangen bei *Machilis* und den Poduren seine Erklärung finden, die ja nicht zu den fliegenden Insecten gehören, wohl aber lebhaft springen. Gegen diese Ansicht könnte man das Vorkommen von Ocellen bei *Periplaneta* anführen, da diese Art im weiblichen Geschlecht wenigstens nicht fliegt und auch nicht springt; dabei ist jedoch zu bedenken, daß diese Tiere sehr behende Läufer sind und daß die frei lebenden Blattiden (*Ectobia*) auch sehr rasch fliegen.

Nach dieser Erkenntnis erhebt sich die weitere Frage, wie man sich die Wirkung der Ocelle vorzustellen hat. Dabei soll zuerst ihre Lagerung am Kopf erwähnt werden. Bei der Dreizahl ist das unpaare stets nach vorn, die paarigen dagegen mehr oder weniger scharf nach den Seiten gerichtet. Aus diesen Lagebeziehungen kann man schon schließen, daß die Ocelle eine Bedeutung für die Orientierung der Tiere haben. Eine Ergänzung des Sehfeldes der Facettenaugen durch die Ocelle, wie schon vermutet wurde, kann nicht in Betracht kommen; denn die facettierten Augen sind vielfach nach den Seiten gerichtet, wie z. B. bei den Locustiden, so daß mindestens die paarigen Ocelle unnötig wären. Ebenso erscheint, wenigstens für die Orthopteren, eine Bedeutung der Ocelle für das

Sehen in schwachem Licht, wie FOREL meint, unwahrscheinlich. Denn viele von ihnen, wie die Acridier, sind auf ein Sehen im Dunkeln gar nicht angewiesen; zudem würde sich die Verschiedenheit bei *Mantis* und *Ameles*, ebenso wie bei *Orphanina*, keineswegs erklären lassen. So muß man denn die Wirkung der Ocelle bei der raschen Bewegung und ihre Vorzüge den facettierten Augen gegenüber in Erwägung ziehen. Hierbei ist vor allem die größere Lichtstärke der erstern hervorzuheben. Ein leuchtender Punkt wird in den Facettenaugen stets nur eine beschränkte Anzahl von Rhabdomen treffen können, da die Facettenglieder divergent angeordnet sind, während er in den Stirnaugen eine weit größere Zahl von Rhabdomen zugleich erregen kann. Wie ich bei der Behandlung der Schmetterlingsocelle näher ausgeführt habe, hat die große Lichtstärke eine Bedeutung insofern, als die Ocelle dadurch in den Stand gesetzt sind, ferne Gegenstände, die für das Facettenauge zu lichtschwach sind, noch wahrzunehmen. Ferner wird wohl ein lichtstärkeres Auge zur Aufnahme von kurzen Lichtreizen während einer raschen Bewegung dem lichtschwachen gegenüber im Vorzug sein. Demnach würden die Ocelle bei dem Fliegen oder Springen für die Erkennung von Hindernissen oder vielleicht noch mehr für den Anflug an feste Gegenstände viel mehr geeignet sein als die Facettenaugen. Diese Funktion der Stirnaugen, die für die niedrig stehenden Insecten die wesentlichste sein dürfte, ist jedoch vielfach nicht die einzige. Bei den höhern Insecten mögen ein Sehen im Dämmerlicht oder noch andere Nebenfunktionen der Ocelle von Bedeutung sein. Häufig scheinen sie auch ganz entbehrlich zu sein, wenn die Facettenaugen durch den Besitz eines Krystallkegels lichtstärker werden, wie z. B. bei den Tagschmetterlingen und Käfern. Es muß freilich zugegeben werden, daß diese Ansicht über die Bedeutung der Ocelle der Insecten vor allem für die höher entwickelten Formen nicht voll befriedigt.

Vielleicht könnte man die einfachen Augen des Flohes auch von diesem Gesichtspunkte aus erklären. Da er nur bei seinen Sprüngen auf das Sehorgan angewiesen ist, im übrigen aber eine scharfe Erkennung der Gegenstände, wofür das Facettenauge vornehmlich geeignet ist, nicht notwendig hat, so wäre es sehr wohl denkbar, daß die Facettenaugen vollkommen verloren gegangen sind, während die paarigen Stirnaugen erhalten bleiben.

Zur völligen Entscheidung der Frage nach dem Wert der Ocelle für die Insecten sind Versuche mit lebenden Tieren unumgänglich

notwendig. Um das Verhalten der Tiere ohne die Ocelle bzw. Facettenaugen zu beobachten, kann man diese mit einem undurchsichtigen Lack beschmieren. Dazu erwies sich Damarharz, in Äther gelöst, dem feinste Tierkohle beigemischt wird, als vorzüglich geeignet. Auf die zum Teil recht verschiedenen Angaben früherer Beobachter habe ich in meiner Abhandlung über die Schmetterlingsocelle hingewiesen. Die vielfachen Versuche, die ich bei Orthopteren und Libellen anstellte, führten zu keinem positiven Ergebnis, so daß ich auf ihre Besprechung verzichten kann. Nur darauf möchte ich hinweisen, daß Versuchsergebnisse, die bei Tieren mit lackierten Facettenaugen erhalten werden, nur mit großer Vorsicht zu Schlüssen über die Bedeutung der Ocelle verwendet werden dürfen; denn die Stirn- und Facettenaugen sind für eine spezielle Funktion angepaßt, so daß sie nur Hilfsorgane vorstellen und die Facettenaugen nicht zu ersetzen vermögen. Diese Art der Versuchsanordnung ist nur dazu geeignet, den Wert der Ocelle in ein falsches Licht zu setzen. Versuche mit *Aeschna*, die im Freien ausgeführt wurden, beweisen diese Ansicht; denn Tiere ohne die Facettenaugen verhielten sich ebenso wie solche, denen sowohl Facetten- als Stirn- und Facettenaugen lackiert waren. Es wäre jedoch ganz verkehrt, wenn man hieraus die Bedeutungslosigkeit der Stirn- und Facettenaugen erschließen wollte. Um die Kenntnis über die Wirksamkeit der Stirn- und Facettenaugen auf eine sichere Grundlage zu stellen, dürfte sich vor allem eine optische Auswertung der Linsen empfehlen, ferner die Fortsetzung systematisch angelegter biologischer Versuche bei einer größeren Anzahl von Arten.

Tübingen, im April 1908.

Literaturverzeichnis.

1885. CARRIERE, J., Die Sehorgane der Tiere. München.
1886. —, Kurze Mitteilungen aus fortgesetzten Untersuchungen über die Sehorgane: Die Entwicklung und die verschiedenen Arten der Ocellen, in: Zool. Anz., Jg. 9.
1879. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen.
1907. HALLER, B., Ueber die Ocellen von *Periplaneta*, in: Zool. Anz., Vol. 31, No. 8.
1901. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren: Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473.
1908. —, Das Sehen der niederen Tiere, Jena.
1893. KOLBE, H. J., Einführung in die Kenntnis der Insekten, Berlin.
1893. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere.
1864. LEYDIG, F., Das Auge der Gliedertiere, Tübingen 1864.
1908. LINK, E., Über die Stirnaugen der Orthopteren, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1908, p. 161—167.
1909. —, Über die Stirnaugen der Neuropteren und Lepidopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., p. 171—200.
1900. REDIKORZEW, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insekten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 68, p. 581—624.
1904. v. REITZENSTEIN, W., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., p. 161—180.
1905. SELER, W., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, *ibid.*, Vol. 22, Anat., p. 1—40.
1901. TÜMPEL, R., Die Geradflügler Mitteleuropas, Eisenach.
1902. ZAVREL, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnaugen (Stemmata) von *Vespa*, in: SB. böhm. Ges. Wiss., Prag, Vol. 13.

Erklärung der Abbildungen.

D dorsal, *R* rostral.

<i>co</i> Cornea	<i>no</i> Sehnerv
<i>ct</i> Cuticula	<i>Pg</i> Pigment
<i>ck</i> Kern einer Corneazelle	<i>px</i> Pigmentzelle
<i>cl</i> Cornealinse	<i>pxk</i> Kern einer Pigmentzelle
<i>cz</i> Corneazelle	<i>Rh</i> Rhabdom
<i>Gh</i> Gehirn	<i>stz</i> Stützzelle
<i>hyp</i> Hypodermis	<i>sz</i> Sehzelle
<i>m</i> Muskel	<i>szk</i> Kern einer Sehzelle
<i>Mbr</i> Membran	<i>tp</i> Tapetum
<i>nf</i> Nervenfasern	<i>tpk</i> Kern einer Tapetumzelle
<i>nfi</i> Neurofibrillen	<i>tr</i> Trachee

Sämtliche Figuren sind mit dem ABBE'schen Zeichenapparat entworfen.

Tafel 21.

Fig. 1. *Periplaneta orientalis*. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. Die Cornea ist nach einem dickern Schnitt aufgezeichnet. 135 : 1.

Fig. 2. *Gryllus domesticus*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. Die Linse ist nach einem dickern Schnitt aufgezeichnet. 100 : 1.

Fig. 3. *Nemobius sylvestris*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. 270 : 1.

Fig. 4. *Locusta viridissima*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. Die Cornea ist nach einem dickern Schnitt aufgezeichnet. 80 : 1.

Fig. 5. *Orphanidia denticauda*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. 180 : 1.

Fig. 6. *Psophodes stridulus*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. Die Cornea ist nach einem dickern Schnitt aufgezeichnet. 125 : 1.

Fig. 7. Desgl. Teil eines Querschnitts durch den basalen Teil der Retina. 420 : 1.

Fig. 8. Desgl. Querschnitt durch den Sehnerven. 280 : 1.

Fig. 9. *Oedipoda coeruleascens*. Querschnitt durch die distale Partie der Sehzellen. 495 : 1.

Fig. 10. *Ameles decolor*. Sagittalschnitt durch den Medianocellus. 125 : 1.

Tafel 22.

Fig. 11. *Gryllotalpa vulgaris*. Frontalschnitt durch die Ocellanlage einer frisch geschlüpften Larve. 940 : 1.

Fig. 12. Desgl. Frontalschnitt durch die Ocellanlage einer etwa 3 Wochen alten Larve. 530 : 1.

Fig. 13. *Anax formosus*. Teil eines Frontalschnitts durch die Retina des Medianocellus. 420 : 1.

Fig. 14. *Gomphus vulgatissimus*. Frontalschnitt durch den Medianocellus. 100 : 1.

Fig. 15. Desgl. Frontalschnitt durch die Linse eines Lateralocellus mit der corneagenen Zellschicht. 78 : 1.

Fig. 16. *Libellula depressa*. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer 10 mm langen Larve. 495 : 1.

Fig. 17. Desgl. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer 12 mm langen Larve. 335 : 1.

Fig. 18. Desgl. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer 20 mm langen Larve. 180 : 1.

Tafel 23.

Fig. 19. *Calopteryx* sp. Sagittalschnitt durch die Anlage des Medianocellus einer 22 mm langen Larve. 250 : 1.

Fig. 20. *Heptagenia venosa*. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. 180 : 1.

Fig. 21. *Ephemera* sp. Teil der Retina aus einem Sagittalschnitt durch den Medianocellus einer Larve. 420 : 1.

Fig. 22. *Acanthosoma haemorrhoidale*. Sagittalschnitt durch einen Lateralocellus. 220 : 1.

Fig. 23. Desgl. Querschnitt durch den distalen Teil der Sehzellen. 530 : 1.

Fig. 24. *Pentatoma nigricorne*. Teil der Retina aus einem Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. Depigmentiert. 530 : 1.

Fig. 25. *Harpactor iracundus*. Sagittalschnitt durch einen Lateralocellus. Ohne Cornealinse. Depigmentiert. 335 : 1.

Fig. 26. *Pentatoma* sp. Sagittalschnitt durch die Ocellanlage einer jungen Larve. 335 : 1.

Tafel 24.

Fig. 27. *Cicada concinna*. Teil der Retina aus einem Frontalschnitt eines Lateralocellus. 420 : 1.

Fig. 28. *Aphrophora spumaria*. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. 335 : 1.

Fig. 29. Desgl. Teil eines Querschnitts durch die Retina proximad von den Rhabdomen. 530 : 1.

Fig. 30. Desgl. Teil eines Querschnitts durch die Retina im Bereich der Rhabdome. 530 : 1.

Fig. 31. Desgl. Sagittalschnitt durch die Ocellanlage einer jungen Larve. 940 : 1.

Fig. 32. *Pemphigus fraxini*. Frontalschnitt durch einen Lateralocellus. 420 : 1.

Zur Kenntnis des Genitalapparats der Neuropteren.

Von

Hermann Stitz in Berlin.

Mit Tafel 25–29 und 26 Abbildungen im Text.

Die älteste Darstellung von Genitalorganen bei Neuropteren findet sich in den Abhandlungen über Insecten von DEGEER (1). Er beschreibt sie von „*Hemerobius (lutarius) niger*“ in folgender Weise:

„In dem letzten Ring des Hinterleibes¹⁾ liegen der After und die Geschlechtsteile. Der erstere zeigt sich frei am Ende des Schwanzes oben auf, wie eine etwas erhabene Warze.¹⁾ Die anderen Teile zu sehen, muß man den Hinterleib ziemlich stark drücken. Dann gibt sich ein hornartiger, muschelförmiger, inwendig flachhohler Teil unten vom Ring ab. Unmittelbar neben dem After zeigen sich zwei braune, häutige, etwas erhabene Teile, unter diesen aber ein dickes, fleischichtes Stück mit einem kleinen, hornartigen, unterwärts gekrümmten Häkchen in der Mitte, ohne Zweifel das Werkzeug, womit sich das Männchen an den Hinterleib des Weibchens bei der Begattung anklammert. Drückt man noch etwas stärker, so kommt zwischen dem Hakenstück und der hornartigen Muschel ein dicker, weißer Fleischteil zum Vorschein, der sich desto mehr aufbläht, je mehr man bis auf einen gewissen Punkt zu drücken fortfährt, und in der Mitte ein kleines Würzchen hat. An diesem Teil sitzt zu beiden Seiten ein kleines, hornartiges Stück, das ihm gleichsam zum Träger dient. Dieser weiße, weiche Fleischteil kann nichts anders als der Geschlechtsteil des Männchens sein. Im natürlichen Zustand sind diese Teile zwischen der Muschel unten und dem hornartigen, vom Oberteil des Ringes bedeckten Stücke verschlossen.

Der After des Weibchens liegt auch am Ende des Schwanzes ebenda, wo er bei dem Männchen liegt, und ist auch wie eine Warze gestaltet. Der letzte Ring hat unten zwei hornartige, muschelförmige Stücke¹⁾,

1) Durch Abbildungen erläutert.

welche sich öffnen und auseinander treten, wenn man den Hinterleib zwischen den Fingern drückt. Dann zeigt sich unten im Grunde eine Höhlung oder Vertiefung, in welcher sich das Geschlechtsglied oder die weibliche Öffnung befinden muß, die man aber nicht wohl zu Gesicht bringen kann. In gedachter Höhlung bemerkt man auch einige weiche Teile. . . . Hier im Leibe liegen nun die Eier in zwei Bündeln oder Eierstöcken, welche zwei unterwärts gekrümmte Klumpen bilden. In den hiervon gegebenen Abbildungen sind die beiden Eierstöcke von einander abgesondert. Das ist aber ihre natürliche Lage nicht. In derselben liegt einer dicht am andern, so daß ihre krumme Seite nach dem Unterteil des Bauches zu steht. Oberwärts sind sie untereinander geflochten, lassen sich aber leicht trennen. . . . Die Eier liegen schurweise in einer großen Menge dünner Gefäße, die man leicht auseinanderziehen kann. Sie flattern ganz frei nach dem Oberende zu und hängen daselbst nicht zusammen; am andern Ende aber sind sie vereinigt und gleichsam in ein räumlicheres, längs der krummen oder unteren Seite jedes Eierstocks herunterlaufendes Gefäß eingemündet. Diese Gefäße mit den darin enthaltenen Eiern liegen in krummen und parallelen Linien. Die Krümmung geht vorwärts oder nach dem Anfang des Hinterleibes zu, und die Eier haben hier eine solche Lage, daß die kleine Spitze oder das Schwänzchen, womit sie versehen sind, in die Höhe steht.“

Vom Abdominalende der „Kamelhalsfliegen“ berichtet DEGEER: „Der Hinterleib . . . besteht aus 9 Ringen, den kleinen, kegelförmigen Teil, womit der Schwanz endigt, nicht mitgerechnet. . . . Das Weibchen hat hinten ein sehr langes Rohr¹⁾, mit dem Hinterleib beinahe von gleicher Länge, welches unter dem 9. Ring oder dicht am Ende des Körpers anhängt. . . . Dieses Rohr ist aber, wie ein bis ans Ende . . . immer dünner werdender Faden, an beiden Seiten flach gedrückt und sowohl oben als unten scharf, so daß es gleichsam eine schmale Degenklinge oder Sichel vorstellt. Die Materie ist halb hornartig und so biegsam wie Horn. . . . Es hat eine wurmförmige Krümmung, und das Ende steht in die Höhe. An der äußersten Spitze ist es beweglich, welche das Insekt auch nach Belieben hoch und niedrig, von einer Seite zur andern drehen kann, ohne den übrigen langen Teil mit bewegen zu dürfen.

Das Rohr selbst besteht aus zwei Stücken oder aus zwei sehr dünnen, dicht aufeinander liegenden Lamellen. Man bemerkt einigen Widerstand, wenn man sie trennen will, weil sie mit einem Häutchen zusammenhängen, das man zerreißen muß, wenn man sie mit einer Nadelspitze auseinander treibt. An der Innenseite scheinen sie etwas flachhohl zu sein, so daß sie geschlossen eine Röhre bilden. Jedes Stück endigt mit einem kleinen, eiförmigen Teilchen, das vermittelt eines äußerst feinen Stielchens hier angegliedert ist. An beiden Seiten sind die Lamellen mit Haaren bewachsen. Das Werkzeug dient zum Eierlegen, weil die Eier durch die hohle Röhre hindurch können, um an bequeme Oerter hingelegt zu werden, die ich aber nicht kenne.“

1) Durch Abbildungen erläutert.

Weniger genau hat sich DEGEER das männliche Abdominalende angesehen, wie aus seinen Worten hervorgeht: „Das Männchen ist dem Weibchen außer dem Rohr vollkommen gleich.“

HEGETSCHWEILER (2) versucht 1820 eine systematische Übersicht über die Genitalorgane der verschiedenen Insectengruppen zu geben, die er durch Zeichnung veranschaulicht. Von *Ascalaphus italicus* (Männchen) heißt es darin: „Tunica testiculi remota vascula sese praebent. Vas deferens abbreviatum simul cum vesiculis seminalibus ductui excretorio sese inserit. Vesiculae seminales quatuor, quarum duae minores vasculum cylindricum excipiunt.“ Bei den weiblichen Organen unterscheidet er „Ovaria flagelliformia“ und „Ovaria racemosa“. Erstere, zu denen er auch die von *Ascalaphus* rechnet, charakterisiert er: „Tubuli conici aequali gaudent longitudine et insertione. Cloaca rotunda, membranacea, ovarii tantum fundum circumdat.“

Eine Darstellung des innern Genitalapparats von *Sialis* mit Abbildungen dazu finden wir in der bekannten Abhandlung von SUCKOW (3) aus dem Jahre 1828.

In BURMEISTER's Handbuch (4) aus dem Jahre 1838 finden sich Beschreibungen des Genitalapparats von Neuropteren. „Die männlichen Genitalien (von *Sialis*) bestehen aus zwei nierenförmigen . . . Hoden, deren gekrümmtes Vas deferens sich im vierten Teil seiner Länge stark erweitert und an der Zusammenmündungsstelle mit dem Nachbar noch zwei mäßige kolbige Schläuche aufnimmt. Aus dem Verein dieser vier Organe entspringt der kurze Ductus ejaculatorius. Die Ruthe ist . . . am Grunde stark verdickt. — An den weiblichen Genitalien fallen die sehr großen, bohnenförmigen Eierstöcke, deren zahlreiche Eiernöhren mehrere reife Eier enthalten, besonders leicht in die Augen; ihre kurzen Tuben vereinen sich in eine wenig längere Scheide, an welcher der sehr große, blasige Samenbehälter hängt. — Beim Männchen (von *Rhaphidia*) stellen die Genitalien eine starke Anschwellung der Hinterleibsspitze dar, welche unten der Länge nach geteilt und klaffend ist, in der Lücke aber eine zweite, innere Scheide enthält, welche den Penis umschließt. Die äußeren Scheidenhälften sind an ihrem Grunde und Ende angeschwollen und hier mit ein paar großen hornigen Haken bewaffnet. Über diesem an der Bauchseite des 8. Ringes angebrachten Apparat ragt die kurze Afterröhre als 9. Ring hervor. — Beim Weibchen findet sich am Ende des Hinterleibes eine lange feine Röhre, die aus dem an der Bauchseite gespaltenen 8. Körperring hervortritt und am Ende mit zwei kleinen elliptischen Blättchen von mehr horniger Beschaffenheit bewaffnet ist. Die eigentliche Röhre besteht aus zwei in senkrechter Stellung neben einander liegenden Halbröhren, deren eigentliche Substanz weich zu sein scheint, obwohl jede in der Mitte eine festere und daher dunklere Längslinie hat. Oben und unten an den Berührungsrändern stoßen sie genau zusammen, und auf der äußeren Fläche sind sie fein in die Quere gestrichelt. Über der Legscheide ragt dann noch der kurze, 9. Ring hervor, welcher den After umschließt.“

RAMBUR (5) gibt 1842 in den Einzelbeschreibungen mancher Arten Bemerkungen über deren Genitalanhänge, aber keine zusammenhängende

Darstellung, und auch SCHNEIDER (6) berücksichtigt 1843 in seiner Monographie von *Rhaphidia* nur kurz die äußern Verhältnisse: „Abdomen cylindricum, paulo depressum, postice attenuatum, e segmentis novem constitutum, a quorum penultimo vel ultimo partes sexuales includuntur. — Partes sexuales marium in penultimo vel etiam ultimo abdominis segmento turgescientiam formant, quae media fissa est, vel etiam patet, atque penem in tabulo interno collocatum continet. In externa parte turgescientia illa unguiculis duabus instructa, vel omnino simplex, neque vero patens apparet. — Partes sexuales feminarum vaginam formant longitudine abdomini aequalem a fissura segmenti penultimi subtus orientem, e semitubulis duobus compositam, quorum altera pars supra alteram posita est. Hi vaginae semitubuli paralleli, utrinque membrana coriacea coniuncti, in basi et in apice conniventes ibique appendiculis duobus ovatus subcorneis instructi sunt. — Anus conspicuus est in ultimo abdominis segmento supra turgescientiam marium et supra vagina feminarum.“ — Hierzu gehört eine kleine Zeichnung des weiblichen und eine ebensolche etwas dürftige des männlichen Abdominalendes.

Aus FREY-LEUCKART's Lehrbuch (7) (1847) seien folgende zerstreute Bemerkungen zusammengestellt: (Männliche Organe.) Die Hoden sind bei *Hemerobius* nur die erweiterten Enden der Samenleiter, die zugleich sich etwas spindelförmig drehen und eine gelbliche Färbung annehmen. *Sialis* besitzt jederseits einen nierenförmigen Hoden, an welchem man ganz deutlich zwei übereinander gelegene Häute unterscheiden kann, deren innere in mehrere Nebentaschen zusammengefaltet und frei in der äußern Membran enthalten ist. Die Vasa deferentia (der Neuropteren) sind in der Regel lange, feine und geschlängelte Gefäße, die bisweilen (*Sialis*) zu einer Samenblase sich erweitern. Die accessorischen Absonderungswerkzeuge erscheinen bei *Sialis* als kolbige Schläuche. Gewöhnlich findet sich nur ein Paar solcher Drüsen, die in den obern Teil des weiten, kurzen Ductus excretorius münden. *Ascalaphus* besitzt 2 Paar birnförmige Bläschen, deren kleinere mit einem gefäßartigen Anhang versehen sind. — (Weibliche Organe.) Bei den Neuropteren sitzen zahlreiche, meist nur kurze Eiröhren in mehr oder minder regelmäßigen Reihen auf dem obern, schlauchförmigen Teile der Eileiter. Konstant findet sich eine Samenkapsel und bei *Hemerobius* ein unpaarer, zu einer lang gestielten Blase ausgebildeter Anhang. — Alles andere bezieht sich auf die mit den Neuropteren zusammengefaßten Trichopteren, Panorpaten, Odonaten, Perliden u. a. Die Abbildungen, auf welche Bezug genommen ist, sind in den Icon. phys., tab. 19 (fig. 2) und tab. 24 (fig. 25) zu finden.

Nach v. SIEBOLD (8)¹⁾ (1848) sollen die Neuropteren nur wenige Modifikationen an den männlichen Geschlechtsorganen bieten. Die Hoden bestehen aus 2 Büscheln länglicher oder runder Schläuche, welche bei *Myrmeleon* und *Hemerobius* 2 ovale von besondern Hüllen umgebene Organe darstellen. Die beiden kurzen Samenleiter nehmen an ihrem untern Ende stets die Mündungen zweier eiförmigen oder länglichen,

1) Zum größten Teil nach DUFOUR, Recherches sur les Orthoptères.

akzessorischen DrüsenSchläuche auf. Ein äußeres und ein inneres Klappenpaar umgibt den röhren- oder rinnenförmigen Penis. — Die weiblichen Organe bestehen aus vielkammerigen Eierstocksröhren, von welchen je 10 bei den Hemerobiden und Myrmeleoniden an der äußern Seite der beiden weiten Tuben entspringen. Die Samentasche stellt bei Myrmeleon einen langgestielten Behälter dar, in dessen Grund bei *Hemerobius* eine einfache, bei *Rhaphidia* eine doppelte Glandula appendicularis einmündet. Bei *Sialis* besitzt die Scheide außer 2 seitlichen, als Samentaschen fungierenden, blindsackförmigen Ausstülpungen einen ansehnlichen, blasenförmigen, mit einer schwärzlichen Flüssigkeit gefüllten Anhang. 2 einfache, mehr oder weniger gewundene DrüsenSchläuche hängen bei *Myrmeleon* und *Hemerobius* mit der Scheide zusammen.

Am meisten wurde die Kenntnis über unsern Gegenstand im Jahre 1848 durch LÖW und DUFOUR gefördert, welche in ihren Arbeiten über Lebensweise und Bau der Neuropteren auch den Genitalapparat derselben beschrieben und abbildeten. Von LÖW (10) haben wir eine eingehende Darstellung der Anatomie von *Sialis*, *Rhaphidia* und *Chrysopa*, aus welcher das auf den Geschlechtsapparat Bezügliche hier wiedergegeben ist.

(*Sialis* ♂.) — „Die Testikeln sind anfangs bei noch geringerer Anschwellung fast rundlich, doch schon mit einer Andeutung der nierenförmigen Gestalt, welche sie bei größerer Anschwellung annehmen. Jeder Hode ist von einer äußeren, stärkeren Haut bekleidet, welche an der Unterseite desselben um den Ursprung des Samenleiters herum derber ist und eine gelbliche Farbe hat. Von dieser Stelle aus laufen fünf reifenförmige Streifen, welche dieselbe derbere Textur und dieselbe gelbliche Farbe haben, um den Körper des Hoden herum, welcher dadurch in sechs Abschnitte geteilt wird. Wenn die Hoden durch fortschreitende Entwicklung der Spermatozoen mehr aufgetrieben werden, nehmen sie zunächst eine nierenförmige Gestalt an. Wenn die Anschwellung derselben ihren höchsten Grad erreicht, treten die sechs Abschnitte der Hoden zwischen den derberen, ringförmigen Streifen der äußeren Haut taschenförmig hervor, und das ganze Organ bekommt eine fast fächerförmige Gestalt. Die Samenleiter sind von bedeutender Länge und fast gleichmäßiger Weite; nur ganz in der Nähe des Hodens haben sie eine kleine, blasenförmige Anschwellung. In natürlicher Lage bilden sie etwa auf der Mitte ihrer Länge eine Schlinge. Nicht gar fern von ihrem hinteren Ende biegen sich die Samenleiter nach vorn um, treten etwa auf der Mitte eines ansehnlichen, einer Samenkapsel ähnlichen Behälters hart aneinander, um sich sogleich wieder voneinander zu entfernen und gesondert in ihn einzumünden; die Einmündung in denselben findet an der Innenseite der blasenförmig vortretenden Vorderecke statt. Jede dieser beiden blasenförmigen Vorderecken zeigt einen bräunlichen Ring und eine unregelmäßig viereckige, dunkler braune Stelle; beide scheinen von durchschimmernden festeren, fast hornartigen Wandungen hervorgebracht zu werden. Vorn in der Mitte finden sich zwei ziemlich ansehnliche, blasige Anhänge von mehr kegelförmiger als cylindrischer Gestalt. Ein größerer blasenförmiger Anhang liegt hinten auf der Samenkapsel; noch passender ließe er sich wohl als eine blasenförmige Aufschwellung betrachten. Ganz

am Hinterende endlich finden sich noch zwei äußerst kleine und ziemlich schwer aufzufindende Anhangsbläschen.

(*Sialis* ♀.) — Die weiblichen Genitalien zeigen sehr zahlreiche Tuben; die Eikeime sind von weißlicher Farbe, eiförmig; ihre Länge übertrifft die Breite um mehr als das Doppelte. An ihrem oberen Ende haben sie einen ganz ähnlichen warzenförmigen Anhang wie bei *Rhaphidia ophiopsis*; nur ist derselbe verhältnismäßig etwas länger. Die Samenkapsel und Colleterien habe ich nicht abgebildet, finde auch über dieselben keine Notiz; sie scheinen sich demnach der Beobachtung entzogen zu haben und sind wohl minder leicht aufzufinden gewesen.¹⁾

(*Rhaphidia* ♂.) — Die Testikeln fand ich von fast fächerförmiger Gestalt; sie bestehen aus einer großen Anzahl langgestreckter Taschen, welche durch eine gemeinschaftliche Haut miteinander verbunden sind und erinnern in ihrem Bau am meisten an die Beschaffenheit dieser Teile bei *Sialis*. Die Vasa deferentia sind sehr lang, dünn, von ziemlich zartem Bau und in ihrer Länge von ziemlich gleichem Durchmesser; sie münden jedes in ein unregelmäßig cylindrisches Gefäß; diese beiden Gefäße dürften als Analoga der Samenblasen anzusehen sein; sie liegen beide dicht aneinander, und es gelang mir nie, sie ohne Zerreißen zu trennen, so daß ich an eine Verwachsung derselben glauben muß. Am oberen Ende sind sie abgestutzt; etwas unterhalb ihrer Mitte und zwar auf der einander zugekehrten Seite nehmen sie die Samenleiter auf. Am unteren Ende sind sie ziemlich stark verdickt, und jedes geht dann in einen viel dünneren aber noch immer weiten, zweimal zusammengeknickten Ausführungsgang über: diese beiden Ausführungsgänge liegen bei der natürlichen Anordnung der Genitalien unmittelbar nebeneinander und vereinigen sich zuletzt aller Wahrscheinlichkeit nach zu einem gemeinschaftlichen Ausführungsgang, welcher aber jedenfalls sehr kurz sein muß, da ich ihn auch nicht ein einziges Mal deutlich beobachten konnte. Colleterien werden wohl jedenfalls vorhanden sein; ich fand mehrmals an der Stelle, wo sie vermutet werden müssen, zwei kurze, weibliche Gefäße mit engem inneren Lumen und dicker äußerer Hülle; sie im Zusammenhang mit den Genitalien zu beobachten, ist mir nicht gelungen; doch kann ich kaum einen Zweifel über ihre Deutung hegen.

(*Rhaphidia* ♀.) — Die weiblichen Genitalien unterscheiden sich durch die Gestalt der Ovarien sehr erheblich von denen aller übrigen mir in dieser Beziehung bekannten Gattungen der Neuropteren. Während letztere nämlich kammförmige Ovarien haben, sind sie bei *Rhaphidia* vollkommen büschelförmig und aus einer viel größeren Anzahl einzelner Tuben gebildet. Die Eier entwickeln sich in jeder einzelnen Röhre, wie es scheint in ziemlich langen Zeitwischenräumen; wenigstens fand ich das unterste Ei in seiner Entwicklung sehr weit fortgeschritten, während das vorhergehende in seiner Entwicklung noch äußerst weit zurückstand. Die Eier sind weiß, sehr langgestreckt, da ihre Länge die Dicke etwa 7mal übertreffen mag. Am oberen Ende sind sie von einem kleinen, warzenförmigen Fortsatz gekrönt, welcher nur äußerst wenig durchscheinend ist. Die Eileiter sind

1) Vgl. v. SIEBOLD, p. 381.

sehr kurz und vereinigen sich zu einem gemeinschaftlichen Eiergang; an einer muskulösen Anschwellung desselben, welche im hintersten Ende des Abdomens liegt, ist das blasenförmige, rundliche *Receptaculum seminis* befestigt. Es ist verhältnismäßig ziemlich groß, nicht gestielt und ziemlich farblos. Von der muskulösen Verdickung aus läuft der Eiergang in der Legeröhre noch bis zu deren hinterem Ende; von der Verdickung aus verschmächtigt er sich ziemlich schnell und ist dann in diesem ganzen letzten Teil seines Verlaufes eine so feine Röhre, daß man selbst bei der gestreckten Gestalt der Eier kaum begreift, wie das Insekt dieselben durch ihn hindurchzuzwängen vermag. Die Legescheide ist von nicht ganz einfachem Bau, von mehr häutiger als horniger Beschaffenheit, aus zwei aneinander liegenden, beiderseits weitläufig gewimperten Rinnen und zwei kurzen, fast eiförmigen Anhängseln derselben gebildet. Die Rinnen sind in der Quere gerippt und ihrer ganzen Länge nach innerlich mit deutlichen Muskelfasern versehen, welche die Bewegung nach unten und oben sowie nach links und rechts vermitteln.

(*Chrysopa* ♂.) — Die inneren männlichen Genitalien sind nicht bei allen Arten gleich gebildet; namentlich zeigt sich in der Gestalt der Hoden ein recht wesentlicher Unterschied. Bei *Chrysopa perla* finden sich schön dottergelb gefärbte Testikeln, welche ihre Färbung der sie äußerlich bedeckenden Haut verdanken, von pfropfenzieherförmiger Gestalt und bilden drei und eine halbe Windung, von denen die zweite die dickste und weiteste ist. Die sie äußerlich bedeckende gelbe Haut ist von ziemlicher Derbheit. Die Spermatozoe hat die Gestalt eines sehr langen, an keinem Ende verdickten, feinen Fadens und eine gelbliche Farbe. Die Samenleiter sind wie gewöhnlich in der Ordnung der eigentlichen Neuropteren sehr lang, ganz gerade, oben sanft erweitert und vom Hoden selbst etwas abgeschnürt. Sie haben eine weißliche Farbe; ihr innerer Kanal aber hat, vielleicht von darin enthaltener, gekreister Spermatozoe, ein etwas gelbliches Ansehen. Sie vereinigen sich in den gemeinschaftlichen *Ductus ejaculatorius*, der ziemlich kurz ist. Das obere Ende desselben ist kraus zusammengerollt und verbirgt sich hinter der beutelförmigen oder vielmehr blasenförmigen Erweiterung, welche die Mitte desselben trägt. Diese obere Hälfte ist viel dünner und etwas länger als die untere auf die blasenförmige Erweiterung desselben folgende Hälfte. . . . Am unteren Ende des *Ductus ejaculatorius* befestigen sich die sehr kurzen Anhangsgefäße, welche die Gestalt verschieden geformter Bläschen haben und vielleicht richtiger als die verschiedenen Zweige eines kurzästigen, paarigen Anhangs angesehen werden dürfen. Das erste Paar dieser Bläschen hat ein knopfförmiges Ende und zwei seitliche, nach außen gerichtete bauchige Anschwellungen; es ist nach vorn gerichtet. Das zweite Bläschenpaar hat eine divergente Richtung nach vorn und außen; in seiner Gestalt hat es etwas Analoges mit dem ersten Paar; sein Ende ist nämlich ebenfalls, obgleich nicht so stark und nicht so kopfförmig, angeschwollen, und auf seiner Außenseite hat es ebenfalls zwei bauchige Anschwellungen. Weiter nach hinten und außen liegen jederseits noch ein Paar sehr kleine, rundliche Bläschen. — Der Anheftungspunkt dieses Anhanges liegt ganz nahe am hintersten Ende des *Ductus ejaculatorius*. Ob jedes der Bläs-

chen gesondert in ihn einmündet oder nicht, ist schwer zu entscheiden. Ich glaube mit ziemlicher Sicherheit die Vereinigung sämtlicher Bläschen jeder Seite vor ihrer Einmündung in den Ductus ejaculatorius gesehen zu haben, was mich um so mehr bestimmt, das ganze Organ als einen einzigen, paarigen Anhang zu betrachten.

(*Chrysope* ♀.) — Die weiblichen Genitalien bestehen zuerst aus den Ovarien. Jedes derselben ist aus 12, zuerst sehr schlanken Eiröhren gebildet, deren jede sich nach oben hin fadenförmig verlängert. Diese einzelnen Fäden, in welche die Tuben ausgehen, verbinden sich allmählich miteinander in ganz ähnlicher Weise wie dies bei dem Weibchen von *Panorpa communis* der Fall ist, und scheinen zuletzt auch bei *Chrysope* nur einen einzigen, dünnen, aber doch ziemlich derben Faden zu bilden. Es ist nicht schwer, diesen Faden bis zur Gegend des oberen Magenumandes zu verfolgen. Seinen weiteren Verlauf mit voller Sicherheit zu ermitteln, ist mir zwar nicht gelungen; doch schien es mir stets, als ob er sich dem Schlund innig anlege. — Die Eikeime von *Chrysope* sind zuerst weiß und nehmen erst allmählich bei weiterer Entwicklung eine bunte Färbung an, welche im allgemeinen durch Gelb in Grün übergeht. Die Farbe, welche sie zuletzt erreichen, ist nach Ton und Intensität sehr verschieden; dies richtet sich vollkommen nach der allgemeinen Körperfärbung der Art und ist bei *Chrysope perla* selbst bei verschiedenen gefärbten Individuen recht merklich verschieden. Ein sehr schönes Ansehen haben die mehr gelbgrünen oder blaugrünen Eier anderer Arten. Die Gestalt der Eier ist bei allen von mir untersuchten Arten dieselbe; sie sind an beiden Seiten abgerundet und im Verhältnis zu ihrer Länge ziemlich dick. — Die Eierleiter sind von mäßiger Länge und Weite; da, wo sie sich zum gemeinschaftlichen Eiergang vereinigen, liegt auch bei *Chrysope* das letzte Abdominalganglion. Der Eiergang ist weit und von mäßiger Länge. An ihn befestigt sich an seinem Ende der Samenbehälter. Dieser ist einfach, von Gestalt einer kurz gestielten, großen fast eirörmigen Blase; bei unlängst ausgeschlüpften, noch nicht befruchteten Weibchen fand ich ihn am Rande kraus zusammengefaltet. Er ist von einer weißlichen Farbe und von nicht sehr derbem, häutigem Bau. — Die Anwesenheit von Colleterien zu bezweifeln, habe ich keinen bestimmten Grund; doch ist es mir nicht gelungen, sie aufzufinden. Es läßt sich also wohl vermuten, daß sie sehr klein, wohl auch von sehr zartem Bau sein werden.“

DUFOUR's Abhandlung (9) beschäftigt sich mit der Anatomie von *Osmylus*. Das auf die Genitalorgane Bezügliche gebe ich hier, ins Deutsche übertragen, wieder und füge DUFOUR's Zeichnungen hinzu, da ich selbst nicht in der Lage war, die innern Organe dieser Form zu untersuchen.¹⁾

Nachdem DUFOUR eines Anhanges gedacht hat, welcher an der Basis der Vorderhüften nur bei den Weibchen vorkommt und eine Rolle

1) Dasselbe gilt für die weiter unten noch zu berücksichtigenden Arbeiten HAGEN's (11) und BRAUER's (12, 13). Figurenummern und Erklärungen sind die der Originalabhandlung.

bei der Copulation spielen soll, beschreibt er die Genitalanhänge und dann die innern Organe:

Nur die Weibchen tragen am vordern Grunde der Vorderhüften, welche viel länger als die andern sind, einen rotgelben, schwach hornigen Anhang, einen ziemlich langen Sporn, der fast gerade oder schwach bogenförmig gekrümmt ist. Vermutlich dient der Sporn bei der Copulation zum Festhaken der Vorderkrallen des Männchens.

Außer diesem charakteristischen Sporn hat das Weibchen unter dem Abdominalende eine schwarze, rechteckige Platte von häutiger Beschaffenheit, die beim Männchen nicht vorhanden ist. Diese vorn leicht ausgeschweifte Platte, welche hinten mit 2 eingliedrigen, klappenförmigen Palpen (*palpes valvaires*) versehen ist, ist in der Mittellinie gespalten und enthält im Grunde dieser Spalte den After und die Genitalöffnung (*vulve*). Letztere liegt im Ruhezustande gänzlich innen, was beim Copulationsakt eine noch unbekannte Funktion erforderlich macht. Die Platte liegt auf einem häutigen Grunde, der ihr Beweglichkeit und vielleicht eine gewisse Verschiebbarkeit gestattet.

Wenn man auf das Hinterleibsende eines lebenden Männchens, vorsichtig stärker werdend, einen Druck nach außen ausübt, so erblickt man folgendes: Das letzte Segment trägt dorsal 2 Lappen, die zueinander geneigt sind. 2 dreieckige, etwas zottige Felder von rötlicher Farbe zeigen sich unter dem vorhergehenden Segment, und zwischen ihren Ursprüngen sieht man den Anus, den eine Verlängerung (*prolapsus*) des Enddarms umgibt. Ganz hinten endlich liegt ventral ein häutiges Stück, welches 4 kurze, eiförmige Anhänge trägt, die eingliedrig und wenig beborstet sind. Hinter und ein wenig unterhalb dieser Gruppe von Anhängen liegt die Öffnung für den Penis.

Von den 6 Abdominalganglien ist das vorletzte, kleinere im letzten enthalten. Dieses, das größte von allen, sendet nach hinten wie bei andern Insecten 4 große Genitalnerven.

1. Männlicher Genitalapparat. — Hoden. — Diese beiden Organe sind in einem oval-herzförmigen Scrotum eingeschlossen und lebhaft gelb. Sie sind gerundet oder zusammengedrückt, je nach dem Grade der Füllung mit Sperma. Jeder ist aus einem Bündel von ungefähr 20 Follikeln (*capsules spermifiques*) von langzylindrisch-konischer Form zusammengesetzt, welche durchscheinend oder weißlich sind, je nach der Füllung mit Sperma.

Vasa deferentia (*Conduits déferents*). — Das noch im Innern des Scrotums aus dem Bündel der Hodenfollikel hervorgehende *Vas deferens* übertrifft letztere an Länge und ist farblos. Es durchbohrt das Scrotum an den Ecken von dessen Ausschweifung und stellt dann ein haarfeines, schokoladenbraunes Röhrchen dar. Es verläuft mehr oder weniger über die jederseitige *Vesicula seminalis* hingebogen, an deren unterer Fläche es sich anheftet. Letztere Stelle ist schwer festzustellen. Wo das *Vas deferens* an den Ecken des Scrotums entspringt, umgibt es sich mit einem fettig-schwammigen Gewebe, welches es stellenweise verdeckt und erst da aufhört, wo es sich den *Vesiculae seminales* nähert.

Vesiculae seminales (*Vésicules séminales*). — Sie sind durch Zer-

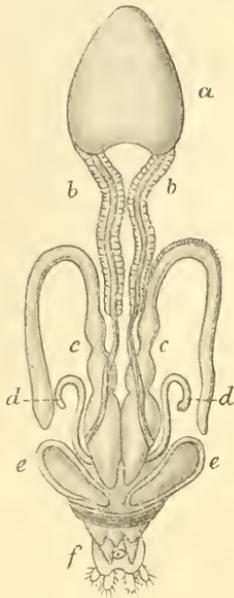


fig. 21.

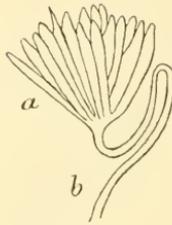


fig. 22.

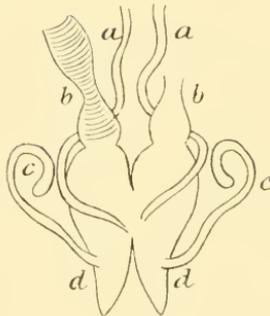


fig. 23.

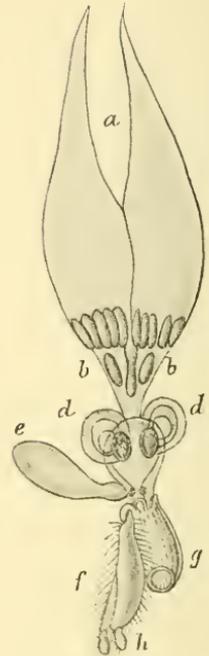


fig. 26.

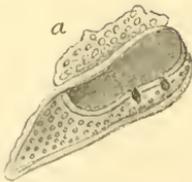


fig. 24.

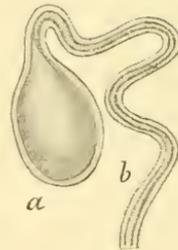


fig. 27.

fig. 21. Appareil génital mâle. *a* scrotum, renfermant les testicules. *b, b* conduits déférents avec leur enveloppe épiloïque. *c, c* vésicules séminales principales. *d, d* vésicules séminales accessoires. *e, e* glandes insolites exclusivement propres au mâle. *f* extrémité de l'abdomen étalée par une compression expulsive, pour mettre en évidence ses diverses pièces constitutives.

fig. 22. Un des testicules hors du scrotum. *a* faisceau des capsules spermifères. *b* conduit déférent intra-scrotal.

fig. 23. Partie de l'appareil génital mâle, pour mettre en évidence les connexions et insertions. *a, a* conduits déférents. *b, b* parties des vésicules séminales principales, l'une avec ses bandelettes annulaires. *c, c* vésicules séminales accessoires. *d, d* les euls-de-sac des vésicules principales.

fig. 24. Organe ou glande insolite du mâle détaché. *a* un lambeau de la tunique extérieure déjettée, pour mettre à découvert la bourse noire.

fig. 26. Appareil génital femelle. *a* ovaires. *b, b* cols ou calices. *c* oviducte. *d, d* glandes sébifères. *e* poche copulatrice. *f* plague vulvaire. *g* partie déchirée. *h* palpes vulvaires.

fig. 27. Une glande sébifique isolée. *a* vésicule sécrétrice. *b* conduit efférent.

gliederung sehr schwer zur Anschauung zu bringen. Man unterscheidet an ihnen einen Hauptteil, zu dem die Vasa deferentia gehen, und einen Anhang.

Die Hauptteile sind, in Anbetracht der Kleinheit der andern Organe, 2 ziemlich dicke Schläuche, die in ihrem hintern Drittel aneinander liegen. Sie zeigen einige Auftreibungen oder Wülste und endigen vorn in Gestalt einer fadenförmigen, weißen oder durchscheinenden Röhre henkelartig so, daß ihr freies Ende an der Außenseite des Apparats liegt. Stärkere Vergrößerung läßt hier 2 ringartige Bändchen erkennen, die kontraktil zu sein scheinen. An der Stelle, wo sie zusammengehen oder aneinander haften, sind sie merklich aufgeblasen, und die durchsichtige Hülle läßt eine gelbe Farbe des Innern erkennen. Sie enden hinten in Form eines Blindsackes, der schwer zur Darstellung zu bringen ist.

Die akzessorischen Drüsen erscheinen im Vergleich zu den vorhergehenden rudimentär. Jede von ihnen ist ein feiner, fadenförmiger Schlauch, der kolbenförmig umgebogen ist und seitlich zu dem Ursprunge des Blindsackes des Hauptteiles der Vesicula seminalis geht.

Ductus ejaculatorius (Canal éjaculateur). — (Wurde von DUFOUR nicht aufgefunden.)

Penis (Verge). — Hinter und unterhalb einer Gruppe von 4 kurzen Anhängen, wie sie anfangs für das männliche Genitalende beschrieben worden sind, findet sich eine Öffnung, aus welcher die Copulationsorgane heraustreten müßten. Aber weder bei leisestem noch bei kräftigstem Druck gelang es, das Vorhandensein jener mehr oder weniger hornigen und festen Teile festzustellen, die allgemein bei den Insecten den Copulationsapparat darstellen, so daß *Osmylus* keinen solchen zu haben scheint. Ein mäßiger herausschreitender Druck bewirkt das Hervortreten von mehr oder weniger durchscheinenden Wülsten, welche augenscheinlich die Blindsäcke der Vesiculae seminalis sind, und die beim Nachlassen des Druckes wieder in den Körper zurücktreten. Bei stärkstem Drucke wird ein länglicher, biegsamer, weißlicher, anscheinend fleischiger Körper herausgedrückt, welcher der Penis zu sein scheint. Eine gefärbte oder lederartige Platte, die als Scheide desselben aufgefaßt werden könnte, ist mit der Lupe nicht zu sehen. Wenn eine solche vorhanden ist, ist sie vielleicht auch fleischig.

2. Eigenartiges Organ, nur beim Männchen vorhanden. — Am Ende der Bauchhöhle, unmittelbar unter dem Genitalapparat, aber ohne Verbindung mit ihm, liegt links und rechts vom Enddarm ein Organ mit vollkommen unbekannter Funktion. Dieses paarige Organ ist ein länglicher, platter Körper, welcher auf der Innenwand der letzten Abdominalsegmente liegt; das eine Ende ist stumpf, während das andere sich verschmälert und in der Umgebung des Afters befestigt ist. Genauere Betrachtung zeigt daran 1. eine innere, schwarze, durchscheinende Tasche von lederartiger Beschaffenheit, die zuweilen jederseits wie eine Schuhsohle leicht ausgeschweift ist; 2. eine äußere, weiche, fleischige Hülle, welche weißlich und kontraktil ist. Diese Hülle scheint mit der eingeschlossenen Tasche mehr oder weniger zusammenzuhängen; denn wenn man sie zerreißt, um diese zu erhalten, so löst sie sich leicht davon ab. In diesem

Falle erscheint die dunkle Färbung der Tasche, welche vorher durch die Haut abgeschwächt war, tiefschwarz, und ihre Oberfläche ist vollkommen gleichmäßig und glatt. Der Reichtum an Tracheen ist ein Maßstab für die physiologische Bedeutung dieser Organe . . .

3. Weiblicher Genitalapparat. — Ovarien. — Jedes derselben ist ein kegelförmig verlaufendes Bündel, das sich nach vorn in Gestalt von 10 vielkammerigen Eiröhren (*gaines ovigères*) verjüngt, dessen konvergierende Spitzen mit einem Aufhängebändchen von äußerster Feinheit enden. Es heftet sich, wie bei vielen andern Insecten, im Thorax fest. Der Hals des Ovariums ist gleichzeitig der Calyx und erweitert sich in dem Grade, in dem die Eier darin nach außen gehen.

Oviduct. — Dieser Kanal, welcher aus der Vereinigung der beiden Ovarialhalse hervorgeht, bildet kurz hinter seinem Ursprunge eine dickwandige Auftreibung, die nicht immer leicht festzustellen ist.

Kittdrüsen (*Glandes sébifiques*). — Von solchen ist ein Paar vorhanden. Sie befinden sich über der Auftreibung des Oviducts und liegen inmitten einer fettartigen, tracheenhaltigen Masse, von der sie sich äußerst schwierig isolieren lassen. Sie bestehen aus einem secretorischen Organ und einem ausführenden Gang.

Das secretorische Organ ist eine sehr kleine, fast kuglige oder eiförmige Blase von schwach rötlicher Farbe. Bei stärkerer Vergrößerung zeigt sich, daß sie aus einer innern Kapsel und einer fleischigen, ziemlich durchscheinenden Hülle besteht, die vielleicht kontraktile ist.

Der ausführende Gang ist ein bräunlicher Faden, dessen Stärke kaum den zehnten Teil der eines Haares erreicht. Er ist elastisch und läßt sich einrollen. Unter dem Mikroskop bemerkt man daran eine äußere Haut, derjenigen des secretorischen Organs sehr ähnlich, deren Fortsetzung sie ist. Der Gang mündet in den obern und hintern Teil des Oviducts. . .

Bursa copulatrix. — Sie liegt links und an der Seite des hintern Teiles des Oviducts. Sie stellt einen häutigen oder länglich blasenartigen Behälter dar, der mehr oder weniger aufgeblasen ist, je nach der Menge der von ihm eingeschlossenen Flüssigkeit. Er öffnet sich mit einem Hals in die Vagina, die nur eine Fortsetzung des Oviducts ist.

Ebenso eingehend und die Resultate DUFOUR's an *Osmylus* berücksichtigend sind die Untersuchungen HAGEN's (11) über diese Gattung (1852). Soweit sie den Genitalapparat betreffen, sind sie im Folgenden wiedergegeben:

„DUFOUR's Bemerkung, daß die Individuen mit Haken an den Vorderhüften Weibchen sind (RAMBUR hielt sie für Männchen), ist richtig; dagegen wird seine Vermutung, daß diese Haken bei der Begattung Stützpunkte dem Männchen gewähren, durch meine Beobachtung widerlegt.

Das Scrotum ist durch seine intensiv gelbe Farbe schon durch die Hautdecke sichtbar. Es liegt auf dem Darm, sein oberes Ende ungefähr wo der Magen aufhört. Zahlreiche Tracheen befestigen es, und ein starker Ast, von der Seitentrachee direkt kommend, geht zwischen dem Zipfel der Samenblase durch und dicht neben dem Vas deferens in das Scrotum hinein, um die Testikel zu versorgen. DUFOUR's Abbildung des Scrotums stimmt nicht genau mit der von mir beobachteten Form; doch sieht man

leicht, daß nur die Zeichnung etwas verfehlt ist. Auf der äußern Oberfläche des Scrotums finden wir dasselbe von den zwar getrennten, doch nahe beisammen liegenden Hoden angefüllt. Der weiße, gelbe Hode ist birnförmig und besteht aus etwa 20 kurzen, geraden, dicht nebeneinander liegenden Schläuchen, welche sich in einem Punkte, aus welchem das Vas deferens entspringt, vereinen. Die freien Enden der Schläuche bilden (getrennt, doch nahe beisammen liegend) die gegen den Kopf des Tieres gerichtete Spitze des Hodens.

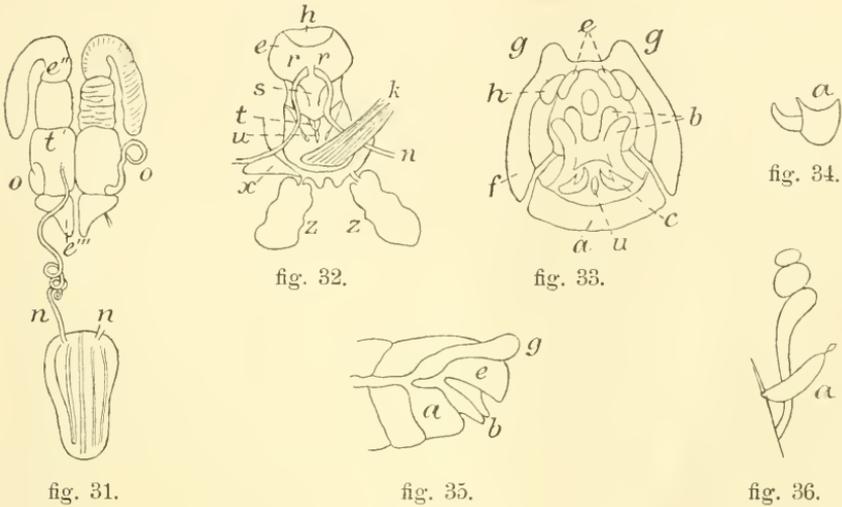


fig. 31.¹⁾ Männliche Geschlechtsteile, das Scrotum heruntergeklappt. *m* Scrotum. *n* Vas deferens mit seinen Krümmungen; geht hinter die Samenblase, die, um seinen Verlauf zu zeigen, durchsichtig gezeichnet ist. *l* Samenblase. *l'* Mittlerer Teil. *l''* Oberer Anhang. *l'''* Unterer Anhang. *o* Accessorische Drüse, auf einer Seite aufgerollt gezeichnet.

fig. 32. Männliche Geschlechtsteile, von der Leibeshöhle aus gezeichnet; der vordere Teil der Samenblase (*l'* aus Fig. 31 inseriert bei *p*) und das Scrotum sind entfernt. *l* Hinterer Teil der Samenblase. *s* Ductus ejaculatorius. *r* Mündung der Vasa deferentia neben einem kleinen, hornigen Halbmond. *n* Vasa deferentia. *k* Dickdarm. *t* Gespaltene Hornspitze des Penis. *u* Öffnung, durch welche der Penis austritt, jederseits eine hornige Platte. *z* Schuhsohlendrüse. *x* Der Beutel, der sie umgibt, abgezogen.

fig. 33. Äußere Bildung der Hinterleibsspitze des Männchens. *a* 8. Bauchschild. *u* Öffnung, durch welche der Penis austritt. *c* Fleischeriger Cylinder mit seitlicher Hornspitze. *b* Die stumpfen Hornkegel des 9. Bauchschildes. *d* After. *e* Die beiden Platten als Rudimente des letzten Rückenschildes. *f* Das vorhergehende, letzte, ungeteilte Rückenschild und *g* dessen stumpfe Hornkegel. *h* Die seitlichen weißen Buckel.

fig. 34. Die fleischigen Cylinder (Fig. 33 *c*) vergrößert: *a* ihre Hornspitze.

fig. 35. Seitliche Ansicht der Hinterleibsspitze des Männchens. Bezeichnungen wie in Fig. 33.

fig. 36. Ausstülpung der Scheide des Weibchens nach der Begattung: *a* die aufgerichtete Scheidenklappe.

1) HAGEN (11).

Das Vas deferens bildet noch im Scrotum eine einfache, neben dem Hoden liegende, weiße Schlinge, durchbohrt dann das hintere untere Ende des Scrotums und tritt jetzt als kräftiges, freies Gefäß in die Bauchhöhle. Anfangs gerade, bildet es dann 4 pfpropfenzieherartige Krümmungen, die erste von innen nach außen, die 3 andern umgekehrt, von außen nach innen gerichtet; dann schlägt es sich von außen um den Darm und geht unter dem dreieckigen Zipfel der Samenblase in die Höhe, macht eine doppelte Krümmung und inseriert in den später zu beschreibenden untern Anhang der Samenblasen. Die erste Hälfte des Vas deferens ist von einem feinen Fettnetz, dessen auch DUFOUR gedenkt, eng umgeben.

Es gelang, die merkwürdig und kompliziert gebauten Samenblasen genau zu ergründen. DUFOUR beschreibt nur ihren obern Teil. Es müssen zuvörderst, um die Beschreibung zu verdentlichen, an ihr zwei Teile unterschieden werden: die oben liegenden, eigentlichen Samenblasen und der unten liegende, gemeinschaftliche Ausführungsteil. Die eigentlichen Samenblasen fallen durch ihre bedeutende Größe bei der Öffnung des Tieres sogleich in die Augen und bilden 2 dicht nebeneinander liegende, pralle Schläuche, welche deutlich aus drei Partien zusammengesetzt sind und hinter dem untern Ende des Magens liegen. Die mittlere Partie bildet einen geraden, dicken Cylinder, etwa noch einmal so lang als breit, genau neben der entgegengesetzten Seite befestigt, weißlich, im Innern eine citronengelbe Färbung, welche durch seine weißen Wandungen durchschimmert. Die zweite Partie bildet eine nur wenig dünnere, viel längere, wurstförmige Schlinge, welche mit kurzer Abschnürung an das obere Ende der Cylinder befestigt ist. Sie liegt lose neben dem der entgegengesetzten Seite, ist weiß von Farbe, ihre sackartig geschlossene Spitzenhälfte nach außen umgebogen. Die dritte Partie bildet einen kleinen dreieckigen Sack (cul de sac, DUFOUR) mit stumpfen Spitzen und etwas eingebogener Außenseite. Er inseriert am untern Ende der Cylinder, ist weiß und gleichfalls lose neben dem entsprechenden der andern Seite liegend. Diese 3 Partien bilden die eigentlichen Samenblasen, die bei ihrer Öffnung quergefaltet zusammensinken. Ihr Inneres bildet eine durch alle drei Partien fortlaufende, hohle Röhre, in welcher ein durchsichtiger, gallertartiger Cylinder steckt. Seine äußern Konturen sind wenig bestimmt, so daß er nur aus Gallerte (die zahlreiche Haarbüschel von Spermatozoen ähnlich denen der Lepidopteren nahe beisammen liegend und bewegungslos enthält) gebildet scheint.

Eine kleine, accessorische Drüse findet sich an dem untern Ende der mittlern Partie, etwas nach außen, fest angekapselt, ein kurzer und enger Schlauch mit blindem Ende und etwas erweitertem Ursprunge, eng ineinandergerollt. Es sind dies die *vésicules accessoires* DUFOUR's.

Der untere oder Ausführungsteil ist nur in einfacher Zahl vorhanden und unter der mittlern Partie der Samenblasen gelegen. Er ist weiß, birnförmig, breit, oben abgestutzt und mit der mittlern Partie der Samenblasen verbunden, nach unten sich rasch verengend und in einen kurzen Ausführungsgang mündend. Oberhalb desselben auf der vordern Seite gehen in denselben, nahe beisammen und durch eine kleine, halbmondförmige Hornleiste gestützt, die Enden der Vasa deferentia. Es kriecht

also das Ende des Vas deferens zwischen den Samenblasen und ihrem Ausführungstheil etwas von unten in die Höhe, ehe es seine Insertionsstelle erreicht.

Den Ausführungsgang der Samenblase umgibt ein Hautcylinder, der zu einer etwas weiter gegen das Schwanzende des Tieres hin gelegenen Längsspalte geht. In diesem Cylinder sitzt der häutige Penis, dessen unten gespaltene Spitze 2 dreieckige Hornplatten decken. Der Penis kann durch die Längsspalte hervorgeschoben werden, um durch die Spitzenspalte den Samen in die weiblichen Geschlechtstheile zu übertragen. Da bei der Begattung die Geschlechtstheile der Thiere nahe bei einander lagen, so habe ich übrigens die Emissio des Penis nicht gesehen. Auch nach der Begattung war er augenblicklich in den Leib zurückgetreten. Daß er jedoch während des Akts recht weit herausgeschoben wird, beweist die bedeutende Scheidenausstülpung des Weibchens, welche unbezweifelt beim Herausziehen des Penis durch die divergierenden Spitzen der Hornplatten, welche die Eichel bedecken, bewirkt wird.

Die Beschreibung der äußern Geschlechtsteile bei DUFOUR ist richtig, ihre Abbildungen dagegen sehr unrichtig und verfehlt. Das 8. Bauchschild bildet eine vorn gerade abgeschnittene Klappe, welche auf dem 9. Schilde, das jederseits in 2 nahe hintereinanderstehende, kurze und stumpfe Hornspitzen oder Hornkegel ausläuft, aufliegt. In der Verbindungshaut zwischen dem 8. und 9. Schilde findet sich die Öffnung der Geschlechtsteile. Zwischen jenen Hornkegeln des 9. Gliedes und etwas über demselben, jederseits durch 2 lange, dreieckige Hornplatten geschützt (beide bilden das letzte Rückenschild oder vielmehr die gespaltenen Rudimente desselben), liegt der After. Oberhalb dieser Platten folgt das letzte, ungeteilte Rückenschild, an der Spitze mit 2 stumpfen Hornkegeln versehen. Heben wir das 8. Bauchschild auf, um die Geschlechtsöffnung zu untersuchen, so zeigt sich hier ein eigentümliches, neues Organ. Tief in der Verbindungshaut findet sich die kleine Längsspalte zum Austritte des Penis. Jederseits von ihr liegt ein kleiner, fleischiger Cylinder, dessen Spitze eine scharfe Hornplatte deckt. An seiner innern Seite beweglich angefügt, steht eine weiße, fleischige Spitze, einem nach außen gekrümmten Finger zu vergleichen. Der ganze Apparat kann durch kleine Muskeln nach außen bewegt werden und dient sehr wahrscheinlich zur Öffnung der beiden Hornplatten, welche den Eingang in die Scheide des Weibchens bedecken.

Noch muß ich eines Organs erwähnen, welches ganz übersehen zu sein scheint. Es sitzt nämlich auf der Außenseite jener dreieckigen Hornplatten, welche den After seitlich schützen, ein kleiner, halbkugliger Buckel, der durch seine Farbe und stärkere Behaarung sehr deutlich von seiner Umgebung absticht. Ich möchte ihn für ein Überbleibsel der in der Larve vorhandenen Hakenröhren erklären. Was er bei der Imago für eine Rolle spielt, weiß ich nicht; doch bildet er den letzten Punkt, bis zu welchem ich den Ausführungsgang zweier gleich zu erwähnenden Drüsen verfolgen konnte. DUFOUR beschreibt dieselben als „organe insolite exclusivement propre à l'Osmyle mâle“; doch ist seine Beschreibung und besonders seine Abbildung nicht ganz richtig.

Ganz in der Spitze des Hinterleibes liegt jederseits ein platter, länglicher Körper. Äußerlich umgibt ihn lose ein weißer, häutiger Beutel, der sich an die Innenseite jener dreieckigen Hornplatten vollständig anheftet. Spaltet man den Sack, so schlüpft eine breite, tief sammetschwarze Platte hervor, die DUFOUR passend mit einer Schuhsohle vergleicht. Aus ihrem schmalen Ende geht ein sehr kurzer, schwarzer Ausführungsgang, welcher in der Nähe jener weißen Buckel und außen neben den beiden Hornkegeln des Rückenschildes angeheftet scheint. Seine äußere Mündung konnte ich nicht sehen; doch habe ich auf das Bestimmteste nachweisen können, daß weder ein Zusammenhang mit den Geschlechtsteilen noch mit dem Dickdarm stattfindet. Mündet der Ausführungsgang in die Leibeshöhle, so habe ich wenigstens sein Ende (eine klare Röhre schien die Fortsetzung der sehr kurzen, schwarzen zu bilden) nicht verfolgen können. Noch merkwürdiger ist der Bau der Schuhsohle selbst. Von außen umgibt die sammetschwarze Fläche eine leichte, sehr feinkörnige, weiße Schicht, die ich für Fett halte. Öffnet man die Schuhsohle, so bilden ihre beiden dicht aufeinander liegenden, ziemlich dicken Wände eine Tasche. Die äußere Bekleidung bildet eine strukturlose Membran. Die ganze innere Wand ist eine Haut mit sehr dicht gestellten Zotten versehen, die relativ lang, innen hohl und jede einzeln in eine scharf begrenzte, sternförmige, schwarze Narbe des Gewebes eingefügt sind. Die Zotten endigen spitz. Wozu diese Organe dienen, ist mir vollständig unklar. DUFOUR vermutet, daß vielleicht das Männchen die gelegten Eier anhefte und dazu die beschriebenen Organe brauche; ich habe jedoch durch direkte Beobachtung dargetan, daß das Männchen keinen Anteil an dem Akt nimmt. . . .

DUFOUR's Beschreibung und Abbildung (der weiblichen Organe) sind genau und vollständig. Die Eierstöcke bilden schlanke Spindeln aus etwa 10 Eiröhren, deren convergierende Spitzen im Thorax befestigt scheinen. Der untere Theil ist seitlich durch starke Ligamente an die Bauchwand befestigt. Beide Eierstöcke vereinen sich durch einen kurzen Hals zu einem festen Eileiter, auf dessen etwas erweitertem Anfang je 2 merkwürdige Drüsen aufsitzen. Eine kleine, eiförmige, etwas platte Blase mündet durch einen langen, sehr dünnen und festen, spiralförmigen Faden in den Eileiter. Faden und Blase sind bräunlich und mit einem weißlichen Überzug bedeckt, der dem Fettnetz des Vas deferens sehr ähnlich sieht. Der Faden ist elastisch wie eine Uhrfeder. Seitlich und hinter dem Eileiter liegt die starke Begattungstasche, deren Ausstülpung bei der Begattung oben erwähnt ist. Es mündet der Eileiter nach Aufnahme der Begattungstasche als Scheide zwischen den unter der Spitze des Hinterleibes liegenden länglichen Platten, deren Spitze einen einfachen Scheidentaster trägt. Starke, auf ihrer Rückseite liegende Muskeln richten sie fast senkrecht auf, wenn die ausgestülpte Begattungstasche zwischen ihnen hervorragt. Hinter denselben an der Spitze des Leibes mündet der After. Neben dem After findet sich beim Weibchen wie beim Männchen jener scharf markierte, weiße, halbkuglige Buckel.

Die Eiröhren sind bis gegen die Spitze hin mit einer einfachen Reihe von Eiern in abnehmender Größe erfüllt. Die oberste, feine Spitze der Eiröhren wird durch eine feine, strukturlose Membran gebildet, in der

ich freie Keimbläschen nicht zu unterscheiden vermochte. Wo sich die ersten Eier zeigen, gewinnt die Wand der Eiröhren ein drüsiges Ansehen.“

In einer Arbeit BRAUER's (13) aus dem Jahre 1854 finden wir eine kurze, übersichtliche Zusammenstellung der bis zu dieser Zeit an Neuropteren bekannten anatomischen Verhältnisse und also auch der des Genitalapparats derselben. Dazu gibt der Verfasser Beschreibungen dieses Organ-systems von *Mantispa*, *Drepanopteryx* und *Myrmeleon*:

„*Mantispa pagana* F. — Männliche Genitalien. — Die Hoden liegen im 4. Hinterleibsring und sind von ovaler Form, nicht groß und orange-gelb. Sie bestehen im Innern aus mehreren Säckchen, die sich beim Zerdrücken des Hodens fächerförmig entfalten. Die Samenleiter sind sehr fein und lang, laufen aber fast gerade bis zur Samenblase. Diese läuft nach vorn in zwei längliche Zipfel aus, die am Ende je ein kleineres Bläschen abschnüren, das nach außen gebogen ist. In der Ebene, in der die Samenleiter einmünden, wird die Samenblase einfach und zeigt nur eine mittlere Furche zwischen zwei kugeligen Erhöhungen. Nach hinten läuft sie wieder in zwei eingebogene Zipfel aus, zwischen welchen wie bei *Myrmeleon* der Ductus ejaculatorius läuft. Im Ganzen zeigt sich in der Samenblase eine Ähnlichkeit mit *Rhaphidia*. Ihre Farbe ist weißgelb.

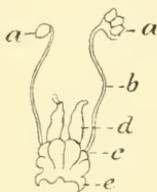


fig. 3.



fig. 4'.



fig. 5.

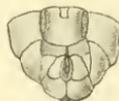


fig. 6.

fig. 3.) Genitalien des Männchens. a Hoden. b Samenleiter. c Samenblase. d Vorderer, paariger Teil. e Hinterer Zipfel.

fig. 4'.) Receptaculum seminis. a Receptaculum. b Ausführungsgang mit blasiger Anschwellung.

fig. 5. Hinterleibsspitze des Weibchens, von der Seite.

fig. 6. Dieselbe von unten gesehen.

Weibliche Genitalien. — Die Ovarien bestehen aus einer ungeheuren Menge Eiröhren. Die Eileiter spalten sich in mehrere Äste (3?), die sich wieder in die Zweige teilen (9 oder 10?), auf welchen die Eileiter kammförmig aneinander gereiht sind. Im Vergleich mit *Myrmeleon* sind also hier eigentlich mehrere kammförmige Ovarien zusammengetreten und bilden so ein büschelförmiges Ovarium, das an der Oberfläche Furchen zeigt, die die Zahl der Kämme von Eiernröhren andeuten. Die Eikeime sind

1) BRAUER (13).

länglich, fast cylindrisch und am vordern Ende mit einem kleinen Knöpfchen von runder Gestalt versehen. Sie sind sehr klein, ungefähr $\frac{1}{2}$ mm lang. Das Ovarium ist von rötlich-gelber Farbe. . . . Die Eileiter sind übrigens kurz und vereinen sich zu einem nicht viel breitem Eiergang, der jedoch länger ist als die Eileiter. Das Receptaculum seminis ist groß, halbkreisförmig, mit zwei cylindrischen Zipfeln endigend. Der Ausführungsgang läuft anfangs fast gerade, dann aber im Zickzack um den Dickdarm, und hat vor seinem Ende, welches sehr fein ist, eine große, bläschenförmige Anschwellung, die jener bei *Chrysopa* nach LOEW am Ductus ejaculatorius vorkommenden sehr ähnlich geformt ist. Vielleicht ist nur letztere das Receptaculum und die vordere Blase ein Schleimgefäß für die Stiele der Eier, da ich kein anderes accessorisches Organ fand. Der Inhalt ist orangefarben. Der Ausführungsgang mündet am Ende des Eiergangs in denselben.

Drepanopteryx phalaenoides L. — Weibliche Genitalien. — Diese erinnern an den Bau derselben bei *Mantispa*. Die kurzen Eileiter teilen sich in mehrere (3?), aus kammförmig gestellten Eierröhren bestehende Büschel. Die Eierröhren enthalten drei größere und mehrere kleinere Keime von ovaler, länglicher Form, am obern Ende mit einem Knöpfchen versehen. Die Büschel werden von zahlreichen Tracheen durchsetzt und umzogen und sind nebst diesen von den Endfäden der Eierröhren je zu einem spindelförmigen Ovarium vereinigt. Mit den Fäden der Eierröhren vereinigen sich auch die zum Eierstock gehenden Tracheenzweige, bis zuletzt der Tracheenhauptstamm (einer auf jeder Seite) mit dem Endfaden sämtlicher Eierröhren zum Schlundende gelangt, von wo aus ich den Faden nicht weiter verfolgen konnte. Die Eileiter vereinen sich zu einem kurzen, breiten Eiergang. Das Receptaculum seminis ist meiner Untersuchung an einem Weibchen entgangen. — Wahrscheinlich sind die in allem so verwandten *Hemicrobius*-Arten nach ähnlichem Typus gebaut.

Formicaleo (*Myrmeleon* aut.) *tetragrammicus* PILLAS. — Männliche Genitalien. — Die Hoden liegen am Anfang des 4. Hinterleibssegments, sind oval und von zitronengelber Farbe. Sie enthalten mehrere (6) Säckchen, die von oben nach außen und unten in Spiralförmigkeit aneinander gereiht sind. Die Samenleiter haben an ihrem Austritt am obern Ende eine kleine, bläschenartige Erweiterung, sind dann fein und lang und laufen bis zum 7. Segment. Die Samenblase ist groß und läuft nach vorn in zwei dicke, abgerundete, am Innenrand eingekerbte Teile aus. Die Vereinigung derselben liegt in der Ebene, in der die Samenleiter seitwärts einmünden. Vor dem Eintritt erweitern sich die Samenleiter. Hinter ihrer Einmündungsstelle biegt sich ein zipfelförmiger Teil der Samenblase in Hufeisenform (einer auf jeder Seite) nach außen und dann neben dem Ductus ejaculatorius nach rückwärts und innen. Der Ductus ejaculatorius ist ziemlich weit, aber kurz. Der Penis besteht aus einem dickern, weichen Grundtheil und zwei gegeneinander gebogenen, langen Hornkräten, die am Innenrand mit einem Zahn bewaffnet sind.

Weibliche Genitalien. — Die Ovarien sind kammförmig und zeigen je 10 Eierröhren mit 3 größern und 2 kleinern Eikeimen von anscheinend gleicher Entwicklung in jeder Eierröhre. Die Eileiter sind kurz, aber

weit. Der Eiergang ist etwas länger und wenig weiter als ein Eileiter. Das ganze Ovarium ist von weißer Farbe.“



fig. 9.

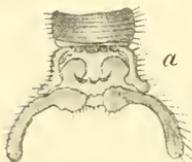


fig. V.



fig. IV.

fig. 9. 1) *a* Hoden. *b* Samenleiter. *c* Blase von der Rückseite gesehen. *d* Ductus ejaculatorius und Penis, mit seinen Muskeln hervorgezogen.

fig. IV. Männlicher Geschlechtsapparat von *Ascalaphus* [BRAUER (12)].

fig. V. Abdominalende von *Ascalaphus*.

In einer andern Abhandlung aus demselben Jahre bringt BRAUER (12) eine Beschreibung der Geschlechtsorgane von *Ascalaphus italicus*:

Männliche Zeugungsteile. — Die Hoden liegen im 4. Hinterleibssegment, sind nierenförmig und von rostgelber Farbe. Sie enthalten mehrere (6?) die Spermatozoen einschließende Säckchen, welche sich innerhalb der umhüllenden Membran zu einem Ausführungsgang vereinigen, welcher am hintern Ende in den Samenleiter übergeht. Dieser ist anfangs ziemlich fein und lang, erweitert sich am Ende stark und geht in die sogenannte Samenblase über. Er enthält etwas dunkler gefärbte Spermatozoen. Die Samenblase ist ziemlich groß, mit zwei vordern, mittlern und hintern bläschenförmigen Anhängen. Die Verbindung der einzelnen Bläschen geschieht durch kleine Kanäle; doch ist mir eine Vereinigung zu einem Ausführungsgang nicht genau darzustellen gelungen. Von den Anhängen sind die vordern kuglig mit etwas abgeplatteten Seiten, die mittlern und hintern sackförmig, oval. Die Vorderecken der Samenblasen sind ebenfalls blasenartig erweitert. — Über die vordern Anhänge läuft nach vorn und innen ein feines Gefäß, das sich dann nach hinten umbiegt und wahrscheinlich mit demselben der andern Seite zum Ductus ejaculatorius wird, der zwischen den hintern Anhängen sichtbar wird. Der

1) BRAUER (13), Formicaleo.

Penis ist breit, flach und endigt in zwei aus- und vorwärts gebogene, hornige Häkchen. Die ihn bewegenden Muskeln haften in den kleinen Höckern an der Seite des vorletzten Segments, seitwärts von den Haltzangen, zwischen welchen der Penis hervortritt. Er ist leicht zu sehen, wenn man die obere Hornplatte desselben Leibringes entfernt.

Weibliche Zeugungsteile. — Die Ovarien sind kammförmig, doch dadurch von *Chrysope* verschieden, daß die Eiterröhren immer paarig gestellt sind. Ich zählte deren 10 an jedem Ovarium, und jede Eiröhre enthält wieder 4 allmählich kleiner werdende, ovale Eikerne von weiß- oder rötlich-gelber Farbe. Nach vorn läuft jede Eiröhre in einen dünnen Faden aus. Zuletzt scheinen sich diese wie bei *Chrysope* zu vereinen, was ich jedoch nicht weiter verfolgen konnte, und legen sich an das hintere Schlundende an. Die Eileiter sind ziemlich dick und vereinigen sich bald über dem Dickdarm zum gemeinschaftlichen, dickern Eiergang.“

Ebenfalls über *Ascalaphus (meridionalis)* berichtet DUFOUR (14) 1860: „Der männliche *Ascalaphus* unterscheidet sich vom weiblichen äußerlich dadurch, daß er am Ende des Abdomens einen Anhang in Gestalt einer Gabel besitzt, der bei der Copulation in Tätigkeit tritt. Die voneinander getrennten Hoden sind am Grunde der Bauchhöhle befestigt. Jeder von ihnen stellt eine länglich-eiförmige, weiße Drüse dar; unter seiner Hülle bildet er eine aus den eiförmigen Samenkapseln bestehende, zusammengedrängte und maulbeerförmige Spitze. Das Vas deferens ist viermal so lang als der Hoden und haarfein. Die Vesiculae seminales bilden zwei gerundete, ziemlich stark ineinander gewickelte, eiförmige Säcke. — Die Ovarien bestehen aus je einem Bündel von zehn vielkammerigen Eiröhren. Diese vereinigen sich hinten zu einem Kelch. Beide Kelche vereinigen sich zum Oviduct, in dessen Dorsalteil vorn die Bursa copulatrix mündet. Hinten findet sich eine paarige Anhangsdrüse.“

MCLACHLAN (15) gibt 1868 in einer systematischen Arbeit über englische Neuropteren unterscheidende Merkmale, die sich bei einer Anzahl von Formen auch auf das Abdominalende und die Genitalanhänge beziehen:

„*Sialis lutaria* L. — „Abdominalende beim Männchen oben einen fleischigen Lappen bildend, in dem sich ein hohler Raum mit einer Verlängerung in der Mitte befindet. Von diesem Lappen entspringen zwei gekrümmte, zylindrische, durchscheinende Anhänge, welche selten zu sehen sind, wenn man nicht auf das Abdomen des lebenden Insects einen Druck ausübt. Ventralklappe groß und abgestumpft.“

Sialis fuliginosa P. — „Abdominalende beim Männchen oben mit einem schmalen, fleischigen Lappen, mit einem eiförmigen Hohlraum in der Mitte. Die von diesem Lappen ausgehenden Anhänge sind an der Spitze dicker. Ventralklappe bedeutend kleiner, dreieckig, am Ende etwas zugespitzt.“

Rhaphidia (Gattung im allgemeinen). — „Die letzten Ventralsegmente sind am männlichen Abdomen längsgespalten wegen der Insertion des Penis, der gewöhnlich breit und abgeflacht ist. Die Seitenränder dieser Segmente sind meist verdickt und mit Haken versehen. Das Weibchen ist mit einer sehr langen und biegsamen Legröhre bewaffnet, die aus zwei quergestreiften Teilen besteht und mit zwei kleinen Papillen endigt.“

Rhaphidia notata F. — „Vorletztes Segment des Männchens verschmälert, oben in der hinteren Mitte ausgeschnitten, an den Seiten sehr schräg, unten in zwei verdickte Basalstücke endend. In dem durch die abstehenden Ventralränder gebildeten offenen Raum dieses Segments ist jederseits ein dickes, gelbes Gebilde eingefügt, das vor der Spitze, die innerhalb eines eingebogenen Hakens gelegen ist, stark ausgedehnt ist. Penis breit, am Ende zugespitzt, mit einer vertieften Rinne in der Mitte. Über den vorher erwähnten beiden Haken befinden sich zwei bedeutend längere, ebenfalls nach innen gerichtete. . . . Oben endigt das Abdomen in Form einer behaarten Klappe, die unten konkav und scharf nach außen gerichtet ist und von der Seite betrachtet dreieckig aussieht. Beim Weibchen ist das letzte Segment breit abgerundet, die Seiten sehr schräg.“

Auch für andere Arten von *Rhaphidia* werden mit Rücksicht auf das Abdominalende Unterschiede gegeben.

Sisyra. — „Abdomen kurz, mäßig gedrunge, beim Männchen am Ende mit zwei einfachen hornigen Anhängen versehen. Beim Weibchen findet sich eine kurze Legeröhre, die (nach dem Tode) nach außen ragt.“ Für die 3 beschriebenen Arten sind dann die besondern Merkmale angegeben.

Micromus. — „Abdomen kurz, beim Männchen schlank, beim Weibchen mehr gedrunge. Abdominalende des Männchens mit einer konkaven Ventralplatte, in welcher zwei hornige, gebogene, nadelförmige Anhänge gelegen sind.“ Es folgen die Unterschiede dieser Teile bei 3 Arten.

Hemerobius. — „Abdomen kurz, beim Männchen gewöhnlich mit einem Paar Anhängen versehen, welche meist gegabelt sind. Abdominalende beim Weibchen meist stumpf, zuweilen aber mit sichtbarem Bohrer.“ Auch hier sind bei einzelnen Arten die besondern Eigentümlichkeiten hervorgehoben.

Megalomus. — „Die Anhänge des Männchens ragen nicht hervor. Es sieht aus, als läge am Ende des Abdomens eine breite, abgerundete Dorsal- und Ventralplatte.“

Von den *Chrysopa*-Arten wird nur Färbung und Behaarung des Abdominalendes berücksichtigt.

Zwischen dieser Zeit, in welcher die Kenntnis der Anatomie des Neuropterenkörpers so bedeutend gefördert wurde, und der Jetztzeit liegt ein langer Zwischenraum, in welchem systematische Arbeiten über Neuropteren vorherrschen. Erst wieder in den Untersuchungen von GROSS (16) 1903 über die Ovarien der Insecten finden wir den Bau dieser Organe von *Sialis* und *Chrysopa* dargestellt.

Trotz der eingehenden Beschreibungen der innern Genitalorgane vieler Neuropteren und des Zusammenhanges der einzelnen Teile ist eine genauere Einsicht in dieser Beziehung nur durch Untersuchung der histologischen Verhältnisse möglich. Die folgenden Darstellungen sollen hierzu einen Beitrag liefern.

Männlicher Genitalapparat.

1. *Sialis lutaria* L.¹⁾

Das Abdomen von *Sialis* besteht aus 10 Segmenten, von denen die ersten 8 einen gleichartigen Bau haben, während das 9. in den Dienst des Genitalapparats tritt und mit besondern Anhängen versehen ist. Das 10., kleinste Segment enthält die Mündung des Enddarmes. Den größten Teil des Innenraumes der ersten 5—6 Segmente nimmt eine Höhlung ein, welche von einer dünnen Haut ausgekleidet ist und den Darm ganz auf die Ventralseite des Abdomens drängt, auf dessen Sternalteil die 6 Ganglien liegen. Das 5. und 6. derselben, von denen das letztere das größte ist, liegen dicht hintereinander im 5. Abdominalsegment.

Im 6. oder zum Teil noch im vorhergehenden Hinterleibsabschnitt liegt der männliche Hoden (Schema Taf. 25, Fig. 1 *t*), meist hinter dem eben erwähnten Hohlraum oder seitlich davon. Er wird von einer nicht sehr dicken Fettkörperlage (Taf. 25, Fig. 2 *ad*) eingeschlossen, die von der übrigen Fettkörpermasse deutlich abgegrenzt ist, zwischen die einzelnen Follikel dringt und zahlreiche Tracheen (*tr*) enthält. Die Lage des Hodens im Segment ist nicht immer eine beständige; bei manchen Individuen liegt das Organ dorsal, bei andern mehr ventral; mitunter hat der eine Hoden diese, der andere jene Lagerung. Auch die Zahl seiner Follikel ist wechselnd; in den meisten Fällen sind es deren 6, mehr oder weniger einzeln hintereinander oder gehäuft liegend. Jeder Follikel (Längsschnitt Fig. 2) ist von einer dünnen Haut (*f*) mit platten Kernen umgeben, innerhalb welcher ein Belag von größern Zellen (*e*) liegt. Ihre Gestalt ist am deutlichsten an den Follikelmündungen und deren Übergang in das Vas deferens zu erkennen, wo die Wand aus Zellen ohne scharfe Umgrenzung, mit unregelmäßig länglichen, an den Enden abgerundeten oder zugespitzten Kernen, besteht. Nach dem Grunde der Hodenfollikel hin verschwinden diese Elemente, und an ihrer Stelle sieht man Spermatozoenbündel (*s*), welche, in eiförmigen Gruppen dicht beisammen liegend, den ganzen Hohlraum erfüllen. Jeder Follikel enthält also 3 Arten von Elementen: Wandständige

1) Vgl. DEGEER (1), p. 377; SUCKOW (2), p. 379; BURMEISTER (4), p. 379; FREY-LEUCKART (7), p. 380; v. SIEBOLD (8), p. 380; LÖW (10), p. 381; McLACHLAN (15), p. 396.

Zellen mit großen Kernen, Spermatozoenbündel und, ganz im Grunde, einzelne Spermatozoen, diese aber auch dicht beieinander.

Die Hodenfollikel münden, wie der erwähnte Längsschnitt Fig. 2 zeigt, in einen geräumigen Calyx (*cl*), dessen Wandung, wie bemerkt, ebenfalls aus einer dünnen Außenhaut besteht, die innen von einer Schicht von Zellen ausgekleidet ist, wie sie im Mündungsteile der Follikel auftreten, während sich außen eine gesonderte Fettkörperschicht befindet, die Fortsetzung derjenigen des Hodens.

Die Vasa deferentia (Schema Fig. 1 *Vd*), welche aus den Calyces hervorgehen, steigen, indem sie allmählich auf $\frac{1}{3}$ ihres Durchmessers am Ursprung zurückgehen, jederseits im Abdomen zur Dorsalseite desselben und gehen bis in sein 7. Segment. Ihr Querschnitt Fig. 3 zeigt, daß die Wand außen etwas gekantet, innen in schmale Längsfalten gelegt ist. Die Kerne sind ähnlich denen des Calyx, nur kleiner. Die Basis der Zellen des Vas deferens ist dicht mit einem sehr feinkörnigen, goldbraunen Pigment angefüllt, welches bereits in der Wand des Calyx allmählich auftritt, im weiteren Verlaufe der Vasa aber so dicht ist, daß es die Kerne fast verdeckt. — Im Dorsalteile des 7. Segments erweitert sich ihr Lumen schnell, was indessen von ihrer mehr oder weniger starken Anfüllung mit Spermatozoenbündeln abhängig ist. Dabei wenden sie sich ventral zurück, sich gleichzeitig median bis fast zur Berührung nähernd und schwellen plötzlich zu je einer runden, dicht mit Spermatozoen angefüllten Vesicula seminalis.

Diese hängt wie eine Retorte an jedem Gange (Schema Fig. 1 *Vs*: Längsschnitt Fig. 4 *Vs*). Ihre Wandung ist innen glatt, ebenfalls stark pigmentiert, aber dünner als die des Vas deferens, die Zellkerne mehr gerundet.

Der Körper der Vesicula seminalis ist nun in eine vor derselben liegende, eiförmige Drüse (Schema Fig. 1 *B* und Längsschnitt Fig. 4 *B*), und zwar in deren der Medianebene genäherten Teil, so eingestülpt, daß die Wandungen beider Organe ohne Zwischenraum dicht aneinander liegen. Die dicke Wand der Drüse besteht aus cylindrischen Zellen mit eiförmigen Kernen; dort aber, wo sie der Vesicula seminalis anliegt, ist sie dünn und setzt sich aus kubischen Zellen mit ebensolchen Kernen zusammen, ist also ähnlich der Wandung der Vesicula seminalis an dieser Stelle (Fig. 4 *a*).

Vor dieser Drüse liegt, wie der Längsschnitt Fig. 4 (Schema Fig. 1 *A*) ebenfalls zeigt, eine zweite, kleinere Anhangsdrüse *A* so dicht, daß sie äußerlich nur wie eine Abschnürung der andern aus-

sieht. Ihre Zellen und Kerne haben auch eine ähnliche Gestalt. Ihr Secret aber färbt sich mit Hämatoxylin gar nicht, mit Pikrofuchsin gelb und nur ganz wenig rot, während das der dahinter liegenden größern Drüse erstern Farbstoff annimmt und durch den letztern dunkelrot wird. Wo beide Räume aneinander stoßen, wird ihre Wand nach deren Mitte hin immer dünner, bis sie dort nur noch eine ganz dünne Membran ohne Kerne darstellt, die häufig eingerissen erscheint (Fig. 4 *b*).

Alle 3 Organe werden von der auch Hoden und Vas deferens umgebenden dünnen Außenhülle (Fig. 4 *t*) gemeinschaftlich, nicht gesondert, überzogen.

Das gilt auch von einem sich nun anschließenden Organ (Schema Fig. 1 *C*), das um den lateralen Teil der Vesicula seminalis herum liegt und mit den dadurch entstehenden Zipfeln bis zu der eiförmigen Drüse reicht (vgl. Fig. 4 *C*). Sie ist dickwandig und besteht aus cylindrischen Zellen mit eiförmigen Kernen. Dadurch, daß erstere flammenartig geschwungen aussehen und sich mit den Enden durcheinander schieben, liegen auf Schnitten der dickern Stellen stets mehrere Kerne in einer Schicht. Das Drüsensecret färbt sich mit Pikrofuchsin gelb bis gelbrot. Ganz eigenartig ist die Form dieses Organs sowohl innen als außen, wie es die 4 Längsschnitte Fig. 5, 6, 7, 8 in der Reihenfolge von der Seite nach der Mittelebene hin verdeutlichen. Der Außenraum *V* ist die Stelle, wo die Vesicula seminalis eingebettet liegt. Es entstehen dadurch in der Mediana des Organs 2 flügelartige Fortsätze desselben mit schlitzzartigem Lumen (*a*). Ebenso liegen ganz lateral 2 breite Zipfel (Querschnitt Fig. 5 *b*), mit schmalem, innerm Hohlraume, die zunächst zu einem verschmelzen (Fig. 6 *b + b*) und sich dann mit dem Hauptraume der Drüse vereinigen. Die Dorsalseite der Drüse zeigt ferner einen charakteristischen Ausschnitt (Schema Fig. 1 *c*; Längsschnitt Fig. 6, 7 und 8 *e*), welcher median an diesem Organ am tiefsten geht. Die nach innen liegende Einstülpung (*d*), welche dadurch hervorgerufen wird, ist inwendig ebenso wie die ihr benachbarten Teile mit einer ziemlich starken Schicht von gelbem Chitin überzogen¹⁾ und bildet gewissermaßen den Stützpunkt für eine Wand, welche sich, wie Fig. 6 bei *d* zeigt, durch den lateralen Teil des Organs erstreckt und dadurch 2 dickwandige Kammern (Fig. 5 *f* und *g*) bildet. Diese Wand verschwindet etwas weiter nach innen (Fig. 6

1) Löw (10), p. 381.

zeigt bei *h* ihren Rest), und das Lumen ist nun ein einziger Hohlraum, welcher aber weiter medianwärts von einer zweiten Falte, (Fig. 7 *î*), die ebenfalls von jener Einstülpung (*d*) ausgeht, durchzogen ist, so daß die Kammer *k* in Fig. 7 und 8 abgetrennt wird. Ganz median endlich befindet sich eine dritte Kammer (Fig. 8 *l*), welche dorsal über der Mündung (Fig. 8 bei *m*) dieses eigenartig gebauten Organs liegt und ganz von Chitin ausgekleidet ist¹⁾, so daß dieses also 3 solcher Divertikel besitzt.

Der knieförmig gebogene Ausführungsgang dieser Drüse führt nun weiter zu einem in Segment 9 des Abdomens gelegenen Drüsenraum (Schema Fig. 1 *D*), dessen starke Wandung und Secret derjenigen des zuvor beschriebenen Organs sehr ähnlich ist. Stellenweise ist die Verdickung der Wand, besonders der Außenwand, sehr bedeutend. Die eigentümliche Gestalt dieses Teiles zeigt der Längsschnitt Taf. 26, Fig. 29, welcher mit einem Querschnitt des Drüsenpaares Fig. 30 in Vergleich zu bringen ist. Wie letzterer erkennen läßt, liegen beide mit ihren dünnen Medianwänden fast nebeneinander. Man kann an jeder Drüse 3 Abteilungen unterscheiden, die aber äußerlich nicht zu erkennen sind. Der obere, nach dem Körperende zu hingebogene Abschnitt (Längsschnitt Fig. 29 *a*) ist von dem Teile *b* durch eine ringförmige, nach innen vorspringende Leiste abgesetzt und liegt mehr lateral, nach der Medianebene hin sich verkleinernd. Eine zweite Kammer (Fig. 29 und 30 *c*) wird vom untern Teil dieser Drüse gebildet und liegt der Medianebene näher, nach dieser hin am größten werdend und taschenartige Divertikel bildend. Beide Teile werden durch das Hauptstück *b* in Fig. 29 miteinander verbunden, durch welches auch der Querschnitt geht, den Fig. 30 darstellt.

Im ventralen Teile des Hauptteiles dieser Drüse, ungefähr in der Gegend, wo ihre untere Kammer liegt, findet sich jederseits die Mündung einer langen, stark entwickelten Anhangsdrüse (Schema Fig. 1 *Ga*), deren Querschnitt Fig. 30 *a* (*Ga*) und deren Längsschnitt Fig. 9 zeigt. Ihr Anfangsteil befindet sich, in wenige Schleifen gelegt, unterhalb der die Vesicula seminalis umschließenden Drüsenkammern. Sie bildet aber in ihrem weiteren Verlaufe keinerlei Windungen, und ihr Mündungsstück trägt einen lateral liegenden und nach hinten vorspringenden Divertikel (Schema Fig. 1 *Di*). Während die Wand des Hauptteiles aus ziemlich schlank cylindrischen Zellen mit gestreckt eiförmigen Kernen besteht (Längsschnitt Fig. 9 *b*), sind die Zellen des Anfangsteiles breiter, deren Kerne größer und

1) Löw (10), p. 381.

runder (Querschnitt Fig. 9 *a*). Im Mündungsgebiete ist die dem Raume *c* der in Fig. 29 und 30 dargestellten Drüse anliegende Wand dünner und enthält runde Kerne, während die darunter liegende Wand wie vorher beschrieben aussieht. — Das Secret der Anhangsdrüse färbt sich mit Hämatoxylin ganz intensiv dunkel.

Alle Organe mit Ausnahme des Hodens und der Vasa deferentia sind mit einer Muskelhülle umgeben, welche nach dem hintern Körperende hin dicker wird und auf den letzten, dickwandigen Drüsen (Schema Fig. 1 *D*; Fig. 29 und 30) am stärksten entwickelt ist.

Aus dem Grunde jeder der letztern geht, sehr eng beginnend, ein kurzer Ausführungsgang hervor, welcher sich schnell erweitert. Die Querschnitte beider Gänge zeigt Fig. 10 *a*, über einem nach hinten gerichteten Divertikel des unpaaren Ductus ejaculatorius *De'* (Längsschnitt Taf. 26, Fig. 29 *De'*), zu welchem sie sich vereinigen. Wo diese Vereinigung stattfindet, zieht sich auf eine kurze Strecke hin eine dadurch entstehende Längsscheidewand durch den Gang, welche allmählich verstreicht (Querschnitte Fig. 11 *l* und Fig. 12 *l*). Für den ganzen Verlauf des unpaaren Ductus typisch sind 3 Längswülste, von denen der mittlere der größte ist. Fig. 10 zeigt dieselben bei *b* im Querschnitte. Die gegenüber liegende, ventrale Wand bildet zahlreiche, kleinere Längsleisten. — Die Zellen der Ductuswand sind im Anfange cylindrisch und werden nach dem Ausgange hin mehr kubisch. Sie besitzen einen hellen Randsaum. Umgeben ist der Kanal von einer dicken Ringmuskelschicht.

Das enge Lumen des Ductus ejaculatorius erweitert sich, wie der Längsschnitt Fig. 29 erkennen läßt, ziemlich plötzlich zu einem Raume (*f*), der von einer Chitinlage mit darunter liegenden kleinen Zellkernen ausgekleidet ist und ein kolbenförmiges Copulationsorgan (*g*, *g'*) einschließt. Seinen Bau veranschaulichen außer dem erwähnten Längsschnitte die beiden Querschnitte Fig. 13 und 14. Der erstere läßt bei *f* den Längsschnitt einer querverlaufenden Tasche erkennen, welche das Organ in ein basales Stück (*g'*) und in ein teilweise im Hohlraume frei liegendes (*g*) teilt. Letzteres besteht, wie Fig. 13 *g* zeigt, wiederum aus 2 Hälften. Die Oberfläche trägt einen zarten Belag von farblosem Chitin mit darunter liegenden kleinen, zugespitzten Kernen und ist in zahlreiche, kleine Falten gelegt, eine Wirkung der vielen, kleinen, retrahierend wirkenden Muskelfasern, welche ihn nach allen Richtungen durchziehen (Fig. 13).

Das Lumen der Genitalmündung wird, indem das kolbenförmige Penisgebilde verschwindet, nach außen zu spaltförmig (Querschnitt

Fig. 14). Während die dorsale Wand (*d*) desselben dünn bleibt, ist die ventrale (*v*) stärker, und ihre farblose Chitinlage erscheint in viele Falten gelegt (Querschnitte Fig. 14 u. Fig. 15). Auch hat erstere keinen Muskelbelag, wie es bei letzterer der Fall ist. Die Muskeln der spaltförmigen Genitalöffnung gehen ebenso wie die aus dem Copulationsorgan kommenden zu den lateralen Körperwänden. Während ihre Wirkung offenbar eine Verengung der erstern ist, zeigen die Querschnitte Fig. 14 und Fig. 15 bei *m* solche Fasern, welche erweiternd wirken.

Fig. 15 läßt schließlich erkennen, wie die Genitalmündung (*f*) auf der Ventralseite des 9. Segments nach außen endet.

Über den Zusammenhang der vorstehend beschriebenen Organe ist noch einiges zu erwähnen. Deutlich münden ineinander die beiden starkwandigen, gekammerten Drüsen (Schema Fig. 25 *C* und *D*). Ebenso deutlich ist die Mündung der Drüse *Ga* in die letztern von beiden. Sehr eng ist, wie erwähnt, der Gang, welcher aus diesen jederseits zu dem Ductus ejaculatorius führt. Dagegen war es mir bei keinem einzigen der untersuchten Exemplare möglich, irgend eine Verbindung zwischen der retortenförmigen Vesicula seminalis (Schema Fig. 25 *Vs*) und der Kammer (Schema bei *B*), in die sie hineingestülpt ist, festzustellen und ebensowenig eine solche dieser beiden Teile mit der ersten, dickwandigen Drüse (Schema bei *C*). Die Vesiculae seminales waren stets prall mit Spermatozoen angefüllt; in den umgebenden Drüsenräumen waren solche nicht zu finden. Über alle 3 geht aber gemeinsam, sie also nicht einzeln umschließend, die dünne Außenhaut hinweg. Die Verbindung zwischen Kammer *A* und Kammer *B* im Schema ist, wie erwähnt, in der Mitte nur eine dünne Membran, die hier häufig zerrissen gefunden wurde, ohne daß indessen eine Secretvermischung zu beobachten gewesen wäre. Die Frage, in welcher Weise diese Organe in Verbindung treten, muß hier offen gelassen werden.

Eigenartig entwickelt sind die am Abdominalende vorhandenen Chitinhänge, zu deren Erläuterung die Figg. 16, 17, 18, 20 auf Taf. 25 und ein etwas links von der Medianebene geführter Längsschnitt Fig. 31 auf Taf. 26 dienen.

Ventral am Abdominalende bemerkt man zunächst eine zungenförmige, eine flach löffelartig ausgehöhlte Schuppe (Fig. 10 *a*, Fig. 18 abgetrennt dargestellt), deren proximaler Teil (*p*) aus dünnem, farblosem Chitin, deren distales, abgerundetes Ende (*d*) aus stärkerem, braunem Chitin besteht und sich in Gestalt zweier Arme nach vorn

erstreckt, diesem Teile eine hufeisenförmige Gestalt gebend. Die beiden Arme sind durch Chitinleisten (*c*) verstärkt, welche mit dem Tergit an dessen Endleisten artikulieren. Innere und äußere Oberfläche sind bedornt. Wie der Längsschnitt Fig. 31 bei *a* zeigt, durchziehen diese Schuppe nicht sehr zahlreiche, horizontal und vertikal verlaufende Muskelfasern. Muskelbündel am Grunde der Schuppe (*b*) ermöglichen ein Auf- und Niederbewegen derselben.

Über dieser Klappe liegen, am Grunde des Segments und einwärts von dessen Tergit, kulissenartig zwei kleinere Schuppen (Fig. 16 *b*), welche nach außen etwas gewölbt sind und eine abgerundete Spitze haben. Außen tragen sie kleine Dornen. Sie liegen vor der Genitalöffnung und können durch Muskeln (Längsschnitt Fig. 31 *c*) bewegt werden, welche an ihrem Grunde entspringen und nach hinten und oben gehen.

Das Tergit des Genitalsegments Fig. 16 *c* ist sehr stark chitiniert und mit starken Dornen bedeckt. Es liegt sternalwärts jederseits mit einer schmalen Chitinleiste *d* dem löffelförmigen Stück *a* gelenkig an und verbreitert sich oben plötzlich; zwischen beiden Hälften liegt dorsal in der Medianebene eine Chitinverstärkung (Fig. 17 *c'*), welche in das Tergit eingesenkt ist (vgl. Längsschnitt Fig. 31 *d*) und aus einem netzartig verzweigten Leistenwerk besteht, das vorn schmal beginnt und hinten am Analsegment breit endigt. In der Mitte ist ein größeres Feldchen frei. Von dieser Platte, deren Leistenwerk in seiner Anordnung ziemlich variabel ist, geht auf jeder Seite, den Darm zwischen sich lassend, ein breiter Muskelzug zu der gegenüberliegenden ventralen Wand (Längsschnitt Fig. 31 *m*).

Hier befinden sich eigenartige Anhänge. Man bemerkt zunächst zwei längliche, an ihren nach außen hin abstehenden Enden gerundete Gebilde aus farblosem Chitin, deren Oberfläche mit feinen Stacheln besetzt ist (Fig. 16 *e*, Fig. 19 *e*). Wie der Längsschnitt Fig. 31 bei *f* zeigt, hängen beide Gebilde nach der Mitte hin durch einen Höcker zusammen, dessen runder Dorsalteil eine dicke, glatte Lage aus braunem Chitin trägt und in eine ebenso chitinisierte Ausbuchtung des Analsegments paßt. Das braune Chitingerüst dieses Anhangsgebildes zeigt Fig. 19 *f*; an seiner Unterseite besitzt es einen eulenschnabelartig gekrümmten Zahn *g*, welcher zwischen allen Teilen in der Mitte liegt. Aus den beiden jederseits liegenden Öffnungen ragt je eins der vorhin beschriebenen Gebilde *e* hervor.

Die Muskulatur steht in Zusammenhang mit den oben erwähnten, breiten Lateralzügen des Tergits.

Wie schließlich Fig. 17 bei *h* zeigt, liegt jederseits am Analsegment ein Feld mit wellenartig gebogenen, stärker chitinisierten, leistenartigen Falten.

Das Abdominalende von *Sialis fuliginosa* Pict., deren innere Organe ich nicht untersuchen konnte, weicht in den einzelnen entsprechenden Teilen von *S. lutaria* so deutlich ab, daß beide Arten dadurch gut voneinander zu unterscheiden sind. Die von der Bauchseite her dargestellte Abbildung des männlichen Abdominalendes von *S. fuliginosa* Taf. 25, Fig. 20 zeigt bei *a* eine Ventralklappe am 9. Segment, die aber bedeutend kürzer ist als bei *S. lutaria*, wo sie fast die ganze Genitalregion bis unter das Analsegment bedeckt. Die Lateralklappen *b* (die Bezeichnungen korrespondieren mit denen von *S. lutaria* in Fig. 16) von *S. fuliginosa* sind in typischer Weise so chitinisiert, wie es bei *b'* dargestellt ist. Die Anhänge, welche darüber liegen, sind zwei an ihrem Grund nebeneinander gelegene, mit den etwas zugespitzten Enden divergierende, kolbige Gebilde *e*, die schwach bedornt sind und aus einem starken Chitinhalbring hervorgehen. Fig. 21 stellt sie umgeklappt, also von ihrer Ventralseite gesehen, und etwas mehr vergrößert dar. Der Unterschied gegen *S. lutaria* wird sofort deutlich, wenn man die Anhänge dieser Art (Fig. 19) damit vergleicht. Das Tergit des Genitalsegments ist in seiner Form dem von *S. lutaria* fast gleich, besitzt aber nicht das bei letzterer beschriebene Leistenwerk (Fig. 17 *c'*).

Das Analsegment ist bei *S. fuliginosa* einfach gerundet. (Vgl. Fig. 17 *h* und Fig. 20 *h*).

2. *Rhaphidia notata* F.¹⁾

Den vordern Teil des Abdomens von *Rhaphidia* nimmt ein Hohlraum ein, der in den Verdauungskanal eingeschaltet ist. Es besteht aus 10 Segmenten, von welchen das 8. durch ein sehr kleines Sternit ausgezeichnet ist. Das Sternit des 9. Hinterleibsegments zeigt eine paarige, konvexe Wölbung (Taf. 25, Fig. 22 *n*), die innen von Muskeln angefüllt ist. Dahinter liegen um die Mündung des

1) Vgl. DEGEER (1), p. 378; BURMEISTER (4), p. 379; SCHNEIDER (6), p. 380; v. SIEBOLD (8), p. 380; LÖW (10), p. 382; BRAUER (13), p. 393; MCLACHLAN (15), p. 396.

Genitalweges herum die Genitalanhänge. — Von den 6 Abdominalganglien ist das letzte für den Genitalapparat in Betracht kommende am größten und liegt im 7. Abdominalsegment.

In demselben Körperabschnitt liegt seitlich auch der paarige Hoden (Schema Taf. 26, Fig. 37*t*), meist auf der Ventralseite, häufig auch nach der Dorsalseite hin gelagert. Bisweilen ist er gedrunken, meist aber etwas in die Länge gestreckt, so daß er nach vorn bis an das 5. Segment reicht. Dieser Gestalt entsprechen auch die Hodenfollikel, welche schlauchförmig sind und, etwas gewunden, der Länge nach nebeneinander liegen. In den meisten Fällen besteht jeder Hoden aus 12 solcher Follikelhöhren. Die Fettkörperhülle des Organs ist nicht besonders von der Umgebung abgegrenzt, dringt auch nicht zwischen die Follikel; sie enthält aber zahlreiche, runde, blaßgelbe Pigmentkörnchen. Die äußere Hülle des Hodens ist eine dünne Haut¹⁾ mit platten Kernen; erst gegen den Ausgang jedes Follikels hin treten die innern Zellen in Gestalt einer geschlossenen Wand auf, wie der Querschnitt Fig. 39 zeigt. Ein deutlich ausgesprochener Calyx kommt nicht zustande.

Es schließt sich vielmehr gleich an die gemeinsame Follikelmündung jederseits ein verhältnismäßig enges Vas deferens mit dünner Wandung und linsenförmigen Kernen an (Querschnitt Fig. 38 *Vd*), welches, wie das Schema Fig. 37 bei *Vd* zeigt, schräg nach oben geht, in der Mitte des Segments plötzlich knieförmig umbiegt und in der vorigen Richtung nach der Ventralseite zurückgeht. An der Biegung wird das Lumen des Ganges, ein Vesicula seminalis (Schema *Vs*) bildend, ziemlich weit (Längsschnitt Fig. 38 *Vs*); seine Wand mit ihren platten Kernen verdickt sich dagegen nur wenig. Auf der Ventralseite angelangt, verengt sich die Vesicula wieder (Fig. 38 bei *Vs'*). Das so entstehende, kurze Kanalstück ist etwas gewunden und mündet in die laterale Einbuchtung einer großen Drüse (Schema Fig. 37 *Vs'*; vgl. dazu Fig. 38 *Vs'*).

An dieser Drüse lassen sich leicht drei Abteilungen unterscheiden (Schema Fig. 37 und Längsschnitt Fig. 38 *A, B, C*). Der erste Teil entsteht durch die eben erwähnte Einschnürung an der Einmündung des Vas deferens und ist gegen den folgenden zweiten durch eine ebensolche Verengung abgegrenzt. Auch das dritte

1) Diese Hülle ist in ihrer Fortsetzung natürlich auch auf den anschließenden Teilen des Genitalapparats zu finden; in den Einzelbeschreibungen ist derselben der Kürze halber nicht weiter Erwähnung getan.

Stück ist durch einen engern Verbindungsgang von dem vorhergehenden unterschieden. Histologisch dagegen hat die Wandung aller drei Abteilungen denselben Bau. Sie ist ziemlich dick und besteht aus cylindrischen Zellen mit eiförmigen Kernen, die im basalen Teil der erstern liegen. Bei jüngern Individuen ist die Wandung stark gefaltet; bei solchen, wo die Organe in voller Tätigkeit und die Drüsenräume prall mit Secret gefüllt sind, verstreichen die Falten, und nur einige niedrige Leisten springen in das Lumen vor. In diesem Fall zeigt das Zellplasma zahlreiche Vacuolen, und die Kerne sind undeutlich. Die drei Abteilungen sind jedoch auch dann noch voneinander zu unterscheiden.

An jede dieser großen Drüsen schließt sich eine kleinere, gerundete Kammer an (Schema Fig. 37 *D*; Längsschnitt Fig. 38 *D*), deren Wände dünn sind und platte Kerne enthalten.

Das Schema zeigt bei *Ga* schließlich noch eine Anhangsdrüse, von welcher *Ga* in Fig. 38 einen Längsschnitt darstellt. Ihr geräumiger Anfangsteil liegt dorso-ventral. Nach der Mündung zu, welche außen neben der vorher beschriebenen großen Drüse gelegen ist, wird sie enger. Im Bau ihrer Wandung und deren Zellen nebst Kernen hat sie große Ähnlichkeit mit dieser. Die Kerne liegen aber mehr mitten in den cylindrischen Zellen, und das Drüsensecret ist (nach Einwirkung von Alkohol) feinkörnig, während das der Hauptdrüse (unter derselben Bedingung) mehr den Eindruck eines feinen Gerinnsels mit dazwischen liegenden, runden Körperchen macht, die durch Pikrofuchsin gelb gefärbt werden, wodurch das Gerinnsel aber rot wird.

Mit Ausnahme dieser Anhangsdrüse sind die andern Drüsen-säcke mit einer Muskellage versehen, die auch auf deren Ausführungsgänge übergeht.

Der Ausführungsgang jeder großen Drüse findet sich auf ihrer Ventralseite da, wo die dritte Kammer derselben in den Drüsenraum *D* übergeht. Nicht weit dahinter ist auch die Mündung der Anhangsdrüse. Der kurze, etwas gewundene Kanal, in welchen beide führen, ist gebuchtet und von der Fortsetzung der Drüsenmuskeln umgeben. Seine Wandung, welche bedeutend dünner als die der Drüsen ist, besteht aus kleinen, schlank cylindrischen Zellen mit ebensolchen Kernen, die an der Zellbasis liegen. Innen ist der Gang von einer farblosen Chitinlage bedeckt. Der Längsschnitt Fig. 38, welcher bei *E* diese Verhältnisse zeigt, läßt auch erkennen,

wie sich dieser ausführende Kanal zum eigentlichen Ductus ejaculatorius (*De*) verengt.

Die Wandung des letztern besteht aus kleinen Zellen mit punktierten Kernen. Sie ist ebenfalls von einem farblosen Chitinbelag überzogen und in zahlreiche Windungen und Falten gelegt. Die Außenmuskulatur ist hier eine doppelte; unmittelbar auf der Wand befinden sich Längsmuskelfasern, die Fortsetzung des Muskelbelags im Drüsenmündungsgebiete *E* (das auch wohl zum Ductus gerechnet werden muß), welche als Retractoren bis in das Copulationsorgan gehen. Um sie herum liegt eine Ringmuskelschicht, die aber an der Basis jenes Organs aufhört.

Der kegelförmige Penislängsschnitt Fig. 38 *F*, unter welchem der Ductus ejaculatorius in Gestalt einer spaltartigen, mit Chitin ausgekleideten Tasche verläuft und mündet, ist, wie dieser Schnitt zeigt, von einfachem Bau. Desto verwickelter ist der Bau seiner Umgebung, die im Anschluß an die Genitalanhänge in den Fig. 22, 23, 24 und an die halbschematischen Längsschnitte Fig. 32 bis 36 beschrieben werden soll.

In Fig. 22 ist *B* das 8., *C* das 9. Abdominalsegment. Es besteht zunächst aus einem stark chitinierten Tergit, dessen entsprechendes Sternit neben der Medianebene distal je ein halbkugeliges Gebilde *n* trägt, proximal eine ringförmige Chitinleiste *m* zeigt. In dieses Sternit ist ferner ein unpaares, zungenförmiges, ganz flach ausgehöhltes Stück *a* aus braunem Chitin eingelenkt, dessen Gestalt Fig. 23 bei *a* stärker vergrößert darstellt. Das Ende bildet eine stumpfe Spitze *s*. Seine Mitte ist der Länge nach durch eine stabförmige Verdickung *p* verstärkt, welche sich an ihrer Basis in zwei kurze Enden teilt und dadurch etwas verbreitert (*o*). An der Basis der Zunge ist diese jederseits tief ausgeschnitten (*r*). Ihre Ränder sind, mit Ausnahme der gerundeten Spitze, mit feinen, nach vorn gerichteten Zähnen versehen, welche sich am Anfang und am Ende der Zunge auch zum Teil auf ihrer innern Oberfläche finden (*t*). Letztere ist außerdem mit nicht sehr zahlreichen Dornen besetzt.

Mit der schmalen Basis dieses Stückes in gelenkiger Verbindung steht jederseits ein platter, gekrümmter Chitinstab Fig. 23 *u*, der in seinem letzten Drittel rund wird und mit einem Haken endigt, an dem eine noch etwas stärker gekrümmte Spitze zu erkennen ist. Die konkave Fläche des Hakens ist unter seiner Spitze etwas gewunden. Die Haken beider Seiten sind mit ihren Spitzen nach der Dorsalseite und etwas einander zugekehrt, eine Art Zange bildend,

und zwischen ihnen liegt der Penis. Der Zusammenhang desselben mit diesen Haken und der unpaaren Zunge wird klar, wenn man die Längsschnitte in der Reihenfolge von Fig. 32—36 betrachtet, wobei Fig. 36 einen solchen durch die Mediana darstellt, Fig. 32 einen solchen, der sehr weit lateral gelegen ist. Aus ihnen geht auch die Versorgung der Organe mit Muskelfasern hervor.

Fig. 36 und 35 lassen bei *s* den Längsschnitt einer Spalte erkennen, deren verbreiterte Basis eine durch Verstärkung kenntlich gemachte Verdickung aufweist. An diese Chitinverstärkung, auf welcher sich jederseits einer der vorher beschriebenen Haken *u* erhebt, setzt sich ein Muskelbündel *o*, dessen Fasern nach der Ventralseite gehen und die dort liegende unpaare Zunge quer durchziehen, in deren Mitte aber fehlen. Ein zweites großes Bündel *p* geht von der erwähnten Verstärkung jederseits dorsal zum Tergit des 9. Segments, hier mit den Segmentmuskeln zusammentreffend. Über den dorsalen Teil der Spalte *s* ziehen nach rechts und links Querfasern (Querschnitte bei *q*), die Mittelebene frei lassend, von denen einige an der Basis mit dem Dorsalbündel *p* zusammenhängen.

Über dem unpaaren, zungenförmigen Stück liegt, an dem Grunde der Längsleiste desselben eingelenkt, jederseits eine dreieckige, abgerundete Klappe (Fig. 22 *b*), welche nach innen konkav ist und an ihrer Spitze zwei Haken (Fig. 24), einen größern (*d*) und einen kleinern (*c*) trägt. Ihre Oberfläche ist mit feinen Dornen bedeckt. In ihrem obern Teile wird sie von einer Leiste *l* durchzogen, deren Ende am Rande der Klappe mit einem hakigen Anhang gelenkig verbunden ist. Fig. 24 stellt denselben mit seinen einzelnen Teilen dar. Das Stück *a*, welches das Gelenk bildet, ist flach und etwas S-förmig gebogen. Der Haken *b* ist deutlich von ihm abgegrenzt. Seine Oberfläche trägt ganz feine Dornen, und das dornenlose Ende ist noch besonders umgebogen. Auch diese beiden Haken sind nach oben und etwas nach innen gerichtet. (Einen Rest davon zeigt der Längsschnitt Fig. 35 bei *r*.) Ihre Bewegung vermittelt jederseits ein Muskelzug *v*, der zum Tergit geht, den Enddarm zwischen sich lassend.

Jederseits am Analsegment bemerkt man ein Feld (Fig. 22 *e*), das 18—20 kleine Höcker enthält. Jeder derselben besteht bei genauerer Betrachtung aus 6, manchmal 7, birnförmigen Chitingebilden, welche rosettenförmig um einen Ringwall angeordnet sind, der eine Borste trägt. Jede Rosette ist in eine flache, ringförmige Vertiefung der Körperdecke eingesenkt (Fig. 25).

3. *Chrysopa perla* L.¹⁾

Das Abdomen von *Chrysopa perla* wird aus 10 Segmenten gebildet; das 9. davon enthält die Genitalmündung; das Genitalganglion liegt im 8. Hinterleibsabschnitt.

Am männlichen Abdominalende Taf. 26, Fig. 41 bemerkt man 2 Klappen. Die dorsale *a* bedeckt in Form einer konkaven Schuppe die Analöffnung, ist an ihrem Hinterrande etwas nach unten gekrümmt und hier schwach ausgebuchtet. Die beiden auf diese Weise hervortretenden, abgerundeten Ecken tragen auf ihrer Außenseite ein von einer kreisförmigen Leiste begrenztes und von ihr fast ganz umschlossenes Feldchen (*c*), innerhalb dessen eine Anzahl (ca. 20) rosettenförmiger Gebilde mit je einer Borste in der Mitte liegen, deren Aussehen dasselbe ist, wie es die Fig. 25 auf Taf. 25 für *Rhaphidia* zeigt und vorher beschrieben wurde. Die seitlichen Ränder dieser Dorsalschuppe gehen, tief ausgebuchtet, zur Ventralschuppe und sind durch eine winkelartig gekrümmte Chitinleiste *b* verstärkt, mit der jederseits eine dünnere Haut *d* in Zusammenhang steht, welche die Seitenwand bildet.

Die ventrale Klappe *e* ist am Ende schwach ausgeschweift. Fig. 43 stellt sie flach ausgebreitet und von innen gesehen dar. Man sieht daran, daß ihr seitlicher Rand von je einer Leiste verstärkt wird, an welcher sich am Ende ein stärkeres Stäbchen *s* deutlich abhebt, dessen Ende nach außen umgebogen und abgerundet ist. Neben jedem Stäbchen, aber weiter nach innen, erblickt man ein wulstartiges Stachelpolster *p*, das, besonders von oben gesehen, ungefähr den Eindruck einer Schneckenradula macht (Fig. 44) und dessen Beziehung zu dem Ausführungsgang des Genitalapparats auf S. 412 dargestellt ist. Im Grunde des Abdominalendes, zwischen den Klappen, liegen ferner eine hufeisenförmige Leiste *a* in Fig. 42 und zwei Chitingebilde, die Fig. 42 *b* wiedergibt. Ganz in der Mitte erhebt sich auf kegelförmiger Basis ein am Ende umgebogener, kleiner Haken (Fig. 42 *c*), dessen Ende aber nicht spitz, sondern mehr löffelförmig abgerundet und auf der konvexen Seite mit den Seitenrändern wie zu einer Rinne aufgebogen ist.

Diese charakteristischen Chitinteile des männlichen Hinterleibsendes sind bei den einzelnen Arten von *Chrysopa* in verschiedenster Weise umgestaltet und für die Systematik wohl von Bedeutung,

1) Vgl. LOEW (10), p. 383.

können aber deutlich nur an Macerationspräparaten zur Anschauung gebracht werden.

Wie schon Löw (10) bemerkt, sind auch die innern Genitalien der Männchen der *Chrysopa*-Arten nicht gleich gebildet, was besonders vom Hoden zu bemerken ist. Aber auch die ausführenden Geschlechtswege zeigen sich recht verschieden.

Die beiden langgestreckten Hoden von *Chrysopa perla* liegen im 8. Segment. Ein jeder ist von einer starken Außenhülle umgeben, die ein goldgelbes Pigment enthält, und hat eine schraubenförmig gedrehte Form mit $2\frac{1}{2}$ Windungen, von denen die zweite die dickste ist (Löw 10). Die Lage der langgestreckten Follikel entspricht diesen Windungen.

Die Vasa deferentia, deren Bau nichts besonderes zeigt, entspringen am proximalen Ende der Hoden und verlaufen dorsal über den Genitaldrüsen nach hinten, wo sie in eine Kammer münden, welche das Schema Taf. 26, Fig. 40 bei *a* zeigt und von welchen die Fig. 50, 51, 52 auf Taf. 27 bei *a* und *a'* Längsschnitte enthalten (*Vd* ist das Vas deferens). Sie liegen in der Medianebene fast nebeneinander, und jede bildet lateral zwei abgerundete Vorsprünge. Die innern Raumverhältnisse sind ziemlich verwickelt und zeigen eine Anzahl in bestimmter Weise angeordnete Wände und Vorsprünge, durch welche mehrere kleine Hohlräume entstehen, die untereinander zusammenhängen. Sie lassen sich mit Rücksicht auf ihren histologischen Bau auf einen Teil *a'* und einen Teil *a* beziehen. Ersterer ist durch eine einspringende Falte von dem zweiten getrennt; seine Kerne sind schlanker, und die Zellen färben sich schwächer als die des andern. Am deutlichsten sind diese Unterschiede da ausgebildet, wo die Kammern mit breiter, gemeinsamer Mündung in die große Drüse übergehen, die im Folgenden beschrieben ist.

Es sind dies zwei verhältnismäßig große, sackförmige Organe, welche in dem Schema Fig. 40 bei *b* und *b'* dargestellt sind. Während die nach der Mündung zu gelegenen Hälften derselben in der Mittelebene aneinander liegen, weichen die entgegengesetzten Hälften auseinander, wie auch an dem Längsschnitte Fig. 51 bei *b* und *b'* zu sehen ist, und zwischen diesen Stücken befinden sich, in der Medianebene sich berührend, zwei andere, kleinere Säcke *c*, welche in die großen einmünden und deren proximale Enden gleichsam auf die Seite drängen. Die Wandung der größern Drüsen *b* ist stark und wird aus cylindrischen Zellen gebildet, deren eiförmige Kerne nach der Mündung

hin kuglig werden. Die Wand des zweiten, anhängenden Sackes *c* dagegen ist dünn und enthält platte Kerne.

In den ersten, den Hauptdrüsensack jederseits, öffnen sich ferner noch zwei Räume (Schema Fig. 40 *d* und *e*), deren Schnitte Fig. 52 bei *d* und *e* wiedergibt. Die Drüse *e* liegt mit ihrem Fundus weiter lateral als die Drüse *d* und vor dieser; beide münden aber an derselben Stelle. Die Wand der letztern besteht aus cylindrischen Zellen mit eiförmigen bis kugelförmigen Kernen. Das Plasma ist nach dem Lumen zu nicht scharf abgesetzt, und das Secret springt meist nach dahin strahlenförmig vor (nach Einwirkung der Konservierung). Zellen und Kerne der Drüsen *e*, deren Grund median nebeneinander liegt, sind dagegen cylindrisch.

Die beiden großen Säcke *b*, mit ihnen also alle Genitalräume, öffnen sich in einen gemeinsamen, ziemlich weiten Gang (Schema Fig. 40 *f*), dessen Längsschnitt Fig. 52, 53, 54 bei *f* darstellt. Seine Wand ist nicht stark. Die Kerne sind kuglig, werden nach außen hin kleiner und platt, und so geht die Wandung, die ebenfalls dünner wird, allmählich in die der Genitalmündung über.

Letztere ist verhältnismäßig weit und wird ventral an ihrem Ende von der schon bei der Beschreibung des abdominalen Chitinskelets erwähnten Ventralschuppe (Fig. 41 *e* und Fig. 43) begrenzt, deren Längsschnitte die Figg. 52, 53, 54 bei *h* darstellen, und deren Querschnitt Fig. 45 *m* ist. Sie zeichnet sich durch eine sehr stark entwickelte Muskulatur aus, deren Faseranordnung Fig. 52 erkennen läßt. Unterhalb des Stachelwulstes *g* liegen Fasern *l*, die der Medianebene parallel verlaufen. Die beiden andern Muskelzüge *i* und *k* entspringen an derselben Stelle, und zwar da, wo die Ventralschuppe stark nach innen gezogen ist, und verlaufen divergent, die Muskulatur *e* des Stachelpolsters zwischen sich lassend. Nach der Medianebene der Klappe zu aber wird der Faserverlauf aller drei gleichmäßig in der Art, wie es die Figg. 53 und 54 zeigen. Ein vierter Muskel *m* (Fig. 52) verläuft jederseits von der Medianebene schräg nach vorn und außen.

Der oberhalb der Ventralklappe liegende Genitalvorraum zeigt, wie in Fig. 54 zu sehen ist, in der Mitte den Chitinhaken *C* (S. 410) und darunter den Längsschnitt eines schmalen Lappens *B*. Dieser entwickelt sich aber auf jeder Seite zu einem Gebilde, das in außerordentlich zahlreiche, von einem Chitinsaume eingefasste Falten und Lappchen gelegt ist, und das in Fig. 52 und 53 im Längsschnitt bei *B* zu sehen ist. Stärkere Vergrößerung bringt noch viel mehr

kleinere Falten zur Anschauung. Durch diese Gebilde entsteht auf jeder Seite in der Genitalmündung eine Art Tasche (*D*), deren obere Wand weniger reich gefaltet ist. Die Dorsolateralseite einer jeden Tasche aber trägt eine Anzahl Borsten (Fig. 52 *A*), von welchen sich jede auf einer kelchförmigen Basis erhebt, wie Taf. 26 Fig. 44 stärker vergrößert zeigt. Die Borsten sind nicht starr, sondern ihre Enden sind so biegsam, daß sie peitschenartig in den Hohlraum hineinragen. Muskulatur ist unter ihnen nur schwach entwickelt. Etwas oberhalb derselben, jedoch nicht damit in Zusammenhang, verlaufen starke Muskelbündel jederseits nach den Seiten des Abdomens.

Jene gelappten, paarigen Gebilde in der Genitalmündung mit dem in der Mitte gelegenen Stachel sind, in Verbindung mit den beschriebenen Stachelwülsten, augenscheinlich das Copulationsorgan. An den Längsschnitten einiger Tiere war zu sehen, wie jene Gebilde ganz aus den Taschen der Genitalmündung herausgestülpt waren, so daß die peitschenförmigen Borsten vollständig außerhalb des Körpers lagen. Eine Wirkung der Muskulatur der Ventralklappe wird ferner zur Folge haben, daß das Stachelpolster ebenfalls nach außen gestülpt wird und daß die dann nach der entgegengesetzten Richtung zeigenden Stacheln als Haftapparate dienen können.

4. *Chrysopa vulgaris* SCHNEID.

Ebenso wie die Abdominalenden mit ihren Anhängen scheinen auch die innern männlichen Genitalorgane der *Chrysopa*-Arten einen verschiedenen Bau zu zeigen. — Die Figg. 56—59 auf Taf. 27 stellen Längsschnitte durch die betreffenden Organe von *Chrysopa vulgaris* dar. Man kann unter den Genitaldrüsen dieser Art zwei in der Medianebene dicht nebeneinander liegende Kammern mit mehreren Nebenräumen unterscheiden; zu jeder Kammer gehören zwei Anhänge, ein dorsaler und ein ventraler.

Schnitte durch die Hauptkammer der linken Körperseite zeigen die erwähnten Figuren bei *a* (in der Reihenfolge von der Mediana nach außen). Sie ist dickwandig, mit cylindrischen Kernen, und bildet nach der Seite hin mehrere Divertikel, von denen am charakteristischsten ein nach dem vordern Körperende hin gerichteter, hornartig gebogener (Fig. 56 und 57 *a'*) und ein dorsal und ganz seitlich gelegener sind. Letzterer erweitert sich, wie Fig. 58 *a''* zeigt, zu einem starkwandigen, gerundeten Sacke. Hinten und lateral gelegen, steht mit dieser Hauptkammer ein Drüsenraum in Verbindung, der im wesentlichen dreiteilig ist, und dessen sehr dicke Wand schlanke

Kerne enthält. Schnitte durch denselben zeigen die Zeichnungen bei *b*.

In den Hauptdrüsenraum mündet dorsal (Fig. 58 da, wohin der Pfeil zeigt) je eine Anhangsdrüse *c*, die dünnwandig ist, mit kubischen Kernen. Ventral liegt jederseits eine zweite (*d*), die ihr Secret ziemlich nahe der Medianebene in die Hauptdrüse entleert (in Fig. 56 durch den Pfeil angedeutet).

Das Vas deferens geht in die Anhangskammer Fig. 56 *b*. Der Ductus ejaculatorius, der in Gestalt eines engen Ganges hier deutlich entwickelt ist, entsteht aus zwei kurzen Ausführungsgängen der Hauptdrüsen, die dicht nebeneinander liegen. Er führt, am Ende etwas gewunden, in eine Spalte des Abdominalendes (Fig. 55, 56, 57) so hinein, daß zwischen seiner Mündung und dem Grunde der Spalte ein taschenartiger Raum *T* frei bleibt. Am Ausgange der Genitalmündung zeigt Fig. 55 bei *H* wieder den Längsschnitt des unpaaren, medianen Hakens, Fig. 56 bei *M* eine der Borsten, wie sie auch bei andern Chrysopen beiderseits auf oder hinter der Basis desselben stehen (vgl. *Chr. perla* Fig. 52 *A*). Darunter liegt eine Lage von Muskelfasern.

Aus dem Fange von *Chr. vulgaris* für den Zweck der vorliegenden Untersuchung wurden ungefähr 3—4 Männchen als zu dieser Art gehörig bestimmt. Bei Betrachtung der Schnittserien stellte es sich dann heraus, daß unter den zahlreichen Exemplaren auch einige wenige waren, die einer andern Art angehörten. Obschon eine Bestimmung derselben nicht mehr möglich war, boten sie doch in betreff des Genitalapparats manches Eigenartige, so daß einige Bemerkungen darüber im Anschluß an einige meist nur im Umriß gezeichnete Querschnitte hier Platz finden mögen. (Nur die eine Hälfte des Drüsensystems ist dargestellt, in der Reihenfolge von vorn nach hinten; die Bezeichnungen korrespondieren in allen Figuren.)

Die Kammer, welche in Ermangelung einer andern Bezeichnung vorhin als Hauptkammer bezeichnet wurde, ist bei *a* in den Figg. 59—66 quer durchschnitten. Proximal ist sie nicht sehr entwickelt, distal aber desto stärker und bildet hier eine Anzahl charakteristischer Nebenräume. Zunächst schnürt sich von ihr ein Zipfel *b* (Fig. 64) ab, der nach vorn gerichtet ist und hier eudigt (Fig. 63 und 62). Darunter liegt ein kleiner, kugliger Anhang *a'* (Fig. 63 und 64), hinter dessen Ende die Hauptkammer *a* einen Divertikel *a''* (Fig. 65) bildet. Von dem Teile *c'* (Fig. 65, 66, 67), der sich eine kurze Strecke weit nach hinten fortsetzt, geht ein großer,

lateralen Sack *c* aus (Fig. 65—68 *A*), der sich von allen Teilen am weitesten nach hinten erstreckt. Während das Secret des Hauptdrüsensackes mit Hämatoxylin blau wird, verhält sich das der noch weiter zu erwähnenden Räume anders.

Wie sich bei *Chr. vulgaris* hinten an die Hauptdrüse ein sehr dickwandiges, ganz lateral liegendes Stück anschließt, das 3 Kammern unterscheiden läßt, so entsteht auch hier ein Sack *d* (Fig. 65), der sich nur wenig nach vorn (Fig. 64), desto weiter aber nach hinten erstreckt (Fig. 66—68 *A*).

Querschnitt Fig. 59 zeigt den Schnitt zweier Anhangsdrüsen *A* und *B*. Drüse *A*, ventral gelegen und die größere von beiden, erstreckt sich ziemlich weit nach vorn (Fig. 62) und mündet, wie Fig. 60 zeigt, in die Drüse *B*. Ihre Wand enthält kubische Kerne. Drüse *B*, deren Inhalt (nach Einwirkung der Konservierung) das Aussehen von Fadenbündeln (Spermatozoen?) hat, steht, wie Fig. 61 erkennen läßt, mit dem vordern Teile der Hauptdrüse in Verbindung. Die Figg. 62 und 63 enthalten bei *f* den Querschnitt des Kanals, der in den Ductus ejaculatorius übergeht, während Fig. 67 *e* die Einmündungsstelle des Vas deferens darstellt.

Zur Darstellung des ausführenden Ganges dienen die Querschnitte Fig. 46 und 47. Der Ductus ejaculatorius mündet in eine Genitalspalte Fig. 46, welche seitlich die charakteristischen, weichen Borsten *A* trägt und ventral bei *B* den Querschnitt des Zahnes oder Hakens zeigt. Fig. 47 stellt den Querschnitt der Genitalmündung (*G*) dar.

5. *Hemerobius nervosus* F.¹⁾

Das Abdomen von *Hemerobius* besteht aus 10 Segmenten. Von den darin liegenden 6 Ganglien ist das letzte als Genitalganglion am größten und liegt im 7. Abdominalsegment.

Die beiden langgestreckten Hoden (Schema Taf. 27, Fig. 72 *t*) erstrecken sich vom Beginne des 7. Hinterleibsringes bis zum Beginne des 5. Sie bestehen aus je 5 Follikeln, von denen jeder von einer dünnen Haut umschlossen ist, die in das Innere des Follikels Septen sendet, dieses in Kammern teilend. Alle 5 Follikel umgibt eine gemeinsame, stärkere Hülle, die ein gelbliches, sehr feinkörniges Pigment enthält. Im ausgebildeten Zustande sind die Hoden so groß, daß ihre Querschnitte $\frac{2}{3}$ von dem des ganzen Abdomens einnehmen.

1) Vgl. McLACHLAN (15), p. 397.

Von jedem Hoden entspringt an dessen proximalem Ende ein Vas deferens (Schema Fig. 72 *Vd*), welches ziemlich dicht unter erstem entlang nach hinten zieht, etwas lateral gelagert ist und dort, wo der Anfang des Hodens liegt, nach oben biegt, um nun seitlich dicht neben dem im 8. und 9. Segment liegenden Drüsenkomplex (vgl. Querschnitt Fig 74 und 75 *Vd*) nach hinten zu gehen. Hier wenden sich beide Vasa deferentia nach innen und laufen nach der Medianebene, um nach einer ganz kurzen Biegung nach vorn in den Raum *Vs* zu münden. Dieser aber ist, wie sein Längsschnitt *Vs* Fig. 73 erkennen läßt, nur die starke Erweiterung des Vas deferens. Beide Erweiterungen liegen an den Innenseiten des Drüsenkomplexes, verlaufen dort zunächst schräg nach vorn und unten und biegen dann knieartig nach oben um (Fig. 73 *Vs'*), dabei enger werdend. Sie legen sich um den vordern, obern Teil der großen Drüse *A* im Schema Fig. 72 und münden in deren Dorsalteil. Der Längsschnitt Fig. 73 zeigt diese Stelle bei *p*. (In dem Querschnitt Fig. 74 ist bei *Vs* die Erweiterung des Vas deferens an der Stelle getroffen, wo sie nach außen und oben umbiegt, um dorsal verlaufend in die darüber liegende große Drüse zu münden, wie der Pfeil anzeigt.) — Das Vas deferens ist bis zu seiner Erweiterung sehr eng, sein Lumen im Querschnitte rundlich. Die Kerne in der Wandung sind kuglig. Die Wände der Erweiterung sind etwas stärker, ihre Kerne anfangs auch kuglig; weiterhin werden sie schwach cylindrisch.

Den Bau des großen Drüsenraumes, welcher die eben beschriebenen Kanäle aufnimmt, (Schema Fig. 72 *A*) veranschaulichen der Längsschnitt Fig. 73 bei *A* und die beiden Querschnitte Fig. 74 und 75 bei *A*. Ersterer zeigt, daß wir an dem Organ einen obern, dorsalen Raum (*A*) und zwei mit diesem breit zusammenhängende Ventralkammern *B* und *C* unterscheiden können, deren Wandungen histologisch differenziert sind. Die Kerne der Wandung des ersten ventralen Raumes sind deutlich cylindrisch, gehen aber allmählich nach dem zweiten hin in solche von mehr kugelförmiger Gestalt über. Während die Wand dieser beiden Teile nicht viel stärker ist als die der Erweiterung des Vas deferens, ist diejenige des Dorsalraumes durch ihre Dicke ausgezeichnet. Charakteristisch sind an diesem Teile zwei von ihrem obern, median gelegenen Wandstücke gebildete, tief in das Innere gehende Falten *a* in dem Querschnitte Fig. 74, durch welche drei Längsrinnen gebildet werden, die nach dem Ende der Drüse hin verstreichen.

Fig. 73 zeigt weiter bei *E* den Längsschnitt einer Drüsen-

abteilung, die durch ihre Kugelform ausgezeichnet ist und zum größten Teil in die eben beschriebene Hauptdrüse gestülpt ist (Schema Fig. 72 *E*). Mit ihr steht sie durch eine enge Mündung in Zusammenhang. Ihre Wand enthält kugelige Kerne. Das Secret ist (nach Einwirkung der Konservierung) von den Zellen strahlenartig nach innen gerichtet, ähnlich wie auch das des darunter liegenden Teiles der Hauptdrüse.

Ob ein Drüsenraum Schema (Fig. 72 *F*, Längsschnitt Fig. 73 *F*), als ein Divertikel der letztern anzusehen ist oder eine selbständige Anhangsdrüse darstellt, ist schwer zu entscheiden. Für die letzte Auffassung spricht die dünne Wandung dieses Stückes mit kleinen Kernen sowie ihre eingeschnürte Mündung in den letzten großen Drüsenraum (Schema Fig. 72 *G*), den Figg. 75 und 76 bei *G* im Querschnitte veranschaulicht.

Dieser, welcher kurz hinter der Mündung der eben erwähnten Anhangsdrüse mit der Hauptdrüse in Zusammenhang steht, ist, wie der (seitlich geführte) Längsschnitt Fig. 73 *G* zeigt, schwach knieförmig nach hinten gebogen. Das Ende dieser Biegung wendet sich nach der Mittel ebene des Abdomens hin, so daß ein Längsschnitt, welcher mehr medianwärts liegen würde, diesen kopfförmigen Teil allein schneidet. (Vgl. den Medianschnitt Fig. 83 bei *G*.) Auch diese Drüse hat, besonders in ihrem lateralen und ventralen Teile, eine verhältnismäßig starke Wandung. Die Zellkerne sind eiförmig und liegen da, wo die Wand dick ist, mit ihren Enden ineinander geschoben. Wie der Querschnitt Fig. 75 zeigt, bildet dieselbe eine schwach nach innen vorspringende Leiste, die kurz hinter der Einmündung (*a*) der Hauptdrüse auftritt, so daß an dieser Stelle ein kleines Divertikel (*b*) gebildet wird. Hinter der Mündung der Anhangsdrüse wird die Wand wieder glatt, und nun springen an derselben Seite zwei andere Falten in das Lumen der Drüse vor, dadurch drei kammerartige Räume bildend (Querschnitt Fig. 76 *G*).

Einer Darstellung der ausführenden Genitalwege geht zweckmäßig eine solche des Abdominalendes voran (Taf. 27, Fig. 69 und Fig. 70). An diesem fallen sofort zwei dreieckige Klappen (*A*) auf, die mit ihrem Grunde dem vorangehenden Segment aufsitzen und mit ihren Spitzen nach hinten und etwas nach unten gerichtet sind. Sie schließen die Analöffnung ein. Beide Klappen sind nach außen gewölbt und mit Borsten bedeckt, mit Ausnahme eines medianen Feldes (*a*), in welchem sich eine Gruppe von rosettenförmigen Gebilden liegt, die ebenso aussehen, wie sie S. 409 von *Rhaphidia* be-

schrieben und Taf. 25, Fig. 25 abgebildet sind. Das spitze Ende einer jeden Klappe ist spießförmig ausgezogen (Fig. 69 und 70 bei *s*), und darunter liegt ein kleiner Haken (*h*). Der ventrale Rand bildet einen pyramidenförmigen Fortsatz (*p*), dessen abgestumpftes Ende ein Büschel langer Borsten trägt, die nach unten und innen gerichtet sind.

Während das letzte Segment in dieser Weise ziemlich kompliziert gebaut ist, findet sich als Auhang des vorangehenden Genitalsegments nur eine unpaare Ventralschuppe (Fig. 69, 70 *B* und Fig. 71 isoliert), die nach unten halbkuglig gewölbt ist. Lateralklappen konnte ich nicht feststellen.

Die übrigen für die Genitalwege in Betracht kommenden Chitingebilde zeigt, etwas auseinander gebreitet und stärker vergrößert (Taf. 28, Fig. 85). Sie stehen in engem Zusammenhange mit der Genitalmündung und sind daher in Folgendem mit dieser beschrieben.

Zur Veranschaulichung dieser Verhältnisse dienen außer den Längsschnitten Taf. 28, Fig. 83 und 84 die Querschnitte durch das Abdominalende Fig. 76—82. — In dem ersten Querschnitte (Fig. 76) liegen rechts und links die Schnitte der am weitesten nach hinten gelegenen Drüsen (*G*). Der Raum zwischen ihnen (*H*) ist der aus beiden führende Genitalweg. Sein Querschnitt läßt an der septumähnlichen Einstülpung oben und unten dessen ursprüngliche Paarigkeit erkennen. An den Längsschnitten Fig. 83 und Fig. 84 kann man einen oberen Teil *A'* unterscheiden, in welchem die davor liegende dickwandige Drüse mündet, und einen untern *A*, aus welchem ein breiter Spalt *B* mit engem Lumen nach außen führt. Der obere Teil ist dünnwandig mit platten Kernen, der untere dicker mit mehr kubischen Kernen, und die ventrale Wand desselben sowie das Septum zeigen einen farblosen Chitinbelag, welcher in kleine Lappen und Falten gelegt ist. Die seitlichen Wände, welche den Drüsen dicht anliegen, sind sehr dünn.

Der oben erwähnte spaltförmige Ausführungskanal hat eine dünne Wand mit platten Kernen. Seine Mündung liegt hinter der Schuppe Fig. 69 *B*, Fig. 70 *B*. (Fig. 83 und 84 *C* im Längsschnitt, in welchem *G* der Rest der hintersten Drüse, *D* die basalen Teile der spitzen Enddornen sind.) Der Querschnitt Fig. 79 zeigt unter der ventralen Wand des Spaltes eine Lage zackiger Zellen (*m*) mit basal gelegenen, eiförmigen Kernen, die weiterhin wieder verschwindet. Die lateralen, nach oben gerichteten Teile des Spaltes (*n*) sind in viele Falten gelegt.

In dem Längsschnitte Fig. 83 liegt bei *F* ferner ein dünnwandiger Raum, welcher mit dem ausführenden Kanal in Verbindung steht, und dessen Inhalt, bei verschiedenen Individuen betrachtet, recht verschieden aussieht. Unser Längsschnitt zeigt eine Grundsubstanz mit gestreckten Kernen; in den Querschnitten Fig. 78 und Fig. 79 macht der Inhalt (*F*) den Eindruck von Fettkörpergewebe. Vielleicht haben wir es hier mit einem penisartigen Gebilde zu tun, das aber, ebenso wie eine Muskulatur des ausführenden Ganges, wenig entwickelt ist. Zu beiden Seiten dieses in der Medianebene liegenden Gebildes befinden sich, mit breiter Basis beginnend, 2 Chitingebilde, die nach außen in Form zweier gebogenen Haken endigen (Fig. 75 *E*; Fig. 84 *E* im Längsschnitte). Zu ihrer Basis gehen verhältnismäßig wenige Muskelfasern, die Fig. 80 bei *m* zeigt.

Die Gegend um das penisartige Gebilde stellen die Querschnitte Fig. 77, 78, 79 dar, das Chitingerüst derselben isoliert Fig. 85. Dieses besteht der Hauptsache nach aus drei Stacheln: zwei lateralen (*l*), mit den Spitzen nach innen geneigten und einem medianen (*m*). Während der letztere unter Bildung eines Kiels in eine breite Basis verläuft, sind die beiden ersten am Grunde mehr hakenartig und stehen hier mit 2 ungefähr bohnenförmig gestalteten Basalstücken (*b*) in Zusammenhang, wie solche, aber kleiner (*b'*), auch jederseits neben der Spitze des unpaaren Stachels liegen. Den letztern zeigt uns der Querschnitt Fig. 77 bei *E* im Längsschnitt. Die beiden Chitinstreifen *D*, welche daneben sichtbar sind, setzen sich in die beiden paarigen Stachel Fig. 78 *D* fort, welche das penisartige Gebilde einschließen. Die Chitinlamelle, welche die Stacheln trägt (in Fig. 85 ist sie ausgebreitet dargestellt), biegt sich, wie an dem Querschnitt Fig. 79 zu erkennen ist, hufeisenförmig um, dorsal den Kiel *K* bildend, um dann zu verstreichen.

Von der Basis jedes paarigen Stachels, welche von einer stark entwickelten Hypodermis umgeben ist, geht ein Muskelzug seitlich und schräg nach oben zur Segmentwandung (Fig. 77 *o*). Weiterhin bedeckt dieses Muskelbündel die ganze Außenseite des Stachels, um dann seine Fasern an eine Chitinlamelle (*e*) zu heften, welche seitlich von jedem Stachel auftritt (Fig. 78 *p*). Von dieser wendet sich ebenfalls ein Muskelzug (*q*) schräg nach der obern Körperseite hin, so daß also jene Chitinplatte den zuerst erwähnten Muskel eigentlich nur unterbricht. Von dem dorsalen Kiele gehen einzelne Fasern strahlenförmig zu den obern Kanten der erwähnten Chitinplatte (Fig. 79 *r*). Wie die Figg. 80, 81, 82 zeigen, verläuft außen von jeder Platte ein

Muskelzug *s* schräg nach unten zu den beiden großen Lateralklappen, während die Chitinplatten selbst hinter der Genitalmündung nach innen umbiegen, um mit einem spitzen Haken *t* in Fig. 82 zu enden. (Vgl. das Chitinskelet Fig. 69 und 70.) Von ihrem obern Teile gehen an dieser Stelle konvergierend zwei Muskelzüge (*u*) zu einer ventral gelegenen, mittlern Platte (*v*).

6. *Myrmeleon* L.¹⁾

Das männliche Genitalsegment von *Myrmeleon formicarius* L. (Taf. 26, Fig. 48) zeichnet sich durch zwei stark chitinisierte, ovale Lateralplatten *A* aus, welche sich nach der Dorsalseite (Fig. 49) hin verschmälern und in deren Mittellinie spitz zusammentreffen. Ventral schließt sich ein unpaarer zungenförmiger Anhang an, den Fig. 26 auf Taf. 25 von der Innenfläche gesehen und ausgebreitet darstellt. Während er nach seinem Ende hin zugespitzt ist, läuft seine Basis in zwei laterale Leisten aus, die mit einem starken Condylus (*a*) endigen.

Das Analsegment (Fig. 48 und 49 *B*) besitzt zwei seitliche, stark chitinisierte Klappen. Beim Auseinanderbiegen derselben bemerkt man zwischen ihnen ein Chitingerüst, welches Fig. 27, Taf. 25 stärker vergrößert darstellt, und von welchem die schwarzgefärbten Höcker *a* auch dem bloßen Auge auffallen. Sie hängen mit dem Verbindungsstücke *d* des Gerüstes zusammen, das jederseits in einen flügelartig verbreiterten Seitenteil *b* übergeht. — Zu erwähnen ist noch, daß die Chitinbedeckung des Körpers überhaupt von kleinen unregelmäßigen, schwächer chitinisierten Feldern unterbrochen ist, so daß sie unter dem Mikroskop netzartig geadert erscheint. In jedem Felde stehen zwei Borsten, und zwar je eine große, daneben eine kleine (Fig. 28).

Felder mit Rosetten finden sich weder auf den Analklappen noch sonst auf einem Teile des Abdominalendes von *Myrmeleon*.

Die weitere Beschreibung des innern Baues vom männlichen Genitalapparat bezieht sich auf *Myrmeleon formicalynx* F.

Die Hoden liegen jederseits vom Darmkanal im 8. Abdominalsegment und bestehen aus je 5 Follikeln, die durch Septen voneinander getrennt sind, welche von der dünnen Hülle des Hodens in dessen Inneres gehen. Über dieser Haut liegt aber noch eine bedeutend dickere Außenhülle mit platten Kernen, welche dicht mit äußerst

1) Vgl. v. SIEBOLD (8), p. 380; BRAUER (13), p. 394.

feinen Pigmentkörnchen angefüllt ist. Innerhalb dieser letztern Haut liegen auch noch die aus den Follikeln hervorgehenden, nur wenig gewundenen Vasa efferentia, und nach deren Vereinigung tritt aus der Hülle das Vas deferens hervor, das in ziemlich gerader Richtung an den Außenseiten der Drüsenorgane nach hinten läuft, hier einige Schlingen bildet und sich dann zur Ventralseite wendet, um in die Vesicula seminalis zu münden. Taf. 28, Fig. 93 zeigt bei *Vd* diese Stelle.

Die Vesicula seminalis mit ihren Kammern hat einen recht verwickelten Bau, der an einer Reihe charakteristischer Querschnitte klargestellt werden soll. Die hier dargestellten gehören der rechten Körperseite an, sind in der Reihenfolge von vorn nach hinten nummeriert (Taf. 28, Fig. 86—95), und die dazu gehörigen korrespondierenden Buchstabenbezeichnungen lassen den Zusammenhang der einzelnen Räume erkennen, welche hier der rechts liegenden Vesicula angehören. Fig. 86 zeigt den Querschnitt eines Drüsenrohres *a*, das weit nach vorn liegt und mit einer Anhangsdrüse in Zusammenhang steht, die am Schluß beschrieben ist. In der starken Wand jener Röhre liegen eiförmige Kerne. Ihr Secret wird (nach Alkoholbehandlung) durch Haematoxylin nicht gefärbt und hat einen gelblichen Schimmer. Nach kurzem Verlaufe mündet sie, wie Fig. 87 *a* zeigt, unter Einschnürung ihres Lumens und gleichzeitiger Wandverdickung, in einen Raum *b*, der sich noch etwas weiter nach hinten mit den andern Kammern vereinigt (Fig. 88 *b* und Fig. 89 *b*). Bevor die Einschnürung in Fig. 87 erfolgt, sind aber bereits Teile von drei andern Kammern (Fig. 87 *c, d, e*) aufgetreten. Der Raum *c* ist von den übrigen schon dadurch deutlich unterschieden, daß sich seine Zellen, welche kugelförmige Kerne enthalten, weit weniger intensiv färben als jene, und daß das noch schwächer gefärbte Secret in das Lumen der Kammer strahlenartig vorspringt. Der Raum *d* dagegen ist, besonders an seiner frei liegenden Außenseite, dickwandig, mit eiförmigen Kernen. Nachdem sich Drüsenraum *c* noch mit einem Fortsatze um die Außenfläche jenes letzten Teiles *d* gelegt hat, der bald verschwindet (Fig. 89 *c''*, 90 *c''*), gehen nun beide Räume *c* und *d*, wie die Schnitte Fig. 88, 89 u. 90 verfolgen lassen (in den folgenden sind sie nicht mehr einzeln bezeichnet), zu einer einzigen Kammer zusammen, nachdem auf der Medianseite noch eine Abteilung *c'* gebildet wurde, die hier von einer fast geraden Innenwand begrenzt wird, welche bei *s* einen scharf ausgeschnittenen Divertikel bildet. — Die Kammer *e* in Fig. 87, welche an ihrem Anfang durch ihre

gewundene Form sowie durch ihre sehr starke Wand auffällt, geht, wie in den Figg. 88, 89 u. 90 zu verfolgen ist, ebenfalls in den entstandenen Hauptraum c' über. An der Vereinigungsstelle sind die Kerne schlank cylindrisch und bleiben so an dieser Stelle bis weit nach hinten (Fig. 92).

Ganz hinten endlich bildet die Hauptkammer c noch einen letzten Nebenraum h (in Fig. 93, 94 u. 95) mit dicker Wand, deren Außenseite aus cylindrischen Zellen mit eiförmigen Kernen besteht, die sich von den benachbarten Stellen dadurch abheben, daß ihr Plasma weniger Farbstoff aufnimmt und die Kerne weiter voneinander entfernt sind.

Wenden wir uns zu dem kleinen Divertikel s zurück, der sich (Fig. 88) vom Raum c' abzweigt. Wie Fig. 89 und die folgenden verfolgen lassen, ist dieses Stück überall scharf von den andern Teilen abgesetzt. Seine Wand enthält schlank cylindrische Kerne. Er wird im Verlaufe nach hinten zu weiter (Fig. 92 s) und tritt dabei in Verbindung mit 2 Kammern, F (Fig. 90, 91, 92) und G (Fig. 92), die zu einem Raume zusammengehen, der sich noch ein Stück weiter nach hinten erstreckt (Fig. 93—96 F, G) und hier endet.

Der ganze Drüsenkomplex ist von einer schwachen Ringmuskulatur umgeben, welche in Gestalt eines dünnen Septums auch durch die Medianebene geht, die Organe beider Körperseiten trennend. Im Umkreis der Drüse e und in dem Raume zwischen ihr und den benachbarten Wänden ist sie ziemlich kräftig.

Wie am Anfange schon angedeutet worden ist, geht in den Beginn des Schlauches a (Fig. 86 u. 87) eine Anhangsdrüse, die sich vorn in 2 Stücke gabelt. Der Grund eines jeden liegt in der Nähe des Hodens. Die stark gefaltete Wand (Fig. 86 a) enthält große, eiförmige oder fast kuglige Kerne. Das Secret ist (nach Alkoholbehandlung) feinfasrig und färbt sich mit Hämatoxylin schwach bläulich.

Das Divertikel s , von dem vorher die Rede war, geht nach außen (hinten) selbständig weiter und führt zur Genitalmündung, wie die Figg. 93—95 zeigen, die mit einem jederseitigen Spalt s' beginnt. Letztere entsteht, indem beide Spalte, die anfangs in der Mittelebene liegen, weiterhin verschmelzen (Fig. 96 s'). Wie in Fig. 95 bei e zu erkennen ist, liegt dort, wo sie aus dem anschließenden Drüsensystem herausführen, ein aus cylindrischen Zellen mit länglich eiförmigen Kernen bestehender Epithelwulst. Beide Wülste verschmelzen dann zu einem einzigen, median gelegenen (Fig. 96 e),

welcher eine kurze Strecke weit das Dach des unpaaren Raumes bildet, dessen Wand eiförmige Kerne enthält und dorsal und ventral zwei Rinuen (Fig. 96 *a* und *b*) bildet. Dieser Raum steht durch eine enge Spalte (Fig. 96 *c*) mit dem eigentlichen Ausführungskanal (Fig. 96 *d* und Fig. 97—99 *d*) in Zusammenhang, dessen Wandung in wellige Längsfalten mit eiförmigen Kernen gelegt ist. Während die Wände anfänglich oben und unten nahe beieinander liegen, so daß das Lumen dazwischen zusammengedrückt erscheint, weichen sie weiterhin (Fig. 98) auseinander, um schließlich ein dreiseitiges Lumen zu umschließen (Fig. 99) und vor der Mündung (Fig. 100 u. 101 *d*) noch jederseits einen Divertikel zu bilden. Den Ausführungsgang der Genitaldrüsen in Fig. 96 sowie den eigentlichen Ausführungskanal *d* umgibt eine nicht sehr starke Ringmuskulatur, die auch die Drüse *F*, *G* mit einschließt. Sie begleitet den Gang bis zur Mündung, dabei allmählich sehr dünn werdend.

Hinter dem Epithelwulst *e* in Fig. 96 tritt in dem ausführenden Genitalraume ein Gebilde auf, das einen herzförmigen Querschnitt besitzt (Fig. 97 *f*). Sein breiterer Teil liegt dorsal; das ventral gerichtete scharfe Ende geht in einen stark chitinisierten Stachel *g* über, welcher dort liegt, wo die enge Verbindung des eigentlichen Ausführungsganges mit dem unpaaren Ausführungsgang des Genitaldrüsensystems zu finden ist. Mit der Erweiterung des erstern wird dieses Gebilde kleiner, und, wie Fig. 98 darstellt, entstehen daraus schließlich zwei Zellenplatten, die in die Wände des Genitalganges übergehen.

Bei der Beschreibung des Abdominalendes wurde eines Chitingebildes gedacht, das zwischen Anal- und Genitalöffnung gelegen ist (Taf. 25, Fig. 27). Die Figg. 100—103 stellen dar, welche Lage und welchen Zusammenhang dasselbe mit dem Innern des Abdomens hat. Fig. 100 zeigt bei *a* jederseits den Schnitt einer Chitinleiste desselben, an welche sich ein ziemlich kompliziertes Muskelsystem setzt, dessen weitem Verlauf Fig. 101 darstellt (*d* ist, wie vorher erwähnt, der Querschnitt des Genitalausführungsganges). In Fig. 102 sehen wir die beiden seitlichen, median verbundenen Stücke *b* auftreten (vgl. das Gebilde Taf. 28, Fig. 85 von *M. formicarius*), an deren Ventralteilen sich die starken Muskelmassen *c* und *e* heften. In dem Schitte Fig. 103 endlich ist der Rest der Seitenstücke *b* getroffen, an deren Enden sich die nach außen divergierend verlaufenden Faserbündel *f* heften. Zwischen diesem Chitingerüste und dem Enddarme liegt ein hohler Raum (Fig. 103 *g*).

Weiblicher Genitalapparat.

1. *Sialis lutaria* L.¹⁾

Die letzten drei Segmente des 10gliedrigen Abdomens der weiblichen *Sialis* (Taf. 28. Fig. 107 und 108) bilden zusammen einen Kegel. Segment 8 (*a*) hat die Gestalt eines schmalen Ringes, der auf der Dorsalseite einen nach hinten geöffneten Ausschnitt zeigt und ventral in der Mittellinie in derselben Richtung einen zungenförmigen Fortsatz (Fig. 107 u. 108 *b*) trägt, welcher, stärker vergrößert, in Fig. 111 bei *a* von seiner Außenseite, bei *b* von der Innenfläche her dargestellt ist. Unterhalb ihres Endes ist diese Zunge außen dicht mit äußerst feinen Borsten bekleidet. Auf jeder Seite dieses Segments ist, was aber erst an stärker vergrößerten Macerationspräparaten deutlich sichtbar wird (Fig. 108), das Stigma eigenartig ausgebildet, wie Fig. 110 (hier das der linken Körperseite) wiedergibt. Es wird von einer flachen, halbringartig gebogenen Leiste *l* umgrenzt, deren Biegung nach der Medianebene hin liegt. Wie dieselbe Zeichnung bei *m* darstellt, entspringt an dieser Leiste ein ausgehohlter, an der Spitze nach außen umgebogener und nach vorn gerichteter Haken. Seitlich erhebt sich ein hohler, zugespitzter Kegel (*n*). Die Umgebung des Stigmas ist mit sehr feinen, dicht gedrängt stehenden Stacheln besetzt, zwischen welchen stärkere und lange Borsten (*p*) stehen, deren Grund auf einer gewellten, schwach leistenförmigen Erhebung artikuliert.

Das Genitalsegment (Fig. 107 *c*) zeigt Fig. 108 *c* in maceriertem Zustande, von der Ventralseite gesehen. Man erkennt an dem Chitinskelet, daß es aus zwei stärker chitinisierten Stücken besteht, welche ineinander geschoben werden können. Ventral liegen die in Fig. 108 stark auseinandergesetzten Wände so aneinander, daß sie einen Spalt (*t*) bilden, der sich bis zum Segmentende erstreckt. (Seine Querschnitte zeigen die Figg. 114, 115 u. 116 bei *t*.) In welcher Beziehung die Genitalmündung zu ihm steht, ist weiter unten dargestellt.

Das Analsegment liegt über dem Genitalsegment, und zwar so, daß es nicht sichtbar ist, wenn man das Abdominalende von *S. lutaria* von der Ventralseite her betrachtet.

1) Vgl. DEGEER (1), p. 378; SUCKOW (2), p. 379; BURMEISTER (4), p. 379; FREY-LEUCKART (7), p. 380; LÖW (10), p. 382; McLACHLAN (15), p. 396; GROSS (16).

Das weibliche Abdominalende von *Sialis fuliginosa* P. zeigt nicht wie das männliche so charakteristische Unterschiede im Vergleich mit dem der eben beschriebenen Art. Wie ein Vergleich der beiden Figg. 107 (*lutaria*) und 109 (*fuliginosa*) erkennen läßt, ist das 8. Sternit von *S. fuliginosa* ebenfalls schmal. Die beiden jederseits gelegenen Stigmen zeigen aber eine andere, einfachere Ausbildung ihres Chitingerüsts (Fig. 110 von *S. lutaria*, Fig. 112 von *S. fuliginosa*), und die kleine, ventrale Zunge desselben Segments von *S. lutaria* (Fig. 107 *b*) fehlt bei der andern Art ganz, während hier unterhalb der betreffenden Stelle ein schwach elliptischer, längs gerichteter Eindruck (*b*) wahrzunehmen ist. — Auch das 9. Segment ist bei beiden Arten im weiblichen Geschlecht in entsprechender Weise chitiniert, aber bei *S. fuliginosa*, abgesehen von der Größe, am Ende mehr abgerundet.

Betrachtet man das Abdomen von *S. fuliginosa* von der untern Seite aus, so ragt das Analsegment über das kegelförmige Genitalsegment, im Gegensatz zu *S. lutaria*.

Von den beiden Ovarien von *S. fuliginosa* gibt GROSS (16) Folgendes an: „Die sehr zahlreichen Eiröhren sind von einer gemeinsamen, peritonealen Hülle umschlossen. Die langen Endfäden sind an der gemeinsamen Hülle befestigt.“ Dann folgt eine ausführliche Beschreibung der Eiröhren und Endkammern.

Die folgende weitere Darstellung bezieht sich wieder auf *S. lutaria*. Die paarige Oviducte zeichnen sich durch große, schmale, einspringende Längsleisten mit sekundären Lappen aus. Vor ihrer Vereinigung tritt auf ihrer Außenfläche eine starke Ringmuskulatur auf. Der unpaare Ausführungsgang ist außerordentlich kurz.

Die nun zu beschreibenden Räume des Genitalapparats und ihre Anhänge fallen, besonders wenn man den komplizierten Bau der männlichen Organe in Betracht zieht, durch ihre verhältnismäßig geringe Entwicklung auf und sind ältern Beobachtungen (Löw 10) aus diesem Grunde entgangen.

Betrachten wir zunächst den Längsschnitt Taf. 29, Fig. 105, der ziemlich durch die Mittelebene des Abdominalendes geht. Im untern Teile desselben sieht man zunächst einen Drüsensack *A*, dessen dicke Wände in große Falten gelegt sind. Die innere Hälfte der aus spindelförmigen Zellen bestehenden Wandung enthält länglich eiförmige Kerne und färbt sich leicht, während die periphere Hälfte nur wenig Farbstoff (Hämatoxylin) aufnimmt. Dieser Sack setzt sich, kleiner und enger werdend und zwischen den paarigen Oviducten liegend,

fort und bildet nun jederseits dort, wo die weiter unten erwähnten kolbigen Gebilde liegen, eine taschenartige Erweiterung, die nicht so weit nach vorn reicht als das verlängerte Mittelstück. Alle Teile stehen weit offen miteinander in Verbindung. Das Drüsensecret wird (nach Alkoholbehandlung) durch Hämatoxylin intensiv blau gefärbt.

Die Wände dieses Drüsensackes gehen, wie derselbe Längsschnitt (und Fig. 106) zeigt, histologisch ziemlich unvermittelt in den dahinter sich anschließenden, ausführenden Raum *B* über, dessen Wand in zahlreiche kleine Falten und Lappchen mit farblosem Chitinsaum gelegt ist. Die Kerne derselben sind kleiner als die des zuvor beschriebenen Sackes und kurz cylindrisch. Nach dem Ausgang zu, besonders an dessen Dorsalseite, treten an Stelle der kleinen Lappchen größere Leisten mit bedeutend dickerm Belag aus farblosem Chitin, unter dem cylindrische Zellen liegen (*m*). Die ventrale Mündungslippe trägt außerdem einen Belag von sehr feinen Zähnen (Fig. 105 *n*). Die Umgebung der Zellkerne ist in der Wandung dieses Ausführungsraumes, besonders unter den feinen Lappen, so dicht von gelbbraunen Pigmentkörnchen angefüllt, daß es oft schwer ist, die Kerne selbst zu erkennen.

Kurz hinter der Mündung der Oviducte springt nun in den eben beschriebenen Raum jederseits von dessen Dorsalseite her und ziemlich weit seitlich gelegen ein kolbenförmiges Gebilde vor, das den zuerst beschriebenen Drüsensack *A* von dem Vestibulartheile abscheidet. Fig. 113 zeigt bei *C* im Querschnitt die Lage dieses Kolbens, Fig. 106 *C* einen solchen im Längsschnitt, Fig. 105 *C* dessen Rest in einem der Medianebene nahe gelegenen Schnitt. Jeder Kolben ist wie die angrenzende Wand in zahlreiche Falten gelegt, deren Kerne sich von denen des erstern auch nicht unterscheiden. Auf der Oberfläche ist er dicht mit feinen Stacheln besetzt, und man hat den Eindruck, als könne er durch eine Art Erektion stark ausgedehnt werden.

In seinem Innern liegt ein ganz kleiner, hufeisenförmig gekrümmter Kanal mit kubischen Kernen in seiner Wandung (Fig. 106 *D* und Fig. 113 *D*), der in die Ausbuchtung bei *E* einmündet.

In dem nahe der Mittelebene geführten Längsschnitt Fig. 106 findet sich ferner dorsal über dem Ausführungsgang ein Divertikel *F*, von welchem nach hinten zu jederseits eine taschenartige Fortsetzung ausgeht, wie die Querschnitte Taf. 28, Fig. 114 und Taf. 29, Fig. 115 bei *F* darstellen. Die Dorsalwand derselben zeichnet sich

durch ein dickes Drüsenpolster aus, dessen schlank cylindrische bis spindelförmige Zellen schlank eiförmige Kerne enthalten, die im basalen Teile derselben liegen. Die periphere Schicht der Zellen des Polsters färbt sich kaum, läßt aber einen schmalen Saum (Chitin?) erkennen.

Alle diese Teile übertrifft an Ausdehnung ein mit seinem Grunde bis ins 7. Abdominalsegment reichender Sack, der unpaar ist, dicht unter dem Rücken liegt und die halbe Breite des ganzen Abdomens einnimmt. Seine Wandung ist aber nur dünn, mit platten Kernen darin (Querschnitte Taf. 28, Fig. 117 *G* u. Fig. 122 *G*). Charakteristisch für erstere sind außen liegende Zellengruppen (Fig. 122 *H*), die äußerlich Ähnlichkeit mit den Fettkörperzellen der Umgebung haben, aber etwas größer sind und ein dunkles Plasma zeigen. Das Innere des großen Sackes enthält unregelmäßig gestaltete Körner (nach Einwirkung von Alkohol auf das Secret), wie in Fig. 122 dargestellt ist. Beim Eröffnen der Drüse erscheinen sie rötlich; unter dem Mikroskop sind sie undurchsichtig und erscheinen schwarz. Dieser „mit einer schwärzlichen Flüssigkeit gefüllte Anhang“ wird auch bereits durch v. SIEBOLD (8) erwähnt.

Bisher ist noch nicht von dem diese einzelnen Teile umgebenden Muskelbelag die Rede gewesen, weil sich dessen Verteilung besser unter Bezugnahme auf die beschriebenen Genitalräume und deren Querschnitte im Zusammenhange darstellen läßt. Nur die starke Ringmuskulatur der paarigen Oviducte wurde erwähnt. Sie steht auf den einander zugewendeten Wandungen dieser Kanäle mit den Längsfasern in Zusammenhang, welche den zwischen den Oviducten liegenden unpaaren Fundus der dickwandigen Drüse *A* in Fig. 105 und 106 umgeben, und ist hier am stärksten entwickelt, wird aber im weitem Verlauf der Oviducte auch an deren Lateral- und Dorsalwand stärker, während weiterhin von ihrer der Drüse zugekehrten Seite Fasern nach oben und etwas nach außen zum Tergit verlaufen. Im weitem Verlaufe beginnt auch die Ringmuskulatur des großen, dünnwandigen Dorsalsackes *G* in Fig. 122, die aber auf der Oberseite nicht geschlossen ist, sondern, wie dieselbe Figur zeigt, jederseits zum Tergit geht und noch mehr nach hinten auf der Ventralseite eine Kreuzung der Fasern aufweist, zwischen welchen ein dünnes Längsfaserbündel *L* verläuft. In dieser Region des Genitalapparats ist nun der Raum zwischen den Oviducten, den kolbenförmigen Körpern und der dickwandigen Drüse dicht von Muskelmassen angefüllt, während der Muskelbelag ventral nur unter

der letztern etwas entwickelt ist. — Dann treten Querfasern in die beiden stark gefalteten Kolben und deren Lappen hinein, zwischen welchen der sehr kurze, unpaare Ausführungsgang der beiden Oviducte liegt, der mit dem Genitalvorraume weit offen in Verbindung steht.

Während nun bei Betrachtung von weitem Querschnitten jene Kolben allmählich verschwinden, bekommt der Ausführungsgang die Form eines liegenden Kreuzes; die so entstehende Genitalmündung ist von einer dünnen Längsfaserschicht und von einer dicken Ringmuskellage umschlossen. Die darüber liegende Dorsaldrüse dagegen hat ihren Muskelbelag verloren.

Dann verschwindet allmählich die Ventralwand dieses Ganges; ihren Rest zeigt der Querschnitt Fig. 114 *V*, und darunter liegt nun ein weiter Raum, der sich unten bei *t*, dem Querschnitt der langen Genitalspalte (vgl. Fig. 107 *t*), öffnet. Inzwischen sind dorsal die beiden Wülste (*M* in Fig. 114 u. 115) aufgetreten, über denen je eine weite Trachee verläuft. Sie schließen sich allmählich nach unten ab, und es entstehen auf diese Weise die beiden Taschen *F* in Fig. 115 (vgl. Längsschnitt Fig. 106 *F*). Das Dach des Vorraumes über der Genitalspalte *t* ist nun platt geworden (Fig. 115), und darüber hin spannen sich Muskelfasern (*N*), die bis zu den lateralen Seiten des Sternits gehen. Die darüber gelegene große Dorsaldrüse hat sich inzwischen zu einem Ausführungsgang (Fig. 115 *G*) verengt, der sich abermals mit einer Ringmuskelschicht umgibt. Während nun die Genitalspalte immer schmaler wird, mündet dieser Gang in letztere, indem sich seine Muskulatur noch eine Strecke weit bogenartig darüber fortsetzt, wie der Querschnitt Fig. 116 darstellt.

Es fragt sich, welche von den beschriebenen Organen des Genitalapparats als Bursa copulatrix und als Receptaculum seminis anzusehen sind. In SIEBOLD-STANNIUS' Lehrbuch (8) finden wir die Bemerkung, daß die Scheide zwei seitliche, als Samentaschen fungierende, blindsackförmige Ausstülpungen besitzt. Diese Anschauung scheint insofern richtig zu sein, als ich die beiden Divertikel hinter den mehrfach erwähnten Kolben (Längsschnitt Fig. 106 *E*) dicht mit Spermatozoen angefüllt fand und daß in diese Räume auch die kleinen, in den Kolben gelegenen Anhangsdrüsen *C* münden. Der Stachelbesatz der Kolben und ihrer Umgebung spricht in Hinsicht auf die bei vielen andern Insecten vorkommenden Gebilde dieser

Art am Beginn der Bursa, daß diesem Teile bei *Sialis* die Funktion einer Bursa copulatrix zukommt.

2. *Rhaphidia notata* F.¹⁾

An dem 10gliedrigen Abdomen von *Rhaphidia* ist der ventrale Teil des 9. Segments in die bekannte Legeröhre umgewandelt. Das kleine 10. Segment (Taf. 29, Fig. 117 u. 119 a), welches die Analöffnung enthält, liegt über dem vorhergehenden und dem Ursprunge der Röhre. Seine Seiten tragen (bei a') wie bei den bisher behandelten Formen (ausgenommen *Sialis*) eine Anzahl jener mit je einer Borste versehenen Rosetten, wie sie Taf. 25, Fig. 25 vom Männchen abgebildet sind.

Das Chitingerüst der Legeröhre des Genitalsegments (Fig. 117 u. 119 b) besteht aus zwei dorsalen, symmetrischen Teilen (f) (Fig. 117 stellt nur den linken dar) und einem von ihnen eingeschlossenen, ventralen Stück (Fig. 119 e). Erstere bilden zusammen eine ventral der Länge nach offene Scheide, welche dorsal in der Mittellinie, wo beide Stücke miteinander verwachsen sind, eine tiefe Längsfurche zeigt, wie an den Querschnitten (Fig. 129 u. 130) bei m zu erkennen ist. Die Chitindecke bildet Verstärkungen in Form nebeneinander liegender, querer Plättchen, die durch schmale, geringer chitinisierte Felder getrennt sind, und trägt spärliche, kleine Borsten. Das Ende jeder Scheidenhälfte ist löffelförmig und mit einem länglich eiförmigen, sehr zarten Anhang versehen, der mit wenigen, ganz feinen Borsten besetzt ist (Fig. 118).

Das unpaare ventrale Stück (Fig. 119 e) beginnt kahnförmig, durch eine Leiste jederseits mit dem Segment verbunden. Der feine Faden, in welchen es ausläuft, liegt in der von den beiden Dorsalstücken gebildeten Scheide und wird hier durch je eine Längsleiste derselben, die in eine entsprechende Furche des Ventralstückes passen, in seiner Lage gehalten. Diese Leisten rufen an dem Legerohr die Fig. 117 bei c bemerkbare Chitinverstärkung hervor.

Das Sternit des 8. Segments (Fig. 117 d) liegt in Form einer quergestellten Schuppe über dem Ursprunge der Legeröhre, die Copulationsöffnung bedeckend.

Die Ovarien von *Rhaphidia* habe ich nicht untersucht, und auch

1) Vgl. DEGEER (1), p. 378; BURMEISTER (4), p. 379; SCHNEIDER (6), p. 380; v. SIEBOLD (8), p. 380; LÖW (10), p. 382; BRAUER (13); McLACHLAN (15), p. 396.

GROSS berichtet nichts darüber. Nach Löw (10) sind sie büschelförmig, im Gegensatz zu andern Neuropteren, deren Ovarium kammförmig ist. BRAUER (13) dagegen gibt für *Rhaphidia* ein büschelförmiges Ovarium wie auch bei *Sialis*, *Mantispa* und *Drepanopteryx* an.

Die paarigen Oviducte haben in ihrem Anfange eine dünne Wand mit platten Kernen. Nach der Stelle hin, wo sie sich zum Oviductus communis (Schema Fig. 120 und Längsschnitt Fig. 121 *Od*) vereinigen, treten allmählich wenige niedrige Längsleisten auf, die aber nach und nach zahlreicher werden, während die Wand selbst dicker und ihr Chitinbelag stärker wird. Vor letzterm, dessen Rand etwas gezackt erscheint, hebt sich die Zellschicht mit ihren nunmehr gerundeten Kernen deutlich begrenzt ab (Querschnitt Fig. 123). Außen ist auf dem unpaaren Oviduct inzwischen ein dünner Muskelbelag aufgetreten. Noch weiterhin nehmen die Zellen der Wand Cylinderform an mit ebenso gestalteten Kernen; die äußere Muskulatur wird stärker, und so geht der Gang in einen Vorraum über, den der Längsschnitt Fig. 121 *V* zeigt, und in den auch die andern Genitaldrüsen münden.

Die Querschnitte Taf. 29, Fig. 125—127 lassen bei *V* erkennen, wie dieser Vorraum, breiter werdend, nach außen mündet, während die um den unpaaren Oviduct befindliche Ringmuskulatur verschwindet, und wie an seine Dorsalseite schräg von oben her kommende Faserbündel *m* treten, die zum Teil in die Lappen, welche die Mündung seitlich begrenzen, verlaufen.

Der Längsschnitt Fig. 121 zeigt eine für *Rhaphidia* charakteristische Eigentümlichkeit: eine doppelte Genitalöffnung. Der soeben beschriebene, breite Ausführungsgang, den im Mündungsgebiete eine starke Chitinlage auskleidet und dessen Hypodermis mit cylindrischen Kernen hier ebenfalls stark entwickelt ist, führt nämlich im 8. Segment des Abdomens nach außen und bildet hier die Copulationsöffnung *G*. Nach hinten zu aber setzt sich ein zweiter, sehr enger Gang (Fig. 121 *G'*) aus dem Vorraume in die Legeröhre hinein fort (Querschnitte Fig. 125—129 *G'*), in dessen Lumen Längsleisten mit feinen Läppchen ragen. Sie enthalten eiförmige, zugespitzte Kerne (stärker vergr. Fig. 125 *a*). Der Gang endigt an der Spitze der Legeröhre als sehr enger Kanal, bei dessen Erwähnung auch Löw (10) seiner Verwunderung Ausdruck gibt, wie die großen, langgestreckten Eier hindurchtreten können.

Zur Veranschaulichung der Lage und Gestalt der in den Genitalvorraum mündenden Anhangsdrüsen dient, im Vergleich mit dem

Längsschnitt Fig. 121, das Schema Fig. 120. Es zeigt zunächst bei *A* dorsalwärts einen geräumigen, verhältnismäßig dünnwandigen Sack. Seine mit platten Kernen versehene Wand springt nur wenig in das Lumen vor in Gestalt von niedrigen Leisten und Falten, die da am zahlreichsten entwickelt sind, wo dieser Sack, die Bursa copulatrix, in den benachbarten, nach außen führenden Raum *B* führt. Der Fundus der Bursa trägt, wie das Schema bei *A'* andeutet, ventral einen kleinen, blind endigenden Schlauch. Der aus der Bursa führende Raum *B* im Schema, den der Längsschnitt gleichfalls bei *B* zeigt und dessen Ausführungsgang im Querschnitt Fig. 124 bei *B* getroffen ist, ist, namentlich in seinem Hauptteil, durch den starken Chitinbelag seiner Wandung ausgezeichnet, in der länglich eiförmige Kerne enthalten sind. Auch hier ist die hypodermale Zellschicht von der Chitinlage ziemlich scharf abgegrenzt. Die Innenwand ist in große, abgerundete Falten und Lappen gelegt, die das Lumen ziemlich stark verengen. Außen findet sich eine dicke Lage von Ringmuskeln.

Das Receptaculum seminis (Schema Fig. 120 *R*, Längsschnitt Fig. 121 *R*), unter dem eben beschriebenen Ausführungsgang der Bursa gelegen, ist eiförmig. In den Schnitten fällt es durch seine kräftig entwickelte Wandung auf, die aus sehr schlanken, cylindrischen Zellen gebildet wird, in denen spindelförmige Kerne liegen. Wie das Schema zeigt, hat es am proximalen Ende einen blindsackartigen Fortsatz *r*. Jederseits trägt es ferner einen kurzen, akzessorischen Drüsen Schlauch *r'*, schon von v. SIEBOLD (8) hervorgehoben. Alle Teile sowie auch der breit entspringende, knieförmig umgebogene Ausführungsgang (Längsschnitt Fig. 121 *D*) zeigen den Bau des Hauptteils.

Der Ausführungsgang des Receptaculums geht schräg nach unten, legt sich über den unpaaren Oviduct und wird immer enger, seine Wand dementsprechend dünner, wie der Querschnitt Fig. 125 bei *D* veranschaulicht. Eine Ringmuskellage umschließt ihn, deren Fasern mit denen des vestibularen Ausführungsganges im Zusammenhang stehen, und er ist in derselben gleichsam eingebettet. Wie derselbe Schnitt zeigt, ist auch die Muskulatur des unpaaren Oviducts durch ein jederseitiges Querfaserbündel *n* mit der Muscularis des Vestibulums verbunden.

Querschnitt Fig. 126 stellt weiter das Lageverhältnis der Copulationsöffnung zu dem Kanal innerhalb der Legeröhre dar. Wir sehen außen die Schnitte derjenigen Teile des Genitalsegments, aus welchen die von den paarigen Längsstücken gebildete Scheide der

Röhre hervorgeht, während das dazwischen liegende Stück den Beginn des eingeschlossenen unpaaren Ventralteiles darstellt, welches darin so eingefügt ist, wie Fig. 128 bei *e* zeigt (vgl. S. 429). Bei *D* in Fig. 126 hat sich der in Fig. 125 noch sehr enge Ausführungsgang *D* des Receptaculum erweitert und mündet in den darunter liegenden, nun ebenfalls sehr eng gewordenen Oviduct *G*. Das darüber gelegene, halbkreisförmige, jederseits offene Mündungsgebiet, zu dessen Dach die beiden schräg verlaufenden Muskelbündel *m* verlaufen, gehört der Copulationsöffnung an. In den Figg. 127—130 ist zu erkennen, daß die Oviductöffnung *G'*, je weiter nach dem Ende zu desto mehr, auf eine gekrümmte, von oben nach unten gerichtete Spalte reduziert wird, die unten durch das unpaare Mittelstück der Legeröhre geschlossen ist. Fig. 129 gibt einen Querschnitt wieder, wie er sich gleich bleibt im ganzen Verlaufe der Röhre, die von Längsfasern durchzogen wird, und in welcher jederseits eine Trachee verläuft (Querschnitt Fig. 128).

3. *Chrysopa perla* L.¹⁾

Während bei den Männchen von *Chr. perla* und *Chr. vulgaris* im Bau des innern Genitalapparats auffallende Verschiedenheiten festzustellen waren, sind dessen Organe beim weiblichen Geschlecht in ihren wesentlichen Teilen sehr gleichmäßig gebaut.

Das Chitingerüst des Endes des aus 10 Ringen bestehenden Abdomens von *Chr. perla* (Taf. 29, Fig. 131) ist verhältnismäßig einfach gestaltet. Das Genitalsegment trägt unten zwei gerundete, am Hinterrande ganz wenig ausgezogene Klappen *J*, die mit der Ventralwand in Zusammenhang stehen. Es liegt auf der Ventralseite dem vorangehenden 8. Segment dicht an. Zieht man es aber von diesem weg und etwas nach oben, so erscheint hier in der zwischen beiden Ringen entstehenden Lücke ein kleiner, unpaarer Anhang, den Fig. 132 ausgebreitet, von der Fläche gesehen und etwas stärker vergrößert wiedergibt. Bemerkenswert sind die an seinem Ende liegenden Höcker mit dem dazwischen befindlichen Ausschnitt.

Die beiden Seitenflächen des Analsegments *A* tragen bei *a* je eine Gruppe der schon in den andern Beschreibungen erwähnten Rosetten, die hier von einem Chitiring vollständig umgeben sind.

Beim lebenden Tiere liegen diese Teile des Abdominalendes so dicht mit ihren Rändern aneinander, daß sie auf der schräg nach

1) Vgl. Löw (10), p. 384; Gross (16).

vorn und unten gerichteten Ventralfläche (und Hinterfläche) des Abdomens eine geschlossene Längsspalte bilden. Die charakteristischen Teile sind nur an Macerationspräparaten deutlich zu erkennen.

An solchen fällt ganz besonders ein auf der innern Ventralseite des 9. Segments liegendes, kugelförmig gekrümmtes Chitingebilde von schwarzbrauner Farbe (bei *Chr. vulgaris* ist es schwach gelblich) auf mit einem schwanzartigen, nach seinem Ende zu heller werdenden Anhang, dessen äußere Fläche dicht mit kleinen Höckerchen besetzt ist (Fig. 133). Es ist das Chistinskelet des unten beschriebenen Receptaculum mit seinem Ausführungsgang.

Das Genitalganglion findet sich im 8. Segment.

Die aus 8 Eiröhren zusammengesetzten Ovarien beider *Chrysopa*-Arten sind in neuerer Zeit von GROSS (16) genauer beschrieben worden.

Der unpaare Ausführungsgang, zu dem sich die beiden Oviducte vereinigen, zeigt anfangs eine fast glatte Innenwand mit schwach zylindrischen Kernen, die sich aber bald in eine Anzahl wellenförmiger Falten legt (Längsschnitt Fig. 134 *Od*), in denen die Kerne schlanker sind, am meisten an der Stelle, wo der Gang in die Mündung übergeht und diese Falten wieder aufhören. Das letzte Ende derselben (Längsschnitt Fig. 134 bei *M*) ist in Längsfalten gelegt. Zwischen diesem Teile und dem vorher erwähnten Abschnitt des Oviducts aber ist dieser in eigenartiger Weise ineinander geknäult, wie einige Schnitte davon in derselben Figur bei *N* erkennen lassen. Das Lumen der Windungen ist eng; die Kerne in der Wand sind rund, fast eiförmig.

Die Figur zeigt weiter bei *B* den Längsschnitt eines Sackes, der Bursa copulatrix, dessen von einer starken Lage farblosen Chitins mit darunter liegender großkerniger Hypodermis ausgekleidete Wand in große Falten gelegt ist. Sein Grund biegt nach hinten um und geht in Gestalt eines engen Kanals mit ähnlich beschaffener Wandung in das Receptaculum seminis über, dessen auffallendes Chitinskelet bereits erwähnt wurde, und das auch an Schnitten durch seine starke Entwicklung auffällt.

Dieser Teil besteht aus einem Rohr, das schneckenartig eingerollt ist und dessen beide Windungen zusammen wie eine abgeflachte Kugel aussehen. Fig. 142 zeigt einen Teil desselben (*R*) im Längsschnitte an der Stelle, wo die Bursa copulatrix *B* mit ihm in Zusammenhang (*b*) steht. Der innere, gelbbraune Chitinbelag ist, wie erwähnt, sehr dick, ebenso die darunter gelegene Hypodermis, welche diese Eigenschaft besonders da zeigt, wo die Kammer in ihren

Ausführungsgang übergeht, von dem die Figg. 142 *D* und 140 einen Schnitt zeigen. Die hypodermalen Zellen sind hier sehr schlank cylindrisch. Die Kerne sind kuglig und liegen im Zellgrunde. Das Plasma ist strahlenartig nach innen gerichtet. Der Kanal biegt vom Hauptraume aus ventral und nach hinten um, hier einige Windungen bildend.

Indem er allmählich enger wird, verschwindet die eine Hälfte seiner Wandung, so daß von ihr nur noch ein rinnenförmiges Halbrohr bleibt, das aber noch immer denselben Bau wie vorher zeigt. Dieses legt sich nun an die dorsale Wand des Ausführungsganges des Oviducts so an, wie der Längsschnitt Fig. 134 bei *R* zeigt, dessen Wand begleitend und mit ihm nach außen mündend.

Der Vorraum, in welchen die beschriebenen Genitalkanäle gehen, bildet kurz vor seinem Ausgang, wo er innen durch starke Lappen und Falten mit dicker Lage farblosen Chitins ausgezeichnet ist, eine ziemlich tiefe Tasche mit ebensolchen Bildungen (Längsschnitt Fig. 134 *C*). Der distale Teil der die Genitalmündung begrenzenden ventralen Körperwand zeigt unter einer leistenartigen, zugeschärften Zunge *l* einen Hohlraum, in welchen der wulstige und abgerundete Rand des proximalen Teiles *p* hineinragt.

Dorsal über allen diesen Teilen, der Wand der Bursa copulatrix ziemlich dicht anliegend, findet sich eine weit nach vorn reichende große Anhangsdrüse (Fig. 134 *A*). Bei jüngern Individuen sind ihre Wände stark zusammengefaltet und liegen innen ziemlich dicht nebeneinander. Im Zustande der Secretion dehnt sich aber das Organ so aus, daß es nur noch wenige Falten zeigt, wie die erwähnte Figur darstellt. Die Zellen, welche die Wand dieser Drüse zusammensetzen, sind cylindrisch und flammenartig gebogen. Die schlank eiförmigen Kerne liegen im basalen Teile derselben (Fig. 135 stärker vergrößert).¹⁾ Die Mündung des Sackes, dessen Secret durch Hämatoxilin nur schwach gefärbt wird, liegt ziemlich weit hinten im Ende des 9. Segments, und zwar steht er hier mit einem zweiten Drüsenraum in Verbindung (Längsschnitt Fig. 134 *E*), von ihm histologisch scharf getrennt. Seine dünnen Wände, die in den Innenraum zahlreiche dünne Septen mit feinen sekundären Bildungen dieser Art sendet, enthält platte Kerne. Sie mündet nicht unmittelbar in

1) Im Übersichtsbild Fig. 140 sind die Kerne zu stark cylindrisch gezeichnet.

den Genitalvorraum, sondern in eine hintere Abteilung desselben (Fig. 134 *F*).

In diesen Nebenraum sendet noch ein enger Drüsenschlauch *G* sein Secret, dessen Anfangsteil zusammengeknäuelte ist, so daß die Wände außen dicht gedrängt nebeneinander liegen. Ihre kubischen Zellen enthalten am Grunde ebensolche, verhältnismäßig große Kerne (Fig. 136 stärker vergrößert).

Wo dieser dünne Schlauch in den Nebenraum *F* mündet, liegt vor ihm eine Leiste *H*, von welcher strahlenartig gestellte Chitinborsten in ihn hineinragen (vgl. den Querschnitt von *Chr. vulgaris* Fig. 137 bei *H*).

Zum Schluß sei noch einiges über die Muskulatur der beschriebenen Organe bemerkt. Wie der Längsschnitt Fig. 142 bei *m* zeigt, zieht vom Grunde des Receptaculum zum Grunde des Verbindungskanals zur Bursa copulatrix ein starkes, sehr charakteristisches Muskelbündel, dessen Fasern sich hier umwenden, sich um jene Organe legen und in die Muskulatur des aufgeknäuelten Mündungsstückes des Oviducts übergehen, diesen dicht umgehend (in Fig. 134 der Deutlichkeit halber weggelassen).

Ferner liegen im Ende des Genitalsegments Faserzüge (Fig. 134 *n*), von dessen Dorsalseite divergent nach der Ventralseite gehend und den Genitalvorraum zwischen sich lassend. Sie setzen sich fort bis in die Leiste, welche hinten die Genitalmündung begrenzt (vgl. den Querschnitt von *Chr. vulgaris* Fig. 137).

4. *Hemerobius nervosus* F.¹⁾

Das weibliche Abdominalende von *Hemerobius* (Taf. 29, Fig. 138) hat sehr große Ähnlichkeit mit dem von *Chrysopa*. Das 9. Segment (*G*) trägt unten zwei blattartige, elliptische, nach außen gewölbte Anhänge (*V*), welche an ihrem Grunde auf der Bauchseite in der Mittellinie zusammenhängen. Mit ihnen in Verbindung steht, ähnlich wie bei *Chrysopa* (vgl. Fig. 132), ein unpaarer ventraler Anhang, den Fig. 139 von der Fläche gesehen darstellt. Die beiden durch den distalen Einschnitt entstehenden Äste hängen durch ihre Enden mit je einer der Genitalklappen zusammen.

Am 10., dem Analsegment (*A*), fehlen auch beim weiblichen

1) FREY-LEUCKART (7), p. 380; v. SIEBOLD (8), p. 381; McLACHLAN (15), p. 397.

Hemerobius die Felder mit den Rosetten (*a*) nicht, sind aber hier nicht von einer Chitinleiste umgrenzt.

An den Macerationspräparaten fällt ferner ein mehrfach gewundenes, dunkles Chitingebilde auf, das Gerüst des Ganges des Receptaculum. — Das Genitalganglion, aus der Verschmelzung des 6. und 7. Bauchganglions bestehend, findet sich im 8. Abdominalsegment.

Auch der Bau des innern weiblichen Genitalapparats ist dem *Chrysopa* so verwandt, daß in Hinblick auf den Längsschnitt Fig. 143 einige kurze Bemerkungen über denselben genügen.

Dieser zeigt bei *Od* den Oviduct, bei *R* das Receptaculum und einen Teil seines Ausführungsganges *D*, bei *B* die Bursa copulatrix. Letztere besitzt am Grunde eine Verlängerung, die als Ductus seminalis *b* mit dem Hauptraum des Receptaculum in Verbindung steht. Die Stelle, wo dies der Fall ist, zeigt Fig. 141 in einem etwas stärker vergrößerten Längsschnitte, an dem zu erkennen ist, daß das Receptaculum hier einen kleinen, kugligen Anhang *a* trägt. Die in seinen Hauptraum (*R*) ragenden Zacken sind Reste von Septen, welche den seitlichen Teil des Organs in einige untereinander zusammenhängende Kammern teilen. — Die Oviductmündung ist nicht so stark gefaltet wie bei *Chrysopa*.

Im Gegensatz zu letzterer, bei welcher Anhangsdrüsen stark ausgebildet sind, findet sich bei *Hemerobius* nur eine solche, die aber auch nur wenig entwickelt ist und in Gestalt eines Schlauches, der innen in Längsfalten gelegt ist (Querschnitt Fig. 143 *A*), unmittelbar in den Genitalvorraum mündet.

Die ventrale Wand, welche diesen umgibt, ist sehr stark und nach oben und innen geschlagen, wie der Längsschnitt bei *B* zeigt, wozu die zahlreichen Muskelfasern dienen, die ihn, von der Mediana nach den Seiten verlaufend, durchziehen. Dadurch wird die Genitalmündung *M* weit von der Bauchseite nach oben gerückt. Der Vorraum selbst besitzt keine starke Faltung; die Kerne in seiner Wand sind linsenförmig.

5. *Myrmeleon formicarius* L.¹⁾

Das Abdominalende vom weiblichen *Myrmeleon* dieser Art stellt Taf. 28, Fig. 104 von der lateralen Seite gesehen dar. Das Genitalsegment besitzt eine Anzahl charakteristischer Chitinverstärkungen

1) Vgl. v. SIEBOLD (8), p. 381; BRAUER (13), p. 394.

und Anhänge. Zunächst sieht man jederseits zwei braune Platten α und α' , die proximal scharf abgegrenzt sind, distal aber allmählich heller werden und in das farblose Chitin der Umgebung verlaufen. Die Ventralseite des Segments zeigt eine konvexe Erhöhung b , und vor dieser liegen zwei kegelförmige Fortsätze c , von welchen je eine braune Leiste d ausgeht, die aber nicht frei ist, sondern nur eine Verstärkung in der Ventralwand darstellt und in den Seiten der Vorwölbung verstreicht. Die Fortsätze selbst sind stark beborstet, und die Borsten, welche denen sehr ähnlich sehen, mit denen die Körperoberfläche der Larven besetzt ist, unterscheiden sich von den übrigen des Abdomens durch ihre bedeutende Stärke und ihre im Verhältnis dazu geringe Länge. Sie sind am Ende pfriemenartig gebogen und sitzen mit ihrem Grunde in einem Ring, der sich in Gestalt eines Höckers auf der Oberfläche erhebt, und dadurch bekommen jene Fortsätze ihr eigenartiges Aussehen. Wo sie in die Körperwand übergehen, werden auch die Borsten kleiner.

Zwei ganz in derselben Weise beborstete Hervorragungen (d) liegen ferner hinten am Genitalsegment unterhalb der Genitalmündung. Sie sind abgerundet und entspringen an einer ventralen Wölbung des Segments.

Das kurze Analsegment e besteht aus zwei dorsal verbundenen Klappen. Die Chitinverstärkungen derselben sind ein kurzes, dorsales Feld jederseits, das nach unten zu spitz ausläuft, und ein größeres Feld, das den untern Rand der Klappen bildet. Auch diese Verstärkungen sind in derselben Weise mit solchen Borsten besetzt, wie sie vorher beschrieben wurden, und die starken, ringwallartigen Polster geben den Klappen das Ansehen, als wären sie mit Warzen bedeckt. — Felder mit Rosetten oder ähnliche Gebilde finden sich nicht.

Einen Längsschnitt durch die innern weiblichen Genitalorgane stellt Taf. 29 Fig. 144 dar. Der Oviductus communis Od ist hinter der Vereinigungsstelle der beiden paarigen Oviducte stark gefaltet. Seine Wand enthält cylindrische Kerne, die weiterhin, wo sie glatter wird, platter werden. Vor der Mündung findet noch einmal starke Faltenbildung statt. Den Oviductus communis umgibt eine dünne Ringmuskulatur, an seinem Beginn liegen darüber noch Längsfasern.

Sehr stark ausgebildet ist die Bursa copulatrix, von welcher der Längsschnitt bei B einen Teil wiedergibt. Ihre mit einer

Schicht farblosen Chitins ausgekleidete Wand ist in zahlreiche größere und kleinere Längs- und Querfalten gelegt, in denen platte Kerne liegen. Nach ihrem Grunde hin erweitert sich die Bursa beträchtlich und sendet große Divertikel zwischen die Windungen des Receptaculums. Der Grund des Sackes scheint mit ganz feinen, gelben Chitinzähnen besetzt zu sein.

Zwischen Oviduct und Bursa copulatrix liegen die Windungen des Receptaculums. Dasselbe beginnt nicht wie bei *Hemerobius* und *Chrysopa* mit einem geräumigen Sacke, der allmählich in einen Kanal übergeht, sondern ist von Anfang an eine dickwandige Röhre mit engem Lumen (Fig. 144 *R*) und basal liegenden, cylindrischen Kernen, die sich nach der Mündung zu mehr und mehr verengt. Letztere befindet sich am Hals der Bursa, kurz vor dessen Ausgang in den Genitalvorraum. Innen ist die Bursawand mit gelbem Chitin ausgekleidet. Eine Verbindung des Bursagrundes mit dem Receptaculum, wie sie bei vorher beschriebenen Formen angetroffen wurde, ist hier nicht vorhanden.

Der Raum zwischen Bursa und Receptaculum ist dicht mit Muskulatur angefüllt, deren Fasern in den verschiedensten Richtungen durcheinander liegen, eine Folge der zahlreichen Falten des ersten Organs und der Windungen des letztern. Nach der Mündung beider hin richten sie sich mehr gleichlaufend zur Körperachse und treten in Zusammenhang mit den Muskelfasern, welche die Oviductmündung umgeben. Eigenartig ist ein Muskelzug (*m*), der vom Grunde der Bursa nach unten zu unter den Oviductus communis geht, und ein anderer (*n*), der ventral von diesem schräg nach unten und vorn verläuft, die Segmentmuskulatur *o* durchkreuzend und sich an der Wand des Sternits befestigend.

Oberhalb des bei *Myrmeleon* nur gering entwickelten Genitalvorraumes mündet endlich noch eine lange schlauchförmige Kittdrüse *G*, die mit vielen Windungen über den Grund des Receptaculums beginnt und dann dorsal in fast gerader Richtung über diesem verläuft. Ihre Wand ist dick; die cylindrischen Kerne derselben liegen basal. Die Mündung, welche etwas erweitert ist, zeigt dorsal ein queres Muskelbündel *p* und ventral einen kurzen Längsfaserzug *q*, welche beide mit der Muskulatur des Genitalvorraumes oberhalb des Bursaausganges in Zusammenhang stehen.

Eine Darstellung der offenbar recht verwickelt gebauten Genitalmündung vermag ich aus Mangel an Material nicht zu geben.

Aus demselben Grunde ist zum Schluß in Folgendem nur das abdominale Körperende von *Osmylus maculatus* F. und von *Ascalaphus macaronius* Scop. dargestellt.

Das Abdominalende des männlichen *Osmylus maculatus* F.¹⁾ gibt Fig. A in der Seitenansicht wieder.

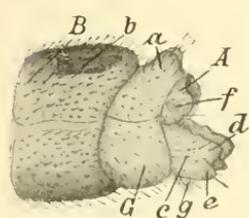


Fig. A.

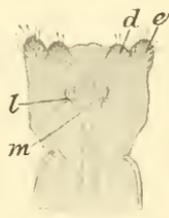


Fig. B.



Fig. C.



Fig. D.

Segment 8 (Fig. A B) zeigt unter dem Tergit ein eigenartiges Gebilde *b* von schuhsohlenförmiger Gestalt, das schon von DUFUR beschrieben ist. Durch Maceration desselben erhält man eine taschenartige Chitinhaut, die innen mit feinen Dornen besetzt ist und an den Rändern einen Saum besitzt, wie Fig. C stärker vergrößert, darstellt.

Das 9. Segment (Fig. A G) ist dorsal jederseits neben der Mediana höckerartig aufgetrieben (Fig. A *a*) und trägt auf der Bauchseite eine aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Klappe *c*, von denen an ihrem distalen Rande zwei mit stärkern Borsten besetzte Höcker (*d* u. *e*) bildet. Fig. B stellt diese Ventralklappe von ihrer Innenseite gesehen und ausgebreitet dar. *d* und *e* sind die erwähnten Höcker. Die dunkel gehaltenen Stellen sind die stärker chitinierten. Bei *m* befindet sich ein medianer Einschnitt, zu dessen beiden Seiten sich je eine kleine Leiste *l* höckerartig erhebt. Die hintern Enden der Ventralklappe laufen in einen Condylus aus, der mit einer Leiste des 8. Segments artikuliert. Auf dem Boden der Klappe endlich liegt ein Chitingebilde (Fig. A *g*), dessen eigentliche Gestalt Fig. D wiedergibt.

Das Analsegment (Fig. A A), welches kapuzenartig geformt ist, ist jederseits blasig aufgetrieben und trägt hier eine kleine, halbkugelförmige Erhöhung *f*, auf der die bekannten Rosetten liegen.

1) Vgl. DUFUR (9), p. 384; HAGEN (11), p. 388.

Fig. E stellt das männliche Abdominalende von *Ascalaphus (macaronius Scop.?)*¹⁾ von oben gesehen dar. Das Tergit des 9. Segments bildet auf jeder Seite einen lateralen, gerundeten Ausschnitt *A* und einen medianen, etwas nach unten gebogenen Fortsatz *B*. Die bekannten, zangenförmigen Fortsätze *C* gehören den beiden Schuppen an, welche, ventral miteinander verbunden, das Abdomen hinten und unten abschließen. Fig. F stellt die eine dieser Schuppen im Zusammenhang mit ihrem Zangenarme dar. Letzterer ist am Ende nach innen gebogen und etwas verdickt und trägt hier einwärts gerichtete, dicht nebeneinander gestellte, starke Zähne *d*, von denen auch noch einige solche am Innenrande etwas von der Verdickung entfernt stehen. Die Beborstung besteht aus denselben langen, reichen Haaren, wie sie sonst die Körperoberfläche von *Ascalaphus* bedecken; nur die Ränder des unpaaren, medianen Fortsatzes sind von sehr feinen, kurzen Borsten umsäumt.

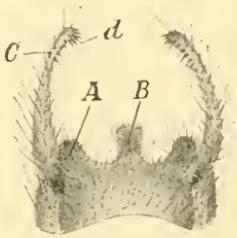


Fig. E.



Fig. F.

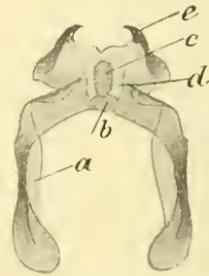


Fig. G.

Ein eigenartiges Chitingebilde, das in Gestalt und Lage an das von *Myrmeleon* (Taf. 25, Fig. 27) erinnert, liegt zwischen Genital- und Analöffnung und ist in Fig. G in seinen Einzelheiten abgebildet. Es besteht aus zwei flügelartig verbreiterten, abgeplatteten Armen *a*, welche eine Torsion zeigen und durch die Leiste *b* hufeisenartig verbunden sind. In der Mitte befindet sich eine Platte *c*, die unregelmäßig siebartig durchlöchert ist und von einem Saum *d* umgeben wird, der nach hinten in zwei dünne zugespitzte Enden ausläuft. Nach der andern Seite sind die Ecken der Platte in je einen starken, gekrümmten Haken *e* verlängert.

Einen sehr einfachen Bau besitzt das weibliche Abdominalende. Das Genitalsegment trägt jederseits eine ventrale, ausgehohlte

1) Vgl. BRAUER (12), p. 395; DUFOUR (14), p. 396.

Schuppe, deren Ränder mit langen, weichen Borsten wie beim Männchen besetzt sind. Unten sind beide Schuppen miteinander verbunden.

Weder beim Männchen noch beim Weibchen finden sich am Analsegment Bildungen, wie sie in Gestalt von Rosetten bei vielen andern Neuropteren angetroffen werden.

Eine zusammenfassende Übersicht über den Bau der Genitalorgane der Neuropteren nach den aus den vorangehenden Untersuchungen gewonnenen Resultaten zu geben ist nicht möglich, da die Zahl der untersuchten Gattungen eine zu geringe ist, was damit zusammenhängt, daß von den weniger häufig vorkommenden Formen eine genügende Menge Material zum Zweck der Konservierung schwierig zu erlangen ist. Es seien deshalb nur einige allgemeine Bemerkungen hier angefügt.

Die innern männlichen Genitalorgane der Neuropteren sind am schwierigsten miteinander in Vergleich zu bringen, besonders in Beziehung auf die ausführenden Drüsenräume. Bei allen findet sich ein paariger Hoden, ein meist gering entwickelter Ductus ejaculatorius, und ebensowenig ist ein Copulationsorgan in dem Grade ausgebildet wie bei andern Insectengruppen, z. B. Lepidopteren. Für die Copulation erforderliche Haftapparate der verschiedensten Art liegen in der Umgebung der Genitalmündung.

Einen sehr verwickelten Bau aber hat die Vesicula seminalis mit ihren Anhangskammern (weniger zahlreich bei *Rhaphidia*), die meist im Bau ihrer Wandung sowie in der Art ihres Secrets deutlich voneinander zu unterscheiden sind. Meist kommen dazu noch Anhangsdrüsen. Die Kammern bei den verschiedenen Gattungen aufeinander zu beziehen, ist wohl nur auf dem Wege der Entwicklungsgeschichte möglich.

Leichter durchzuführen ist eine Vergleichung der weiblichen Genitalorgane der verschiedenen Gruppen. Hierbei steht *Sialis* durch die paarige Ausbildung derselben bis fast zur Genitalmündung, besonders aber durch die geteilte Bursa copulatrix, allen andern gegenüber. Bei den übrigen untersuchten Formen finden sich Bursa copulatrix, Receptaculum seminis und eine dorsal gelegene Anhangsdrüse, die mit dem ventral gelegenen Oviduct in einen gemeinsamen Genitalvorraum (Vestibulum) münden. Bei *Chrysopa* und *Hemerobius* steht die Bursa am Grunde durch einen engen Gang mit dem Re-

ceptaculum in Verbindung, bei *Rhaphidia* und *Myrmeleon* dagegen nicht. Das Receptaculum seminis ist bei allen (*Sialis* ausgenommen) ein dickwandiger, starker, nach seiner Mündung hin aber dünn werdender Schlauch, dessen enges Lumen von einer starken Lage gelben Chitins ausgekleidet ist. Bei den Chrysopen und auch bei *Hemerobius* ist dieses Organ am stärksten ausgebildet. Für *Rhaphidia* ist die infolge des Vorhandenseins der Legeröhre auftretende doppelte Genitalöffnung eigentümlich.

Charakteristisch sind schließlich die Rosettenfelder, wie sie in derselben Art der Ausbildung an den Analklappen beider Geschlechter vorkommen, bei *Myrmeleon*, *Ascalaphus* und auch *Sialis* aber fehlen. *Sialis* scheint also in jeder Beziehung den andern Neuropteren-Gruppen auch in Beziehung auf den Genitalapparat gegenüberzustehen. Unter den andern Gattungen stellen sich *Chrysopa* und *Hemerobius* als nahe verwandt zusammen.

Berlin, im November 1908.

Literaturverzeichnis.

1. DEGEER, Abhandlungen zur Geschichte der Insekten. Übers. von GÖTZE, Vol. 2, Teil 2, Nürnberg 1779.
 2. HEGETSCHWEILER, Dissertatio de Insectorum genitalibus, Zürich 1820.
 3. SUCKOW, Über die Geschlechtsorgane der Insekten, in: Zeitschr. organ. Physik, Vol. 2, 1828.
 4. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, Vol. 2, Teil 2, Berlin 1838.
 5. RAMBUR, Histoire naturelle des Insectes Nevroptères, Paris 1842.
 6. SCHNEIDER, Monographia Generis Rhaphidiae, Breslau 1843.
 7. FREY und LEUCKART, Lehrbuch d. Anatomie d. wirbellosen Thiere, Leipzig 1847.
 8. SIEBOLD, Lehrburh d. vergl. Anatomie d. wirbellosen Thiere, Berlin 1848.
 9. DUFOUR, Recherches sur l'anatomie et l'histoire naturelle de l'Osmylus maculatus, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 9, 1848.
 10. LÖW, Abbildungen und Bemerkungen zur Anatomie einiger Neuroptere ngattungen, in: Linnaea entomol., Vol. 3, 1848.
 11. HAGEN, Die Entwicklung und der innere Bau von Osmylus, *ibid.*, Vol. 7, 1852.
 12. BRAUER, Beiträge zur Kenntnis des inneren Baues und der Verwandlung der Neuropteren, in: Verh. zool.-bot. Ver. Wien, Vol. 4, 1854, p. 466.
 13. —, *ibid.*, p. 704.
 14. DUFOUR, Recherches anatomiques sur l'Ascalaphus meridionalis, in: Rev. Mag. Zool. (2), Vol. 12, 1860.
 15. McLACHLAN, Monograph of the British Neuroptera, in: Transact. entomol. Soc. London, 1868.
 16. GROSS, Untersuchungen über die Histologie des Insectenovariums, in: Zool. Jahrb., Vol. 18, Anat., 1903.
-

Erklärung der Abbildungen.¹⁾

Tafel 25.

Fig. 1. Schema des männlichen Genitalapparats (rechte Hälfte) von *Sialis lutaria* L.

t Hoden, *Vd* Vas deferens, *Vs* Vesicula seminalis, *A, B, C, D* Drüsenkammern, *Ga* Anhangsdrüse, *De* Ductus ejaculatorius.

Fig. 2. Längsschnitt durch Hoden und Vas deferens von *Sialis lutaria* (S. 399).

Fig. 3. Querschnitt durch das Vas deferens von *Sialis lutaria*.

Fig. 4. Längsschnitt durch die Vesicula seminalis (*Vs*) und die beiden davor gelegenen Drüsenkammern (*A* und *B*) von *Sialis lutaria* (S. 399).

Fig. 5—8. Längsschnitte durch die hinter der Vesicula seminalis gelegene Drüsenkammer von *Sialis lutaria* (im Schema Fig. 1 C), von der Körperseite nach der Mittelebene zu in der Reihenfolge der Figurenummern (S. 401).

Fig. 9. Längsschnitt (*b*) durch den Hauptteil der Anhangsdrüse von *Sialis lutaria* ♂ (im Schema Fig. 1 *Ga*); Querschnitt (*a*) durch den Anfangsteil derselben (S. 401).

Fig. 10—15. Querschnitte durch den ausführenden Genitalgang von *Sialis lutaria* ♂ (S. 402).

Fig. 16. Abdominalende von *Sialis lutaria* ♂ (S. 403), von der Seite gesehen.

Fig. 17. Dasselbe, von oben gesehen.

Fig. 18. Ventralklappe am Genitalsegment von *Sialis lutaria* ♂ (Fig. 19a), von innen gesehen.

1) Der Kürze halber ist bei den einzelnen Figurenerklärungen auf die betreffende Seite im Text hingewiesen.

Fig. 19. Ventrale Anhänge am Abdominalende von *Sialis lutaria* ♂ (Fig. 19e).

Fig. 20. Abdominalende von *Sialis fuliginosa* P. ♂ (S. 405), von der Ventralseite gesehen.

Fig. 21. Ventrale Anhänge am Abdominalende von *Sialis fuliginosa* (Fig. 20e).

Fig. 22. Abdominalende von *Rhaphidia notata* F. (S. 409), von der Seite gesehen.

Fig. 23. Ventralklappe am Genitalsegment von *Rhaphidia notata* F. (Fig. 22a) mit Anhängen.

Fig. 24. Lateralklappe am Genitalsegment von *Rhaphidia notata* ♂ (Fig. 22b) mit Anhang.

Fig. 25. Rosetten von den Analklappen von *Rhaphidia notata* (Fig. 22e) (S. 409).

Fig. 26. Ventralklappe am Genitalsegment von *Myrmeleon formicarius* L. ♂.

Fig. 27. Chitingerüst zwischen Genital- und Analöffnung von *Myrmeleon formicarius* L. ♂ (S. 420).

Fig. 28. Borstenfelder der Chitindecke des Abdomens von *Myrmeleon formicarius* L. ♂ (S. 420).

Tafel 26.

Fig. 29. Längsschnitt durch die hinterste Drüsenkammer von *Sialis lutaria* ♂ (im Schema Fig. 1 D) und den ausführenden Genitalgang.

Fig. 30. Querschnitt durch die beiden Drüsen, deren Längsschnitt Fig. 29 zeigt.

Fig. 31. Längsschnitt durch das Abdominalende von *Sialis lutaria* (a Ventralklappe in Fig. 16a).

Fig. 32—36. Längsschnitte durch das Genitalende von *Rhaphidia notata* ♂, von der Körperseite nach der Mittelebene zu, in der Reihenfolge der Figurenummern.

Fig. 37. Schema des männlichen Genitalapparats (rechte Hälfte) von *Rhaphidia notata*.

t Hoden (S. 406), *Vd* Vas deferens (S. 406), *Vs* Vesicula seminalis (S. 406), *A, B, C, D* Drüsenkammern (S. 406), *Ga* Anhangsdrüse (S. 407), *E* ausführender Kanal (S. 407), *De* Ductus ejaculatorius (S. 408).

Fig. 38. Längsschnitt durch das Abdomen von *Rhaphidia notata* ♂ (Bezeichnungen wie in Fig. 37).

Fig. 39. Querschnitt durch den Anfangsteil des Vas deferens von *Rhaphidia notata*.

Fig. 40. Schema des männlichen Genitalapparats von *Chrysopa perla* L., von der Dorsalseite.

Fig. 41. Abdominalende von *Chrysopa perla* ♂, von der Seite gesehen (S. 410).

Fig. 42. Im Abdominalende von *Chrysopa perla* ♂ gelegene Chitinteile.

Fig. 43. Ventralschuppe des männlichen Abdominalendes von *Chrysopa perla* (Fig. 41e) ausgebreitet und von innen gesehen.

Fig. 44. Borsten aus dem Genitalvorraum *D* (bei *A* in Fig. 52 auf Taf. 27), stärker vergrößert.

Fig. 45—47. Querschnitte durch die Genitalmündung von *Chrysopa* sp. ♂ (S. 414).

Fig. 48. Abdominalende von *Myrmeleon formicaris* L. ♂ (S. 420), seitliche Ansicht.

Fig. 49. Dasselbe von der Dorsalseite.

Tafel 27.

Fig. 55—58. Längsschnitte durch das Ende des Abdomens von *Chrysopa perla*. (Bezeichnungen mit denen des Schemas Fig. 40 übereinstimmend.)

Fig. 59—68. Querschnitte durch die Genitaldrüsen von *Chrysopa* sp. ♂ (S. 414).

Fig. 69. Abdominalende von *Hemerobius nervosus* F. ♂, seitliche Ansicht (S. 417).

Fig. 70. Dasselbe von der Ventralseite.

Fig. 71. Ventralklappe *B* aus den Figg. 69 und 70.

Fig. 72. Schema des männlichen Genitalapparats (rechte Hälfte) von *Hemerobius nervosus*.

t Hoden (S. 415), *Vd* Vas deferens (S. 416), *Vs* Vesicula seminalis (S. 416), *A, B, C, D, E, F, G* Drüsenkammern (S. 416).

Fig. 73. Längsschnitt durch die Drüsenkammern des männlichen Genitalapparats von *Hemerobius nervosus*. (Bezeichnungen denen im Schema Fig. 72 entsprechend.)

Fig. 74—76. Querschnitte durch die Drüsenkammern des männlichen Genitalapparats von *Hemerobius nervosus* (rechte Hälfte; Fig. 76 beide Hälften). (Bezeichnungen wie in Fig. 72 und 73.)

Fig. 77—82. Querschnitte durch das Abdominalende (die Genitalmündung) von *Hemerobius nervosus*.

Tafel 28.

Fig. 83—84. Längsschnitte durch die Genitalmündung von *Hemerobius nervosus*.

Fig. 85. Chitinteile in der Genitalmündung von *Hemerobius nervosus* ♂.

Fig. 86—95. Querschnitte durch die männlichen Genitalräume (rechte Hälfte) von *Myrmeleon formicarius* F. in der Reihenfolge der Figuren-

nummern von vorn nach hinten. (Bezeichnungen in den einzelnen Figuren korrespondierend.)

Fig. 86a. Querschnitt durch die Wandung einer Anhangsdrüse (in den Raum *a* in den Figg. 86 und 87 mündend), stärker vergrößert.

Fig. 96—99. Querschnitte durch den Genitalausführungsgang von *Myrmeleon formicalynx*.

Fig. 100—103. Querschnitte durch den hintersten Teil des Abdominalendes von *Myrmeleon formicalynx* (S. 436).

Fig. 104. Weibliches Abdominalende von *Myrmeleon formicarius* L., seitliche Ansicht.

Fig. 105—106. Längsschnitte durch das Abdominalende von *Sialis lutaria* ♀ (S. 425).

Fig. 107. Weibliches Abdominalende von *Sialis lutaria*, von der Ventralseite (S. 425).

Fig. 108. Dasselbe nach einem Mazerationspräparat, die Teile des Genitalsegments auseinandergezogen.

Fig. 109. Weibliches Abdominalende von *Sialis fuliginosa* P., von der Ventralseite (S. 425).

Fig. 110. Chitinleisten eines Stigmas im 8. Segment von *Sialis lutaria* ♀.

Fig. 111. Teil *b* aus den Figg. 107 und 108 stärker vergrößert.

Fig. 112. Chitinleisten eines Stigmas im 8. Segment von *Sialis fuliginosa* ♀.

Fig. 113—114 (anschließend Fig. 115 u. 116 auf Taf. 29). Querschnitte durch das Abdominalende von *Sialis lutaria* ♀, in der Reihenfolge von vorn nach hinten.

Tafel 29.

Fig. 115—116 (vgl. Fig. 113—114).

Fig. 117. Weibliches Abdominalende von *Raphidia notata* F., Seitenansicht (S. 429).

Fig. 118. Ende der Legeröhre von *Raphidia notata* mit seinen Anhängen.

Fig. 120. Schema des weiblichen Genitalapparats von *Raphidia notata*.

A, A', B Teile der Bursa copulatrix (S. 431), *R, r, r'* Receptaculum seminis mit seinen Anhängen (S. 431). *D* Ausführungsgang des Receptaculums (S. 431), *Od* Oviduct (S. 430), *V* Genitalvorraum (S. 430), *G* Copulationsöffnung (S. 430), *G'* Verlängerung des Oviducts innerhalb der Legeröhre.

Fig. 121. Längsschnitt durch das weibliche Abdominalende von *Raphidi anotata*. (Bezeichnungen denen im Schema Fig. 120 entsprechend.)

Fig. 122. Querschnitt durch die dorsale Anhangsdrüse im Genitalapparat von *Sialis lutaria* ♀ (S. 427).

Fig. 123. Querschnitt durch die Wand des Oviductus communis von *Rhaphidia notata*.

Fig. 124—130. Querschnitte durch das weibliche Abdominalende (und die Legeröhre) von *Rhaphidia notata*.

Fig. 131. Weibliches Abdominalende von *Chrysopa perla* L., Seitenansicht (S. 432).

Fig. 132. Ventraler Anhang am Grunde des Genitalsegments von *Chrysopa perla*.

Fig. 133. Chitinskelet des Receptaculum seminis von *Chrysopa perla*.

Fig. 134. Längsschnitt durch das weibliche Abdominalende von *Chrysopa perla*.

B Bursa copulatrix (S. 433), *Od* Oviductus communis (S. 433), *N* Schnitte durch die vor der Mündung gebildeten Schleifen des Oviductus, *M* Falten der Oviductmündung im Längsschnitt, *R* Halbröhre des Receptaculum seminis in der Oviductmündung, *A, E, G* System der Anhangsdrüsen (S. 434).

Fig. 135. Querschnitt durch die Wand des Drüsenschlauches *A* in Fig. 134, stärker vergrößert.

Fig. 136. Querschnitt durch die Wand des Drüsenschlauches *G* in Fig. 134, stärker vergrößert.

Fig. 137. Querschnitt durch das weibliche Abdominalende (Genitalmündung) von *Chrysopa vulgaris* SCHNEID.

Fig. 138. Weibliches Abdominalende von *Hemerobius nervosus* F. (S. 435).

Fig. 139. Ventraler Anhang am weiblichen Genitalsegment von *Hemerobius nervosus*.

Fig. 140. Längsschnitt durch den Anfangsteil des Ausführungsganges aus dem Receptaculum von *Chrysopa perla*, stärker vergrößert.

Fig. 141. Längsschnitt durch den Zusammenhang des Receptaculum mit dem Ductus seminalis von *Hemerobius*, stärker vergrößert.

Fig. 142. Längsschnitt durch Bursa copulatrix (*R*), Receptaculum seminis (*R*), dessen Ausführungsgang (*D*) und Ductus seminalis (*b*) von *Chrysopa perla*.

Fig. 143. Längsschnitt durch das weibliche Abdominalende von *Hemerobius nervosus* (S. 436).

B Bursa copulatrix, *b* Ductus seminalis, *R* Receptaculum seminis, *D* Ausführungsgang des Receptaculum, *Od* Oviduct, *A* Anhangsdrüse, *M* Genitalmündung.

Fig. 144. Längsschnitt durch das weibliche Abdominalende von *Myrmeleon formicarius* L.

B Bursa copulatrix (S. 437), *R* Receptaculum seminis (S. 438), *Od* Oviduct (S. 437), *G* Anhangsdrüse (S. 438).

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*

II.

Von

Erik Nordenskiöld in Helsingfors.

Mit Tafel 30.

Im Folgenden sollen, in Anschluß zu einer frühern in dieser Zeitschrift (Vol. 25, Heft 4, 1908) veröffentlichten Abhandlung¹⁾, die Circulations-, Respirations- und Nervensysteme von *Ixodes reduvius* behandelt werden.

Ende des Jahres 1907 erschien eine Abhandlung von A. BONNET, *Recherches sur l'anatomie comparée et le développement des Ixodidés*²⁾, welche mir bei der Ausarbeitung meiner ersten Abhandlung nicht zugänglich gewesen ist. Darin werden sowohl Ergebnisse früherer Forscher auf dem Gebiete, unter diesen auch die von mir veröffentlichten vorläufigen Mitteilungen im Zool. Anz.³⁾, zusammengefaßt und beurteilt, wie auch mehrere neue Fakta vorgelegt, was ein kurzes Eingehen auf die Abhandlung rechtfertigt. — Der Verf. hat in allem 8 Ixodiden- und 3 Argasiden-Arten aus verschiedenen Gattungen studiert, hatte also ein recht bedeutendes Material einer vergleichenden Untersuchung zu seiner Verfügung

1) Wird im Folgenden unter der Verkürzung Abh. I zitiert.

2) In: *Annales de l'Université de Lyon (Nouvelle série)*, Vol. 1, Sciences, Médecine, fasc. 20.

3) In: *Zool. Anz.*, Vol. 28, No. 13 und Vol. 30, No. 5 und 15.

Die vergleichend-anatomischen Beobachtungen sind auch das Wertvollste seiner Arbeit; die histologischen Strukturverhältnisse dagegen sind in mehrfacher Hinsicht fehlerhaft dargestellt und im großen ganzen ziemlich oberflächlich behandelt. Es hängt dies wohl mit einer mangelhaften Technik zusammen: Der Verf. fixiert in heißem Alkohol und schneidet in Celloidin; seine Schnitte sind 20—30 μ dick; nur einzelne herauspräparierte Organe hat er zum Vergleich in Paraffin eingebettet und dünner geschnitten.

Von der Körpercuticula teilt B. mit, daß sie aus 3 Schichten besteht, denselben, die ich in meiner vorigen Abhandlung angegeben habe, und er ist somit gegen meine vorläufigen Mitteilungen im Recht, da dort die äußerste dünne Schicht übersehen worden war. Entschieden unrichtig ist dagegen seine Angabe, daß das Kopfschild aus einer Cuticulaschicht bestehe: ich verweise auf meine Abhandlung I fig. 18 und zugehörige Darstellung. In betreff der Hypodermis teilt er nichts Neues mit, übersieht aber das Verhältnis zwischen Tasthaaren und Hautdrüsen. Dagegen ist seine Angabe, daß die Subscutaldrüse beim Eierlegen funktioniere, offenbar richtig.

In betreff des Verdauungsapparats gibt B. eine genaue und verdienstvolle Beschreibung des Mundapparats und seiner Muskulatur. Die Darstellung des Verdauungskanals ist dagegen voll von Irrtümern. Erstens stellt er die Verbindung zwischen Magen und Analöffnung in Abrede, setzt also Verhältnisse, wie sie bei den Prostigmaten vorkommen, voraus. Infolgedessen nennt er die Analöffnung „ouverture urinaire“ und die damit in Zusammenhang stehende Röhre — d. h. die Cloake —, welche nur aus einer Erweiterung der MALPIGHI'schen Organe entstanden sein soll, „vésicule excrétrice“. Die Wand dieser Röhre ist nach ihm durch eine kompakte Zellenmasse mit derjenigen des Mitteldarmes verbunden: d. h. er hat den Pylorus gesehen, nicht aber sein Lumen. Daß ein Pylorus tatsächlich existiert, kann an geeigneten Präparaten leicht konstatiert werden. Sein Dasein wird sonst auch dadurch bewiesen, daß bekanntlich die Zecken-Larven einen Teil des eingesogenen Blutes per anum entleeren; auch beim Prosocon habe ich wenigstens einmal ein blutgefülltes Rectum beobachtet. Freilich ist im allgemeinen das Rectum anfangs leer und enthält später massenhaft Guaninkörner, der Pylorus ist also funktionslos geblieben; ihre Existenz aber kann darum nicht bestritten werden. Die Muskulatur des Darmes stellt B. wie die ältern Autoren in Abrede. Eine Verweisung auf meine Abhandlung I (fig. 10) und die beiden Textfiguren

dürfte genügen, um die Sache endgültig festzustellen; meine vorläufige Mitteilung mag in dieser Hinsicht etwas summarisch gewesen sein. Die Muskulatur von Ösophagus und Rectum hat B. gleichfalls übersehen. In betreff der Darmpseudopodien folgt er BATELLI's nach meiner Ansicht falschen Darstellung von ihrer Abschnürung und Abfallen ins Magenlumen. Ferner will er aber das ganze Darmepithel als ein Syncytium betrachten. Die Grenzen der einzelnen Epithelzellen sind jedoch leicht zu beobachten und schon von PAGENSTECHER gesehen worden; ich verweise übrigens auf meine Abhandlung I (fig. 2 u. 10). Die Speicheldrüsen stellt B. im großen ganzen richtig dar; gegen meine Ansicht vom epithelialen Ursprung der Spiralfibrille des Ausführungsganges opponiert er; daß ich diese Fibrille als kontraktile dargestellt und Gründe dafür gegeben habe, hat er übersehen. Auf die einzelligen Drüsen, welche er mit den Speicheldrüsen zusammengestellt hat, werde ich später zurückkommen. Das Excretionsorgan wird nach B. von Zellen gebildet, welche mit denjenigen seiner Excretionsblase — d. h. des Rectums — übereinstimmen. Ein Vergleich seiner eignen Textfiguren 64—66 zeigt, daß diese Übereinstimmung nicht gerade groß ist und daß das letzterwähnte Epithel nicht so bedeutend vom Magenepithel differiert, wie er im Gegensatz zu meiner, in der vorläufigen Mitteilung ausgesprochenen Meinung behauptet. Recht eigenartig ist die von B. geschilderte Secretion von Guanin durch die Haut. Dieser Vorgang scheint bemerkenswert zu sein, sollte aber genauer studiert werden. Ich habe solche Vorgänge nie beobachtet.

Die Körpermuskulatur besteht nach B. außer der kontraktilen Substanz aus einem sehr dünnen Sarcolemma und einem auf die Umgebung der Kerne begrenzten spärlichen Sarcoplasma. Er behauptet, daß die von mir angegebenen Verhältnisse unrichtig seien und sogar unter Arthropoden nie vorkommen können: die in der vorläufigen Mitteilung gegebene Zeichnung soll falsch gedeutet sein. Ich verweise auch hier auf meine Abhandlung; die daselbst gegebene Deutung der Tatsachen habe ich später durch Untersuchung von frischem, in Kochsalzlösung zerzupftem Gewebe bestätigt. B.'s eigne Darstellung gibt zwar ein ganz anderes Bild von der Zeckenmuskulatur, die zugehörige fig. 6, tab. 1 beweist aber zur Genüge, daß er mit infolge fehlerhafter Vorbehandlung entstandenen Deformationsbildern, nicht aber mit wahren Muskelpräparaten gearbeitet hat.

Vorliegende Bemerkungen zur Abhandlung BONNET's fußen nur

auf meinen Untersuchungen über *Ixodes reduvius* und werden berechtigt durch die Behauptung des Verf., daß seine Untersuchungen für die Ixodiden im allgemeinen gelten. Sonst habe ich seine Ergebnisse nicht prüfen können, da seine Untersuchungsobjekte mir nicht zur Verfügung gestanden haben.

Im Folgenden werde ich noch Gelegenheit haben, auf seine Untersuchungen zurückzukommen.

Blut und Kreislaufsystem.

Die Blutmasse der Zecken besteht, wie gewöhnlich unter den Evertebraten, aus Blutplasma und amöboiden Blutkörperchen. Jene sind allerorts im Zeckenkörper zwischen den Geweben sowie im Herzen zu beobachten (vgl. Abh. I. fig. 2 u. 5); nur selten findet man sie zu größern Haufen zusammengehäuft. In der Gegend zwischen der Rückenhaut, den hintern Körpermuskeln und den hintersten Magendivertikeln ist öfter ein großer Haufen von Blutkörpern zu sehen. An Schnitten zeigen sie sich, wenn sie nicht zwischen andere Organe eingeschoben sind, von ovaler Form, ihr Protoplasma ist zumeist von den eingelagerten ergastischen Bestandteilen fast verdrängt und bildet zwischen jenen ein feines Netzwerk. Die Einschlüsse sind teils größere und kleinere Granula, teils Tropfenbildungen, welche meistenteils acidophile Eigenschaften zeigen und zu großen unregelmäßigen Flüssigkeitsmassen zusammenfließen können. Die Kerne der Blutkörperchen sind rund bis oval, zeigen aber in betreff der Größe und des Chromatingehalts sehr wechselnde Eigenschaften. Die Leucocyten vermehren sich im Gegensatz zu andern Zellen des Zeckenkörpers während des Wachsens des Tieres, und mitotische Kernteilungen sind daher auch hier und da zu sehen. In ruhendem Zustande haben die Kerne ein gleichmäßiges, grobkörniges Chromatin, welches zumeist acidophil erscheint; nur selten treten vereinzelte basophile Körner auf, und noch seltner sind Nucleolen von gleicher Reaktion zu beobachten. Die Kernmembran erscheint immer sehr deutlich gezeichnet.

Das Blutplasma ist wie bei mehreren andern Arthropoden eine farblose Flüssigkeit, deren Eiweißbestandteile an Schnitten zuweilen als eine acidophil färbbare Masse hervortreten, zuweilen zu größern oder kleinern Tropfen zusammenfließen. Diese Tropfen stimmen in Form und Färbung mit den andernorts geschilderten Tropfen der Verdauungszellen (Abh. I, p. 645) überein. Zu der damals gegebenen Darstellung mag jetzt hinzugefügt werden, daß es mir später ge-

lungen ist, an einem Präparate eine wirkliche tropfenförmige Secretion zwischen den Basalausstülpungen der Verdauungszellen und der Körperhöhle zu beobachten.

Das Herz der Zecken wurde zuerst von WINKLER¹⁾ entdeckt. Er beobachtete an jung ausgeschlüpften Tieren das Organ durch die Haut, wie er dasselbe Organ an den stammverwandten Gamasiden beobachtet hatte: er sah, wie es pulsierte, erkannte seine dreieckige Form und die von demselben ausgehende Aorta. Näher wurde das Circulationssystem nicht von ihm untersucht und ist, soweit mir bekannt geworden ist, auch später unbeobachtet geblieben; BONNET gibt zwar eine Beschreibung und Abbildung desselben, aber fügt nichts wesentlich Neues hinzu, wenigstens nichts Histologisches.

Das Zeckenherz (Fig. 1—3) zeigt von oben her eine dreieckige Form, welche sich nach vorn in die Aorta fortsetzt und nach hinten einen andern Blutkanal, die Caudalarterie, aussendet. Ostien sind 2 an der Zahl vorhanden und in den Hinterecken des Organs gelegen. Die Wände des Herzens sind muskulös. Sie werden von flachen Zellen gebildet, welche reich an Protoplasma sind und große, ovale, chromatinreiche Kerne besitzen. Von diesen Zellen werden die langen, schmalen und sehr deutlich quergestreiften kontraktiven Fibrillen gebildet. Ihre Lage ist teils längs, parallel den Seiten des Herzens, teils quer rings um das Organ verlaufend. Besonders um die Ostien sind die Quermuskeln kräftig entwickelt; an Sagittalschnitten tritt ihre Masse in Form eines dreieckig nach unten gerichteten Wulstes hervor. Nach außen und innen wird die Muskelwand des Herzens von dünnen Membranen begrenzt, welche ohne Zweifel von den Muskelzellen ausgesondert werden. Die beiden Hauptadern haben im großen Ganzen denselben Bau wie das Herz, nur sind die Zellen ihrer Wände ganz flach und die Muskelfibrillen noch dünner als im Herzen. Gegen das Herz werden sie von muskulösen Klappenvorrichtungen abgegrenzt.

Im Zeckenkörper ist außer den erwähnten Adern ein Blutlacunensystem mit deutlichen, aus flachen, epithelähnlichen Zellen gebildeten, mit sehr flachen Kernen versehenen Wänden vorhanden. Es ist mir leider nicht gelungen, die ganze Ausdehnung dieser Bildungen zu beobachten, und ich muß mich daher auf einige Andeutungen beschränken. Verfolgen wir die Aorta nach vorn, so

1) WINKLER, Das Herz des Acarinen, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 7, 1888.

finden wir, daß sie nach kurzem, geradlinigem Verlaufe nach unten umbiegt, sich trichterförmig erweitert und in eine sackförmige Bildung übergeht, welche das Nervenzentrum umschließt (Fig. 1). Die Wände dieses Sackes sind von einer flachen Zellschicht mit dicken Grenzmembranen gebildet. Wenigstens stellenweise bemerkt man auch hier Spuren kontraktiler Fibrillenbildungen. Hinten erscheint dieser Sack geschlossen, seitlich setzt er sich längs der Hauptnervenstämme fort, nach vorn geht er in eine Röhre über, welche die Mundteile zu umfassen scheint, den Ösophagus umgibt er in einer schlauchförmigen Hervorstülpung, dessen Ränder sich um die Cardia befestigen und, wie es scheint, in das allgemeine Peritonealepithel des Körpers übergehen. Den Verlauf der nach hinten vom Herzen abgehenden Hauptader, der Caudalarterie, habe ich nur eine sehr kurze Strecke verfolgen können.

Das Arbeiten des Herzens habe ich nicht an lebendigen Individuen beobachtet. Aus dessen Bau läßt sich aber schließen, daß die Blutmasse von den Pulsationen des Herzens vorwärts durch die Aorta und nach hinten durch die Caudalarterie in den Körper getrieben wird. Im vordern Körperteil umfließt das Blut das Nervenzentrum, dringt nach vorn zu den Mundteilen und, den Hauptnerven folgend, nach den Gliedmaßen und Genitalorganen. Von der Ventralseite des Körpers wird dann das Blut wieder nach der Rückenseite getrieben, von den Ostien des Herzens aufgenommen und von dem Herzen weiter fortgetrieben. Die Bewegungen des Herzens sind einerseits durch die Muskulatur der Ostien, andererseits durch die Muskeln der Arterienmündungen bedingt: daß die Kontraktionen dieser beiden Muskelkategorien regelmäßig wechseln, kann sowohl aus anatomischen Gründen wie nach dem, was man von ähnlich gebauten Organen anderer Arthropoden kennt, angenommen werden. Daß die regelmäßigen, schon von PAGENSTECHE¹⁾ beobachteten Kontraktionen der allgemeinen Körpermuskeln einen Hauptanteil an den Bewegungen des Blutes haben, versteht sich von selbst.

Vergleichen wir jetzt das Kreislaufsystem von *Ixodes* mit demselben Organsystem anderer Arthropoden und zunächst mit demjenigen der Gamasiden. Nach der Darstellung WINKLER's ist das Gamasidenherz von sehr zartem Bau: der Form nach mit demjenigen der Zecken ziemlich übereinstimmend; rings um die beiden Ostien

1) PAGENSTECHE, Beiträge zur Anatomie der Milben, Heft 2, Leipzig 1861.

ist je ein „Muskelkern“ zu finden, an der obern Herzwand „vier symmetrisch angeordnete Paare ebensolcher Kerne“. Die kontraktile Fasern dieser Zellen hat der Verf. nicht beobachtet. Eine Caudalarterie ist nicht vorhanden; von der Aorta wird nur ihre Zartheit erwähnt. Aus dieser Darstellung geht unzweifelhaft hervor, daß das Gamasidenherz weit schwächer als das Zeckenherz gebaut ist, was ja auch nach einem Vergleich der Körper- und Organgröße der beiden Tierformen zu erwarten ist. Auffallender ist der Unterschied in betreff der Caudalarterie, deren An- oder Abwesenheit natürlich den Kreislauf beträchtlich verschiedenartig gestaltet. Dieser Umstand macht es von Interesse, unter den fernern, aber höher organisierten Verwandten unseres Untersuchungsobjekts Vergleichspunkte zu suchen.

Das Blutgefäßsystem ist bekanntlich bei den Arachnoideen in ungleichartiger Weise organisiert. Physiologisch am höchsten bei den Scorpionen und Araneinen entwickelt, zeigt es bei diesen Formen ein längliches Herz mit mehreren Paaren spaltförmiger Ostien sowie mehreren Arterien, außer der Aorta und der Caudalarterie einige paarige Seitenarterien. Diese hohe Entwicklung steht im Zusammenhang mit der Konzentration der Atmungsorgane und findet sich bei den tracheentragenden Spinnentieren nicht wieder. Bei den Pseudoscorpionen und Phalangiden ist das Herz auf eine längliche Röhre mit einem oder einigen wenigen Ostienpaaren und einer einfachen Aorta reduziert. Aus dem Gesagten geht hervor, daß das Kreislaufsystem der Zecken unter den tracheentragenden Arachnoideen besonders hoch entwickelt ist. Das Vorkommen der Caudalarterie bestätigt dies und ebenso das mit der Aorta verbundene Lacunensystem. Dieses zeigt eine auch unter weit höhern Arachnoideen nicht erreichte Entwicklung. Um ein Beispiel zu nehmen, gibt BERNARD in seiner Darstellung des Kreislaufs der Galeodiden¹⁾ an, daß die Aorta bei diesen Tieren oberhalb des Nervenzentrums endigt und daß das Blut, nachdem es das Hauptganglion umspült hat, den Hauptnerven nach den verschiedenen Körperteilen folgt. Diese Anordnung finden wir bei *Ixodes* vor, nur in höher entwickeltem Zustande. Der von dem raschen Wachstum bedingte intensive Stoffaustausch des Zeckenkörpers ist gewiß eine zureichende Erklärung für diese unter den Milben alleinstehende hohe Entwicklung.

1) BERNARD, Morphology of the Galeodidae, in: Trans. Linn. Soc. London (2), Vol. 6, 1896.

Respirationsorgane.

Über das Respirationssystem der Zecken haben schon DE GEER und seine Nachfolger einige Notizen geliefert, besonders in betreff der Tracheenstigmen; LEYDIG¹⁾, PAGENSTECHEK, BATELLI²⁾ und in neuester Zeit BONNET haben den Bau des ganzen Organsystems genauer studiert. PAGENSTECHEK schildert ausführlich die Stigmenöffnungen mit ihren tellerförmigen, von Pünktchen und Grübchen gezeichneten Chitinplatten. Die Stigmenöffnung sieht er in der Mitte der Platte, durch eine Kappe verschlossen, die Zeichnungen der Platte will er als Schutz gegen Benetzung auffassen. Unter der Stigmenplatte findet er einen Trachealhauptstamm, welcher sich bald verzweigt und Äste nach allen Körperteilen aussendet. Eine Querverbindung zwischen den Tracheenstämmen der beiden Körperseiten findet er über dem Ausführungsgang des Geschlechtsapparats. Über den histologischen Bau der Tracheen und ihrer Endverzweigungen teilt er nichts mit. Einen weit eingehendern Einblick in den Bau des Tracheenstigmas bietet uns BATELLI. Er vergleicht die Struktur des Stigmenchitins mit demjenigen der übrigen Hartteile des Tieres. An der Stigmenplatte unterscheidet er 2 Schichten: eine untere, gleichförmige und eine obere, schuppenförmige — „formato da un' associazione di organi squamiformi“ —. An wellenförmigen Einbuchtungen der untern Schichten münden hypodermale, von Protoplasmaverlängerungen erfüllte Kanäle ein. Die schuppenförmige Schicht wird oben von einer durchlöcherten Membran bedeckt, durch welche Luft zwischen die Chitinschichten eindringt. Die Stigmenöffnung findet er „lemniskatenförmig“ und von Verdickungen des umgebenden Chitins eingeschlossen. Das ganze Organ betrachtet er als homolog einer Ansammlung von Haaren, und in betreff ihrer Bedeutung hebt er eine alte Vermutung hervor, daß die Stigmen Riechorgane sein könnten. Beweise dafür kann nach ihm nur das Auffinden von Nervenverbindungen zu den Protoplasmaausläufern liefern. Von den innern Partien des Tracheensystems gibt er keine Mitteilungen. BONNET's Darstellung der Stigmenplatte bietet gegenüber derjenigen BATELLI's wenig Neues. Die obere Membran des Stigmas ist nach ihm nicht durchlöchert; die Protoplasmaausläufer

1) LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., 1855.

2) BATELLI, Note sugli Ixodini, in: Bull. Soc. entomol. Italiana, 1891.

in der untern Schicht sind keine Sinnesorgane. Über die Verzweigung der Tracheen im Körper und ihre Histologie hat er ebenfalls nichts Neues mitzuteilen; die Querverbindung PAGENSTECHER'S stellt er in Abrede.

Bekanntlich atmen die höhern Milben im allgemeinen als sechsfüßige Larven durch die Haut, später durch Tracheen: so auch die Zecken. Der Hauptverlauf der Tracheen ist schon von PAGENSTECHER richtig angegeben worden. Die größern Hauptstämme und die feinem Endverzweigungen haben wie gewöhnlich im Prinzip denselben Bau, welcher übrigens nicht wesentlich vom allgemeinen Tracheentypus abweicht. Die Trachee der Zecke besteht aus einer cuticularen, durch einen Spiralfaden verstärkten Röhre und einer die Röhre aussondernden und umgebenden Epithelschicht. Das Epithel besteht aus flachen Zellen mit feinkörnigem, homogenem Protoplasma und ebenfalls flachen, ovalen Kernen. Die Kerne zeigen sich im allgemeinen reich an Chromatin, welches sich in größern und kleinern Schollen anhäuft. Ein einziger blasenförmiger Nucleolus ist regelmäßig vorhanden. Die Cuticula ist sehr dünn, so daß irgendwelche Struktur daselbst nicht zu beobachten ist. Dasselbe gilt von dem Spiralfaden. An den großen Hauptstämmen ist das Protoplasma verhältnismäßig dick und die Kerne zahlreich, je mehr sich aber die Tracheen verzweigen, um so flacher werden die Zellen, um so dünner das Protoplasma und um so spärlicher die Kerne. Schließlich sieht man nur ganz winzige Cuticularöhrchen, an welchen auch die stärkste Vergrößerung nur eine Ahnung der Spiralstruktur wahrnehmen läßt.

Das Tracheensystem verzweigt sich in allen Teilen des Körpers, und die Endverzweigungen dringen überall in die Gewebelemente ein. Solche feinste Tracheenverzweigungen habe ich in den secernierenden Zellen der Hautdrüsen, in den Nervenzellen, vor allen Dingen aber in der kontraktile Substanz der Körpermuskulatur beobachtet, wo sie ein durch die Chromsilbermethode hervortretendes Netzwerk bilden (Fig. 4 u. 5). Die intracelluläre Endigung dieser feinsten Tracheenzweige läßt sich ebenfalls mit der Chromsilbermethode beobachten: sie bilden ein kontinuierliches, unregelmäßiges Netzwerk zwischen den Muskelkolumnen und rings um dieselben (Fig. 4). Dagegen ist es mir nicht gelungen, besondere Tracheenendigungszellen, wie sie bei verschiedenen Arthropoden gefunden worden sind, bei *Ixodes* zu entdecken. Vorläufig muß ich daher behaupten, daß die oben dargestellte intracelluläre Endigungsweise

der Tracheenverzweigungen bei diesen Tieren die einzig vorkommende ist.

Die Tracheen stehen, wie es schon den ältern Autoren bekannt war, durch ein einziges Paar von Stigmen mit der Luft in Verbindung. Diese Stigmen sind aber von einem Bau, wie er komplizierter kaum bei den Arthropoden vorkommt. „Es liegen diese Stigmen von einer, einer flachen, etwas länglich runden Schale ähnlichen Platte umgeben, deren Ränder sich über die Umgebung erheben“ (PAGENSTECHEER). An dieser von hartem Chitin gebildeten Platte unterscheidet man an Querschnitten eine obere und eine untere Schicht, welche beide durch eine große Menge feiner, durchbrochener Chitinpfeiler miteinander verbunden sind (Fig. 6). Die untere Schicht ist dick, von zahlreichen Poren durchzogen, welche oben in je eine seichte Vertiefung des Chitins einmünden. In den Zwischenräumen zwischen diesen Vertiefungen stehen die flachen gitterartig durchbrochenen Chitinpfeiler — die schuppenförmigen Organe BATELLI'S —, welche die untere Schicht mit der obern verbinden. Die obere Schicht ist dünner als die untere und wird von Poren durchbohrt, welche den Vertiefungen der untern Schicht entsprechen. BONNET stellt, wie gesagt, diese von BATELLI zuerst erkannten Poren in Abrede; ich habe sie dagegen ganz sicher beobachtet. Rings um das Stigma verdickt sich das Chitin der obern Schichten zu 2 dicken Wülsten, deren Ränder genau aufeinander passen und somit die Stigmenöffnung schließen. Diese Öffnung hat die von BATELLI angegebene S-Form. Ihre Lage im Verhältnis zum Körper ist horizontal. Die dorsale Klappe ist besonders dick und durch eine Umbiegung des Chitinrandes gebildet. Gegen die Körperhaut grenzt sich das Stigma durch einen starken, kompakten Chitinrand ab, welcher ausschließlich der untern, hier schalenförmig aufwärtsgebogenen Schicht angehört. Ein System von Poren zieht durch die ganze Chitinmasse des Stigmas und vereinigt die untere Schicht mit der obern, indem ein jeder der feinen Chitinbalken des zwischenliegenden Pfeilersystems von einem solchen Kanälchen durchzogen ist. Diese Kanälchen sind wie in der Körperhaut mit je einem feinen Ausläufer des unterliegenden Epithelprotoplasmas angefüllt. — BATELLI nennt, wie gesagt, das ganze Chitingerüst des Stigmas „eine Kolonie von Haaren“. Dieser Ansicht kann ich nicht beitreten; die Entstehungsweise dieser Chitinbildung, wovon weiter unten im Zusammenhang mit der Entwicklungsgeschichte der Tiere die Rede ist, spricht entschieden dagegen und macht eine Homologi-

sierung mit dem gewöhnlichen harten Chitin der Gliedmaßen und Mundteile weit annehmbarer.

Das Epithel, auf welchem die Chitinscheibe der Stigma ruht, zeigt einen ebenso auffallenden Bau wie die geschilderten Chitinbildungen. Die Sinnesfunktion, welche bei der Epidermis der Zecken im Zusammenhang mit den Haarbildungen hervortritt und früher (Abh. I) dargestellt worden ist, tritt hier in einer besonders auffallenden Umbildung hervor (Fig. 6). Die Zellen des Stigmenepithels sind von zweierlei Art: Stützzellen und Sinneszellen. Die Stützzellen sind im Vergleich mit den allgemeinen Epidermiszellen ungewöhnlich schmal, haben große, ovale, in der Regel chromatinarme Kerne, welche beim zusammengedrängten Bau des Epithels in verschiedener Höhe stehen, und feinkörniges Protoplasma ohne Einschlüsse. Die Sinneszellen haben die Form bipolarer Neuroepithelzellen; jede von ihnen ist spindelförmig, hat einen ovalen Kern, dessen Chromatin reichlicher und feinkörniger als dasjenige der Stützzellen ist, daher auch dem Kerne eine dunklere Färbung gibt, durch welche sie gegen die Nachbarkerne sofort hervortritt. Das Protoplasma der Sinneszellen zeigt ebenfalls stärkere Färbbarkeit als dasjenige der Stützzellen und außerdem oft einige in perlschnurartiger Reihe angeordnete vacuolenartige Blasen. Am auffallendsten und zugleich der wichtigste Charakter dieser Sinneszellen ist eine in unmittelbarer Nähe des Kernes gelegene große Blase mit scharf abgegrenzter Außenmembran und einer von strahlenförmig nach innen gerichteten Stäbchen gebildeten Wand, welche sehr stark tingierbar, und zwar acidophil ist. Die ganze Bildung zeigt eine gewisse Ähnlichkeit mit dem binnenzelligen runden oder ovalen Körperchen der höher differenzierten Sinneszellen höherer Tiere. Die in dieser Weise gestalteten Sinneszellen sind, wie gesagt, zwischen die Stützzellen eingezwängt: nach innen setzen sie sich in eine Verlängerung fort, welcher offenbar, wie die entsprechenden Gebilde der Sinneszellen der Körperhaare, mit dem Nervensystem in Verbindung stehen. Nach außen stehen sie mit einem besonders, aus einem zwiebelförmigen, mit widerhakenähnlichen Seitenerweiterungen versehenen, nach außen in einen kurzen Stift auslaufenden Endigungsapparat in Verbindung. Diese Endapparate sind in der untern Chitinschicht gelegen, und zwar in Kanälen, von welchen je einer in jede der obenerwähnten flachen Gruben zwischen den Chitinpfeilern der Stigmenplatte ausmündet; der Stift ragt bis zur Oberfläche des Chitins hervor, die Erweiterung des Endapparats ist in

einer darunter gelegenen, entsprechend geformten Anschwellung des Kanals gelegen. Mit einem solchen Endapparat stehen zuweilen 2 Sinneszellen in Verbindung, indem ihre Protoplasmafortsätze in den Endapparat übergehen und dort verschmelzen.

Daß diese Zellenbildungen zunächst ein besonderes Sinnesorgan darstellen, läßt sich wohl nicht leugnen. Zwar stellt BONNET, wie gesagt, diese Eigenschaft in Abrede, indem er hervorhebt, daß das Stigmenepithel keine besondere Innervierung besitzt: ein besonderes Sinnesorgan sollte, meint er, einen besondern Nervenstamm haben. Es scheint jedoch selbstverständlich, daß eine Differenzierung der allgemeinen Körperhaut, deren Epithel ja auch lokalisierte, von niemandem geleugnete Sinnesorgane besitzt, auch als Sinnesorgan wirken kann, ohne darum mit irgendwelchem von der Hautinnervierung verschiedenen Nervenapparate versehen zu sein. Welcher Art aber die Sinneseindrücke dieses Stigmalsinnesorgans, wie es zweckmäßig benannt werden kann, sein mögen, muß wohl dahingestellt bleiben. BATELLI hat die Vermutung ausgesprochen, daß es sich um ein Riechorgan handelt, eine Vermutung, welche schon früher ausgesprochen worden und an und für sich anziehend ist. Der Bau des Stigmas liefert dafür einige Stützen: durch den von der doppelten Chitinschicht desselben gebildeten Siebabapparat kann von den Tracheen Luft eingezogen werden auch beim Verschuß der Stigmenöffnung, und die in dieser Weise eingezogene Luft kommt natürlich in intimste Berührung mit den Endapparaten der Sinneszellen, also gerade was man von einem Riechorgan voraussetzt. Wenn es überhaupt gestattet ist, in verschiedenartiger Weise entstandene Sinnesorgane verschiedener Tiergruppen nach ihrer Funktion zu homologisieren, so liegt diese Auffassungsweise hier so nahe wie je; es versteht sich aber auch hier von selbst, daß es sich nur um Vermutungen handeln kann.

Unmittelbar unter dem Stigma ist eine große Luftkammer gelegen, in welche die verschiedenen gewaltigen Tracheenstämme einmünden. Diese Kammer ist von unregelmäßiger, nach dem Füllungszustande wechselnder Form und ist von einer starken Cuticula ausgekleidet, welche von einem flachen bis kubischen Epithel ausgeschieden ist. Dieses Epithel grenzt sich schroff gegen das cylindrische der Stigmenplatte ab, setzt sich aber in die dorsale Klappe der Stigmenöffnung fort.

Mit der Luftkammer steht ein besonderer Muskelapparat in Verbindung. Zwei kräftige Muskelbündel ziehen, von der Mittel-

partie der Rückenhaut ausgehend, schief seitwärts und inserieren an der Wand der Luftkammer, einige Fibrillen auch am umgebogenen Rande der Stigmenplatte. Durch diese wird das Stigma geöffnet. An der Ventralseite entspricht diesen Muskelbündeln ein anderes Paar, welche jedoch nicht an der Luftkammer oder Stigmenplatte, sondern in der Nähe des letztern in der Körperhaut inserieren und offenbar die Wirkung des vorigen Paares verstärken. Der Verschluß des Stigmas wird offenbar durch die Kontraktion der allgemeinen Körpermuskulatur bewirkt: wenigstens sind Spezialmuskeln hierfür nicht zu entdecken.

Nervensystem und Sinnesorgane.

Der anatomische Bau des zentralen und peripherischen Nervensystems der Zecken weicht nicht besonders von demjenigen anderer Milben ab und ist in genauer Weise schon von PAGENSTECHER dargestellt und neuerdings von BONNET eingehend bearbeitet worden. Die embryonale Entwicklung des Nervenzentrums ist von J. WAGNER¹⁾ studiert und dargestellt worden. Zu diesen Untersuchungen habe ich nichts hinzuzufügen. In histologischer Hinsicht kann ich dagegen einige Tatsachen hervorheben, obwohl auch die Verhältnisse nur wenig von früher bekannten Tatsachen abzuweichen scheinen. Meine Untersuchungen auf diesem Gebiete gründen sich ausschließlich auf Präparate, welche nach allgemeinen histologischen Fixierungs- und Färbungsmethoden hergestellt worden sind. Die speziellen Methoden der modernen Nervenhistologie: Metallimprägnationen nach APÁTHY, GOLGI und R. Y CAJAL sowie die intravitale Methylenblaufärbung habe ich ohne Erfolg probiert.

Der Bau des zentralen Nervensystems von *Ixodes* ist, wie gesagt, vom allgemeinen Milbentypus nicht abweichend: das große Zentralganglion, dessen Entwicklung aus mehreren verschiedenen Nervenknoten WAGNER studiert hat, zeigt dieselbe Anordnung der einzelnen Bestandteile wie bei den Milben überhaupt und sendet dieselben Hauptnervenstämme aus, in betreff der Sinnesorgane natürlich mit den Modifikationen, welche von diesen bedingt werden: die blinden Ixodiden haben keine Augennerven, dagegen ist ein besonderer Nervenstamm für die Porenplatte vorhanden. In histologischer Hinsicht zeigt das Nervenzentrum (Fig. 7) dieselbe Verteilung der Substanzen, wie sie

1) J. WAGNER, Die Embryonalentwicklung von *Ixodes calcaratus*, 1894 (russisch).

bei den Arthropoden überhaupt vorkommt: eine zentrale Masse von Punktsubstanz und peripher geordnete Ganglienzellen, deren verschiedene Anhäufungen nur wenig von den ursprünglichen Gangliengrenzen unterscheiden lassen. Auch die Zellelemente des Ganglions zeigen im allgemeinen den bei den Arthropoden gewöhnlichen unipolaren Typus. Es lassen sich dreierlei verschiedene Zellarten unterscheiden, welche durch Größe, Kern- und Plasmastruktur voneinander beträchtlich divergieren und welche vorläufig die großen, mittelgroßen und kleinen Ganglienzellen genannt werden mögen. Die großen Zellen sind am seltensten. Ihr Protoplasma ist sehr homogen, zeigt aber zuweilen deutliche Ansammlungen basophiler Granula, welche sich besonders zu einem Randschollenkranz ansammeln. Der Kern ist oval und gewöhnlich reich an Chromatin, welches in gröbern und feinern Körnern verteilt, zuweilen netzförmig rings um den blasenförmigen Nucleolus auftritt. In einem Falle ließ sich ein Austreten des Chromatins ins Zellprotoplasma, wie es an verschiedenen Nervenzellen anderer Tiere früher konstatiert worden ist, beobachten (Fig. 7, in der Mitte der Abbildung). Die mittelgroßen Zellen sind am häufigsten. Sie haben ein Protoplasma, welches ebenfalls basophile Körperchen zeigen kann, öfters aber von großen Tropfenbildungen angefüllt ist, welche das Plasma größtenteils verdrängen. Die Kerne dieser Zellen sind regelmäßig ärmer an Chromatin als diejenigen der großen Zellen: oft sieht man nur einzelne Chromatinschollen und den Rest des Kerns von klarer Flüssigkeit gefüllt. Die kleinen Zellen zeichnen sich besonders durch sehr chromatinreiche Kerne aus. Ihr Protoplasma bildet nur eine dünne Schicht rings um den Kern und zeigt sich im allgemeinen homogen, auch hier findet man aber dann und wann Tropfeneinschlüsse.

Die großen Elemente sind im dorsalen Teil des Ganglions unter den mittelgroßen zerstreut: am konzentriertesten findet man sie an der Oberfläche des Ganglions unmittelbar unter dem Neurilemm und hinter dem Ösophagus. Sie nehmen also die von BONNET als Abdominale bezeichnete Partie des Ganglions ein.¹⁾ Die kleinen Zellen sind in zwei Maßen symmetrisch um den ventralen Teil des Ösophaguskanals verteilt, also nach der zitierten Darstellung im ersten Pedalganglion.

1) BONNET nennt die Kerne der Abdominalganglien „unbedeutend grösser“ (légèrement plus gros) als die andern Zellkerne, konstatiert aber sonst keinen Unterschied zwischen den Nervelementen.

Das Nervenzentrum und dessen Fortsätze, die Hauptnerven, sind von einer dünnen, aus ganz flachen Zellen mit länglichen, sehr flachen Kernen gebildeten Neurilemm umgeben. Dieses Gewebe bietet nichts von besonderm Interesse.

Die Bedeutung der verschiedenen Elemente des Nervenzentrums ist nicht leicht zu beurteilen, besonders da die mittelgroßen Zellen so überwiegend große Verbreitung gegenüber den andern besitzen. Man könnte folgern, daß die großen und kleinen Zellen irgendeinem Spezialzweck dienen, was aber bis jetzt unmöglich erörtert werden kann.

Die Endverzweigungen der Nerven an den innern Organen der Zecke habe ich nicht studiert. Die epithelialen Sinneszellen der Haut und ihrer Derivate sind im vorigen geschildert worden; sie hängen durch ihre Fortsätze mit dem Nervenzentrum zusammen. Außer den Hautborsten und dem Stigmalsinnesorgan haben die Zecken noch die Grübchen an den Vordertarsen, welche von HALLER¹⁾ entdeckt, von ihm als Gehörorgane gedeutet, von BONNET aber richtiger als ein besonderes Tastorgan beschrieben worden sind. *Ixodes reduvius* entbehrt im Gegensatz zu mehreren andern Zeckenformen der Augen. Ein nur bei den Weibchen der Zecken vorkommendes Sinnesorgan ist die sogenannte Porenplatte, welche an der Basis des Rostrums liegt und, nachdem es schon früher von Systematikern beobachtet, von BONNET zuerst als Sinnesorgan charakterisiert und ausreichend beschrieben worden ist. An der genannten Stelle ist das Chitin des Rostrums siebartig durchbrochen und birgt in seinen Poren die Ausläufer eines Sinnesepithels, welches mit demjenigen des Stigmalsinnesorgans große Ähnlichkeit besitzt. Besonders die Form der Poren und der Endausläufer der Sinneszellen stimmt beiderseits überein. Die Sinneszellen sind lang ausgezogen, mit ovalen, chromatinreichen Kernen und blasenförmigen Tropfeneinschlüssen, entbehren dagegen der für die Stigmalsinneszellen charakteristischen Kugeleinschlüsse. Die Sinneszellen stehen hier weit dichter als im Stigmalsinnesorgane, und in jedem Hautporus mündet nur der Ausläufer einer Zelle. Nach BONNET stehen die Ausläufer dieser Sinneszellen durch einen besondern Nervenstamm mit dem Gehirn in Verbindung. Über die Bedeutung des Organs teilen weder er noch die frühern Beobachter

1) HALLER, Vorläufige Bemerkungen über das Gehörorgan der Ixoden, in: Zool. Anz., Jg. 4.

etwas mit, und mehr als Vermutungen könnte man wohl auch kaum in dieser Hinsicht bieten.

In einer folgenden Abhandlung beabsichtige ich die Genitalorgane und die Entwicklungsgeschichte von *Ixodes redivivus* zu schildern.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 30.

Von den Figuren ist Fig. 1 vom Verf. aus freier Hand gezeichnet, Fig. 2—6 sind von Fräulein ESTER JOHANSSON und Fig. 7 von Herrn A. ÖSTERBERG in Stockholm mit Hilfe einer ABBE'schen Camera und ZEISS'scher apochromatischer Linsen und Kompensationsokulare gezeichnet worden. Unten sind die Vergrößerungen jeder einzelnen Figur angegeben: S. = Objektivsystem, O. = Okular. Die Fixierungs- und Färbungsmethoden sind ebenfalls angegeben.

Fig. 1. Sagittalschnitt durch die vordere Körperhälfte einer weiblichen Zecke. Schematische, nach mehreren Schnitten kombinierte Abbildung. Blutgefäßsystem rot eingezeichnet.

Fig. 2. Sagittalschnitt des Herzens. S. 2, O. 4. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

Fig. 3. Querschnitt des Herzens mit umgebenden Geweben. Oben Epidermis, seitlich Querschnitte des Exkretionsorgans. S. 8, O. 6. Behandlung wie Fig. 2.

Fig. 4. Längsschnitt und

Fig. 5. Querschnitt eines Körpermuskels mit Tracheenverzweigungen. S. 2, O. 6. GOLGI-Behandlung.

Fig. 6. Aus einem Horizontalschnitt durch die Stigmenplatte. S. 2, O. 6. Chrom-Osmium-Essigsäure, Färbung wie Fig. 2.

Fig. 7. Aus einem Horizontalschnitt durch das Nervenzentrum. S. 2, O. 6. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Thiazinrot R-Toluidinblau.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Untersuchungen über den Byssusapparat der Lamellibranchiaten.

Von

Emil Seydel.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 31–36 und 16 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

	Seite
Einführung	466
Material und Untersuchungsmethoden	469
Eigene Untersuchungen.	
I. <i>Arcidae</i> : <i>Arca barbata</i> L. und im Anschluß daran <i>A. lactea</i> L., <i>A. noae</i> L., <i>A. tetragona</i> POLI	471
II. <i>Pectinidae</i> : <i>Pecten varius</i> L.	486
III. <i>Limidae</i> :	
1. <i>Lima inflata</i> LAM. und <i>L. hians</i> GMEL.	497
2. <i>Lima squamosa</i> LAM.	506
IV. <i>Aviculidae</i> : <i>Pinna nobilis</i> L.	509
V. <i>Anomiidae</i> : <i>Anomia ephippium</i> L.	516
Anhang: <i>Aenigma aenigmatica</i> CHEMN.	529
VI. <i>Mytilidae</i> :	
1. <i>M. galloprovincialis</i> LAM. und <i>Mytilus edulis</i> L.	531
2. <i>Modiola barbata</i> L.	546
3. <i>Lithophagus lithophagus</i> L.	549
4. <i>Modiolaria marmorata</i> FORBES	552
VII. <i>Dreissensidae</i> : <i>Dreissensia polymorpha</i> PALL.	555
Vergleichender Teil	561

Einführung.

Der Byssusapparat spielt im Leben vieler Lamellibranchiaten eine wichtige Rolle als Haftorgan. In alten Zeiten hat er ohne Zweifel einen tiefeingreifenden Einfluß auf die Organisation des werdenden Muschelgeschlechts ausgeübt: bei allen Muscheln, deren Entwicklung bis jetzt bekannt geworden ist, wird er embryonal angelegt. Bei einer großen Zahl wird er später vollständig rückgebildet oder findet sich nur auf verschiedenen Stufen rudimentärer Ausbildung, bei andern aber gestaltet er sich zu einem komplizierten Apparat. Nur solche Formen, bei denen der Byssusapparat in vollster Tätigkeit ist, sollen im Folgenden zur Untersuchung gelangen.

In biologischer Beziehung ist der Byssus eines der interessantesten Gebilde der Muscheln, und er verdient in dieser Hinsicht um so mehr Beachtung, als zu den byssustragenden Muscheln gerade solche gehören, welche eine wirtschaftliche Bedeutung erlangt haben, wie *Meleagrina*, *Mytilus*, *Pinna*, *Arca* u. a.

Es ist nicht zu verwundern, daß ein so eigenartiges Gebilde seit den ältesten Zeiten beschreibender Naturbeobachtung die Aufmerksamkeit auf sich gezogen hat und bis auf diese Tage der Gegenstand zahlreicher Untersuchungen gewesen ist. Dennoch war eine erneute Bearbeitung berechtigt und nicht nur eine solche der histologischen, sondern auch der morphologischen und biologischen Verhältnisse.¹⁾ Die vergleichend-morphologische Untersuchung ergab vor allem, daß die Muskulatur teilweise unrichtig (*Anomia*, *Pecten* u. a.) und teilweise (Mytiliden u. a.) so gedeutet worden war, daß die mit ihrer Hilfe abgeleiteten Beziehungen zwischen Byssusapparat und Fuß anders erschienen, als sie sie sich in Wirklichkeit darstellen.

Ferner haben die außerordentlich vielgestaltigen Byssusgebilde nur einmal eine eingehendere vergleichende Bearbeitung erfahren, die, von A. MÜLLER 1837 noch mit den einfachsten Mitteln ausgeführt, neben zahlreichen Trugschlüssen manche Beobachtungen enthält, die bis heute verkannt und bestritten worden sind.

Zahlreich dagegen sind die Untersuchungen über die byssusbildenden Elemente, aber eine endgültige Entscheidung ist noch nicht gefallen. Die Anschauungen über die Byssusbildung

1) Die naturwissenschaftliche Fakultät der Universität Tübingen hatte für 1906—1907 und wiederholt für 1907—1908 die Preisaufgabe gestellt: „Eingehende die Vertreter mehrerer Familien berücksichtigende histologische Untersuchung der den Byssus bildenden Organe der Lamellibranchiaten.“

haben mannigfaltige Wandlungen durchgemacht: DE HEIDE (1683) und POLI (1791) schreiben dem Byssus eigenes, organisches Wachstum zu, und v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN kehrte 1877 nochmals zu dieser längst überholten Ansicht zurück. DE BLAINVILLE (1825) und noch LEYDIG (1857, 1864) halten ihn für vertrocknete und chitinisierte Muskelfasern, J. MÜLLER (1830) und WAGNER (1835) für umgewandelte Sehnenfasern. F. MÜLLER (1885) und besonders REICHEL (1887 und 1890) behaupten, er sei ein cuticulares Produkt. Andere Untersucher haben im Fuß gelegene Drüsen beobachtet und bringen sie mit dem Byssus in Zusammenhang. Schon RÉAUMUR (1730), LESSER (1744) und CUVIER (1805) erwähnen solche. A. MÜLLER (1837) beschreibt sie für mehrere Muscheln; er unterscheidet ferner zwischen einer „Byssusmaterie“ und einer die Befestigung derselben am Tierkörper vermittelnden „Verbindungsmaterie“. Nur VAILLANT (1865), der die von JOH. MÜLLER (1830) nicht gesehenen Drüsen im Fuß von *Tridacna* beschreibt, schließt sich dieser Auffassung A. MÜLLER'S vom Bau des Byssus an. — TULLBERG (1877) unterscheidet im Fuß von *Mytilus* eine grünliche und eine weiße byssogene Drüse und erwähnt „drüsenähnliche“ Zellen in den Falten der Byssushöhle, die von BARROIS (1879, 1880) bei mehreren, aber nur mit gut ausgebildetem Byssus versehenen Formen nachgewiesen werden. BARROIS hält die weißen und grünlichen Drüsen im Fuße von *Mytilus* im Gegensatz zu TULLBERG nur für verschiedene Secretionsstadien einer Drüsenart, ebenso CATTIE (1886), und es ist nach ihm durchaus unangebracht, „de distinguer deux systèmes glandulaires dans le pied des Lamellibranches, dont l'une sécréterait la matière filamenteuse et l'autre la matière agglutinative“. Auch CARRIÈRE (1882), HORST (1889), SLUTER (1892) u. a. können nur eine Drüsenart feststellen; sie sehen aber den Byssus nicht wie TULLBERG, BARROIS und CATTIE als bloßes Drüsenprodukt an, sondern schreiben auch dem Epithel der Byssushöhle einen Anteil an der Bildung des Byssus zu. Dagegen unterscheidet THIELE (1892, 1897) im Fuße einiger Lamellibranchiaten mehrere verschiedene Drüsengruppen. Den Byssus faßt er aber auch als das „Produkt von subepithelialen Drüsenzellen und von Epithelzellen“ auf; seine Bildung hat er nicht näher untersucht.

Der Weg, den meine Untersuchungen über die byssusbildenden Elemente zu gehen hatten, war hiermit angedeutet. Lassen sich verschiedene Drüsenysteme im Fuße der Byssiferen unterscheiden, und, wenn dies der Fall ist, welchen Anteil nimmt ihr Secret am

Aufbau des Byssus? Ferner: Beteiligt sich das Epithel an der Byssusbildung und in welchem Maße?

Der Beschaffenheit des Epithels wurde stets eine große Bedeutung zugeschrieben, da es nicht nur an der Bildung, sondern auch an der Befestigung des Byssus beteiligt sein sollte, und so einfach es erscheint, eine Entscheidung treffen zu können, so zeigt doch schon die vorhandene Literatur die Schwierigkeit und Vielseitigkeit der Frage. Schon A. MÜLLER hatte eine Mitwirkung der die Byssushöhle auskleidenden „Membran“ vermutet und ihr die Abscheidung seiner „Verbindungsmaterie“ zugeschrieben. TULLBERG gab dann zum erstenmal bei *Mytilus edulis* in der Byssushöhle und in der Fußrinne, nur nicht in den von dieser ausgehenden Kanälen das Vorhandensein von Wimpern an. Nach CARRIÈRE soll es sich jedoch um Secretfäden handeln, und Wimpern sollen „nur in den außer Funktion gesetzten Fächern“ der Byssushöhle vorhanden sein. BARROIS findet nur bei wenigen Byssiferen Wimpern und zwar nur bei solchen mit reduziertem Byssus. Auch CATTIE fand nicht bei allen von ihm untersuchten Arten Wimpern. Nach HORST fehlen sie bei *Dreissensia* in der hintern Region der Höhle „ohne Zweifel“ und nach SLUTER ebenso bei *Barbatia helblingia* und *B. virescens*. BOURNE (1907) findet bei *Aenigma*, wie CARRIÈRE bei mehreren andern Formen, Wimpern nur an den Stellen, an welchen eine Secretion nicht stattfindet; außerdem hält er diese Wimpern für unbeweglich.

Während diese Untersucher eine teilweise Bewimperung erkennen, existieren nach der Ansicht der folgenden überhaupt keine Wimpern. KELLOGG (1892) hält sie für „a very regular layer of striated secretion“. Ebenso findet BOUTAN nur unbewegliche Secretstäbchen, welche Wimpern vortäuschen können. Nach REICHEL'S Anschauung über die Natur des Byssus ist das Vorkommen von Wimpern vollständig ausgeschlossen, es kann sich nur um cuticulare Gebilde handeln. Auch nach THIELE handelt es sich nicht um Wimpern, sondern um „cuticulare Fäserchen“.

In biologischer Beziehung erforderten die Verwendung des stark modifizierten Fußes als Lokomotionsorgan und die Mitwirkung des Byssus bei der Ortsveränderung, ferner die Vorgänge bei der Anheftung, Ablösung und Neubildung des Byssus, über welche auch noch in den letzten Arbeiten irrige Angaben gemacht wurden, erneute Beobachtungen.

Material und Untersuchungsmethoden.

Mit Ausnahme von *Dreissensia* kamen nur marine Formen in Betracht. — Das Material habe ich zunächst während eines dreimonatlichen Aufenthalts im Herbst 1906 an der k. k. zoologischen Station zu Triest gesammelt und, da es beim Versand spurlos abhanden kam, während eines 2 $\frac{1}{2}$ monatlichen Aufenthalts im Frühjahr 1907 an der zoologischen Station zu Neapel wiedergesammelt.

Dem k. k. Kuratorium der zoologischen Station zu Triest und der k. württembergischen Regierung bin ich für die Überlassung von Arbeitsplätzen und den Leitern der zoologischen Stationen zu Triest und Neapel für die freundliche Aufnahme, die ich gefunden habe, zu großem Danke verpflichtet.

Die Ausführung der Arbeit erfolgte im zoologischen Institut der Universität Tübingen. Meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN habe ich für vielfache Unterstützung bei der so unangenehm verzögerten Vollendung dieser Arbeit sehr zu danken.

An den zoologischen Stationen zu Triest und Neapel erstreckten sich meine Untersuchungen auf Beobachtungen und Versuche an lebendem Material über Bildung, Ablösung und Neubildung des Byssus, ferner auf Schnitte durch lebende Tiere zur Beobachtung der Wimperverhältnisse des Epithels des Byssusorgans und auf die Erlangung passend konservierten Materials. Konserviert wurden die Tiere in betäubtem und in unbetäubtem Zustande; zum Betäuben wird am einfachsten 70% Alkohol allmählich und vorsichtig dem Seewasser zugesetzt. Von den Konservierungsmitteln, die ich benutzte, gaben das ZENKER'sche Gemisch und Sublimat in destilliertem (6%) oder in Seewasser (10%) gelöst, mit und ohne Essigsäurezusatz (5%), die besten Resultate. Ferner kamen absoluter Alkohol, das Gemisch von CARNOY, Formol, FLEMMING's schwaches Gemisch und PERENYI'sche Flüssigkeit zur Anwendung.

Die Einbettung erfolgte in Paraffin und in Celloidin. Zur Topographie der Drüsen wurden vollständige Schnittserien von 5 und 10 μ Dicke quer und frontal, zuweilen auch sagittal durch den Fuß gelegt. Zum Aufkleben dieser Serienschnitte benutzte ich eine von OLT (in: Z. wiss. Mikrosk., vol. 23, p. 323) empfohlene Methode, die darin besteht, daß Eiweißgelatine in dünner Lage dem Objektträger aufgestrichen wird, die Schnitte aufgelegt und mit Hilfe von Formol festgeklebt werden. Dabei bestätigte sich mir die vorzügliche Verwendbarkeit dieser Phenolgelatine, doch gelang es mir nie, die Masse

so dünn und vor allem so regelmäßig zu verstreichen, daß sie nach der Färbung der aufgeklebten Schmitte nicht störend gewirkt hätte. Um dies zu vermeiden, schlug ich folgendes Verfahren ein: ein erbsengroßes Stück der OLT'schen Gelatine wurde in einem mit destilliertem Wasser gefüllten Reagenzglas durch gelindes Erwärmen gelöst und mit dieser Lösung der gut gereinigte Objektträger auf einer Fläche begossen. Nach der Benetzung wurde er auf seiner schmalen Kante schief zum Trocknen aufgestellt. Die zurückbleibende Gelatine bildet dann auf ihm einen sehr feinen und gleichmäßigen Überzug, der sich bei keiner Färbung störend bemerkbar macht und doch genügt, die Schmitte tadellos sicher haften zu lassen. Am besten bereitet man sich gleichzeitig eine größere Anzahl solcher Objektträger, wobei es sich, um Verwechslungen zu vermeiden, empfiehlt, die Klebfläche durch Anritzen mit einem Diamanten zu bezeichnen.

Es wird sich im Folgenden ergeben, daß im Fuß der Lamelli-branchier sehr verschiedene Drüsen nebeneinander vorkommen, und es war mein Bestreben, sie sicher und möglichst einfach zu charakterisieren. Dazu erwiesen sich morphologische Angaben wie die Größe und Gestalt der Zellen, der Bau ihres Kerns und die Form ihres Secrets als unzureichend. Die Form des Secrets gibt zwar zuweilen gewisse Anhaltspunkte, indem die Granula verschiedene Größe aufweisen oder eine ganz individuelle Gestalt besitzen können. So enthalten z. B. bei *Lima inflata* bestimmte Drüsen spindelförmige Granula und lassen sich dadurch von andern, rundliche Granula enthaltenden Drüsen unterscheiden. Aber dies sind besonders günstige Fälle, und bei den entleerten, verquollenen, den fertigen Byssus aufbauenden Secreten versagt die morphologische Unterscheidung. Dagegen stellen die histologischen Färbungen in den meisten Fällen ein vorzügliches Hilfsmittel dar, die verschiedenen Drüsensecrete zu einer Unterscheidung zu bringen und gleichzeitig die Erkenntnis ihrer chemischen Natur zu vertiefen.

Im allgemeinen sind die Eiweiße, zu denen auch die Secrete der zu behandelnden Drüsen gehören, sauer-basischer Natur; bald überwiegt der saure, bald der basische Charakter, und die Stärke der Acidität und Basicität kann recht verschieden sein. Die mit sauren und basischen Farbstoffen zu erzielenden Umsetzungen ermöglichen die Unterscheidung acidophiler und basophiler Drüsensecrete, und je nach dem Grad der Acidophilie und Basophilie lassen sich noch feinere Unterschiede machen. Hierfür werden sich im Laufe der Untersuchungen viele Beispiele ergeben. Neben rein

basophilen und acidophilen Drüsen werden sich auch solche finden, die eine unreine Mischfärbung zeigen, indem sie saure und basische Farbstoffe in ähnlicher Menge festhalten. Bei diesen Unterscheidungen darf aber nur auf das reife Secret Rücksicht genommen werden, denn der Inhalt unreifer Secretzellen zeigt in der Regel ein abweichendes färberisches Verhalten.

Ich versuchte eine große Anzahl Farbstoffe, gab aber bald der Doppelfärbung Orange G-DELAFIELD'S Hämatoxylin den Vorzug. Orange G habe ich Eosin vorgezogen, nicht nur weil es die Kontrastfarbe zu dem Blau des Hämatoxylin ist, sondern vor allem, weil mit seiner Hilfe in der Färbung viel feinere Nuancen erzeugt werden können, als es mit Eosin auch durch geübte Hand möglich ist. Daneben verwendete ich häufig Tetrabromfluorescein und triphenylrosanilintrisulfosaures Calcium in Pikrinsäure gelöst, welche beide zusammen schöne und sehr scharfe (Dreifach-)Färbungen geben. Im folgenden Teil sollen diese abgekürzt mit T.-Tr. bezeichnet werden. Zum Nachweis mucinhaltiger Secrete benutzte ich fast ausschließlich Thionin und für feinere Strukturverhältnisse HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin, meist ohne Vorfärbung mit Bordeaux R. Außerdem wurden das BIONDI'SCHE Dreifarbengemisch nach P. MAYER, Methylenblau, P. MAYER'S Muchämätein, Alaunkarmin und Pikrokarmin verwendet.

Eigene Untersuchungen.

I. *Arcidae*.

Der Byssusapparat der Arciden gehört zu den am häufigsten und besten bearbeiteten. — Da er bei den von mir untersuchten Arten große Ähnlichkeit aufweist, so genügt die eingehendere Darstellung einer derselben, als welche mir *Arca barbata* L. am passendsten erschien. Von den andern Arten: *A. noae* L., *A. tetragona* POLI und *A. lactea* L. sollen nur die Abweichungen kurz berührt werden. Diese sind bei *A. noae* und *A. lactea* unbedeutend, bei *A. tetragona* größer.

Arca barbata L. (*Barbatia barb.* L.).

Ihr Byssusapparat zeigt wie bei allen Arciden ursprüngliche Verhältnisse. — Der Fuß bildet auf der Ventralseite des symmetrisch gebauten Tieres eine große, plumpe Masse, von deren mittlerem breitesten Teile sich nach vorn ein kurzer, zungenförmiger Fortsatz erstreckt und die hinten einen dünnen, durchscheinenden

Kiel von wechselnder Größe trägt (Fig. 1). Zwischen diesem und dem mittlern Teile läßt sich nicht selten, besonders beim Kriechen, eine deutliche Einkerbung beobachten, und eine ähnliche Einbuchtung tritt zuweilen auch zwischen dem vordern Fortsatz und dem mittlern Teile auf. Es sind dies die Stellen, an welchen die weitere Gliederung des Fußes, wie sie sich bei den Mytiliden am fortgeschrittensten zeigt, einsetzt.

Die Spitze des Fußes zeigt eine löffelförmige Aushöhlung (*Tr*, Fig. 1), die dem Trichter bei *Pecten varius* und bei andern Byssiferen homolog ist und im Folgenden auch so bezeichnet werden soll. Bei der Locomotion spielt der Trichter eine wichtige Rolle; der weit ausgestreckte Fuß heftet sich mit ihm am Untergrund fest, und durch Kontraktion der Fußmuskeln wird das Tier nachgezogen. Die Beteiligung der ventralen Fußseite bei der Ortsveränderung bedarf einer Richtigstellung. Nächst dem Trichter berührt nur der hintere Kiel mit seiner Basis, welche einer geringen Verbreiterung fähig ist, stets den Boden, der mittlere Teil dagegen meist nicht. Ferner erfahren bei *Arca barbata* die gleich zu beschreibende Fußrinne und der Höhleneingang keine sohlenartige Verbreiterung, wie es von SLUITER (p. 172—173) für *Barbatia helblingia*, eine tropische *Arca*-Art, angegeben worden ist. Sie nehmen an der Fortbewegung keinen aktiven Anteil. Das „Kriechen“ von *Arca* ist demnach nicht mit dem von Gastropoden identisch.

Hinter dem Trichter und von ihm getrennt senkt sich eine Rinne tief in den Fuß ein. Sie läßt einen äußern, meist weitem Teil von einem innern, auf dem Querschnitt spaltförmig erscheinenden Teile unterscheiden (Fig. 30); beide Teile sind durch einen auf jeder Seitenwand verlaufenden Vorsprung deutlich voneinander abgesetzt.

Die Rinne führt in die umfangreiche Byssushöhle, welche den Hauptteil des Fußes einnimmt (Fig. 1). Auf Frontalschnitten (Fig. 27 und 28) zeigt sie elliptischen Umfang; oben hat sie ihre größte Länge und, wie Querschnitte (Fig. 31, 33) zeigen, auch ihre größte Breite; gegen den Ausgang zu neigen sich ihre Wände trichterförmig zusammen, wodurch derselbe beträchtlich schmaler und kürzer wird, als es ihr Innenraum ist. In diesen hängt ein breitkeilförmiger, muskulöser Wulst herab (Fig. 1, 31, 33), dessen Oberfläche in zahlreiche dünne Falten gelegt ist. Nur die vordersten Falten stehen in der Längsrichtung des Fußes, die übrigen sind von oben und hinten schief nach unten und vorn gerichtet (Fig. 27, 28); die hintern überdecken die vordern. Im obern Teil der Höhle ver-

schmilzt der freie seitliche Rand der Falten und im hintern Teile der Höhle auch ihr unterer Rand mit der Höhleninnenwand, so daß geschlossene Fächer zustande kommen (Fig. 28).

Die Zahl der Falten nimmt mit der Größe der Tiere zu. Bei einem Exemplar mittlerer Größe von 2,8 cm Schalenlänge zählte ich 43 Falten, links 20, rechts 23; bei einem großen, 3,6 cm langen Exemplar 91 Falten, links 43, rechts 48 und bei einem jungen, nur 0,8 cm langen Tier fand ich links 6, rechts 7, zusammen also nur 13 Falten. Die Dicke der Falten betrug bei einem 3 cm langen Exemplar im Durchschnitt 70 μ . — Die zwischen dem äußern und innern Teile der Rinne vorhandenen Vorsprünge setzen sich auch in die Höhle fort (V, Fig. 31).

Bei *Arca noae* ist die Höhle größer, zeigt aber ähnliche Ausgestaltung. — Bei *Arca lactea* ist der Wulst weniger umfangreich, und die Falten sind mehr in die Längsrichtung eingestellt (Fig. 34 und 35). — Bei *Arca tetragona* kommt ein Wulst nicht zur Ausbildung. Die Falten stehen annähernd in der Längsrichtung des Fußes. Sie bilden dünne, parallel nebeneinander liegende Blätter. Die mittelste Falte ist die größte und älteste, seitlich werden sie niedriger und kürzer (Fig. 6 und 36).

Muskulatur (Fig. 1): Der Fuß besitzt bei allen von mir untersuchten Arciden 2 Paar symmetrisch gelegener Muskeln, die als *Retractores pedis anteriores* und *Retractores pedis posteriores* zu bezeichnen sind (Fig. 1 *r. a* und *r. p*). Die hintern Retractoren sind sehr breit, inserieren sich vor dem hintern Adductor und ziehen schief nach unten und vorn, wobei sie zu einer einheitlichen Masse zusammentreten, in welche im wesentlichen die Byssushöhle eingesenkt ist. Fasern dieser Muskeln dringen in den Byssuswulst und dessen Falten ein. Die vordern Retractoren sind viel weniger starke Bündel, die sich hinter dem schwächern, vordern Adductor an die Schale ansetzen und nach hinten und unten gegen die Vorderwand der Byssushöhle ziehen. Dort vermischen sich ihre Fasern mit denen der hintern Retractoren und dringen zahlreich in die vordersten, an die Vorderwand der Höhle sich ansetzenden Falten des Wulstes ein (Fig. 28). Ein Teil der Fasern biegt nach vorn und durchzieht den vordern, rinnentragenden Teil des Fußes. — Beide Retractorenpaare spielen bei der Locomotion eine Rolle; bei fest-sitzender Lebensweise dienen sie als Byssusmuskeln, *Retractores byssus anteriores* und *posteriores*, indem sie das Tier am Byssus festhalten.

Ferner besitzt der ganze Fuß eine dicke muskulöse Decke

(Fig. 28), welche durch Querfaserzüge mit den beiden Retractorenpaaren verbunden ist. Außerdem sind noch in der Wand der Höhlenöffnung verlaufende Muskelfasern, die an ihrer Verengung und Erweiterung beteiligt sind, zu erwähnen.

Die von den zwischen den vordern Retractoren gelegenen Pedalganglien aus erfolgende Innervierung des Fußes und seiner Muskulatur bietet nichts besonders Erwähnenswertes.

Der Byssus (Fig. 1, 2, 3). Er ist ein massiges Gebilde von meergrüner, glänzender Farbe, das so in der Byssushöhle steckt, daß nur sein unterer, mit einer verbreiterten Haftfläche versehener Teil, mit dem er der Unterlage aufsitzt, hervorragt. Der mittlere, im Höhlenausgang steckende Teil, den A. MÜLLER als „Byssusstamm“ bezeichnete, ist seitlich zusammengedrückt, und seine vordere und hintere Kante ist ausgeschweift. Der obere, umfangreichere Teil ist trichterförmig ausgehöhlt, und seine Wände, die vorn und hinten eine Lücke aufweisen, bestehen aus zahlreichen feinen, zugespitzten Lamellen (Fig. 2 *w. l.*), welche zwischen den Falten des Byssuwulstes stecken und eine ihnen entsprechende Anordnung zeigen. Sie bilden nach A. MÜLLER die „Wurzel“ des Stammes.

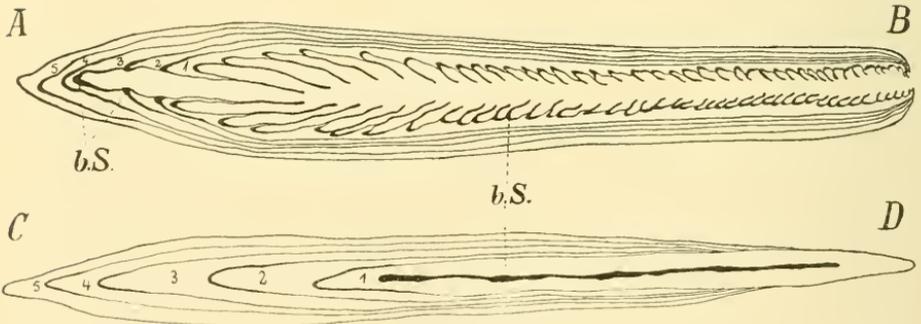


Fig. A.

Arca barbata L. 8:1.

Byssus frontalschnitt, entsprechend den in Taf. 25, Fig. 3 angegebenen Durchschnittslinien. Die Zahlen (1—5) geben die nacheinander gebildeten Schichten an.

Gewöhnlich zeigt der Byssus Schichtung, nur in einem gewissen Falle, auf den erst später eingegangen werden soll, stellt er ein einheitliches Gebilde dar. Die Schichtung läßt sich schon ohne Präparation am hintern Teile erkennen (Fig. 2, 3); deutlicher tritt sie auf Quer- (Fig. 32, 36) und Frontalschnitten (Fig. 5 und Textfig. A) hervor. Auf letzterer erkennt man auch, daß die Schichten

vorn am dicksten sind und nach hinten allmählich an Mächtigkeit abnehmen. Bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin oder besser und einfacher bei Thioninbehandlung sieht man zwischen den breiten acidophilen gelbgrünen Schichten schmale basophile, mit Thionin sich intensiv rotviolett färbende Lagen (Textfig. A b. S). Die acidophilen Schichten zeigen feinfasrige Struktur.

Der Byssus von *Arca noae* ist größer, der von *A. lactea* kleiner, aber sonst von übereinstimmendem Bau. — Der Byssus von *A. tetragona* zeigt entsprechend der abweichenden Anordnung der Höhlenfalten auch einen andern Verlauf der Wurzellamellen (Fig. 6).

Drüsen. 1. Bei allen Arciden ist die äußere Oberfläche des Fußes reichlich mit Mucindrüsen ausgestattet. Sie finden sich auf der ganzen Ventralseite, in dichter Lage an den Stellen, welche bei der Locomotion einer Berührung mit dem Boden ausgesetzt sind. In den Seitenwänden (Fig. 30, 31, 33) nehmen sie nach oben mehr und mehr ab. Sie münden auch auf den Seitenwänden des äußern Teils der Rinne aus; bei *Arca barbata* erscheinen letztere stets blasser, geringer basophil als die andern. — Vorn umgeben die Mucindrüsen mehrschichtig den Trichter (*J. Dr.*, Fig. 27, 34, 35); THIELE hat diese Trichterdrüsen als „vordere Fußdrüse“ unterschieden; doch kann ich zwischen den Trichterdrüsen und den übrigen Mucindrüsen einen Unterschied, wie ihn THIELE für *A. noae* angibt, nicht feststellen. Stets fand ich einen übereinstimmenden Bau.

Hier soll nebenbei noch erwähnt sein, daß bei *A. barbata* und *A. tetragona* zwischen den peripheren Mucindrüsen in geringerer Zahl andere subepitheliale drüsenartige Zellen vorkommen, die zwischen den Epithelzellen ausmünden und einen homogenen, acidophilen, mit Eisenhämatoxylin sich schwärzenden Inhalt führen.

2. Hinter der Trichterdrüse beginnt ein mächtiger Drüsenkomplex aufzutreten, der den vor der Höhle gelegenen Fußteil fast vollständig einnimmt (Fig. 27, 34) und mit dem Beginn der Höhle sich in zwei Haufen teilt, die in ihren Seitenwänden verlaufen, wobei sie gegen das Ende der Höhle mehr und mehr an Umfang abnehmen (Fig. 28, 34, 35). Es sei hier schon angedeutet, daß diese Drüsen die Hauptmenge des den Byssus bildenden Secrets liefern und deshalb ihre Topographie und der Ort ihrer Ausmündung für das Verständnis der Byssusbildung von Wichtigkeit ist. Die in der Höhlenwand liegenden Drüsenzellen münden teilweise in die äußern, von den Falten mit der Höhlenwand gebildeten Winkel der Fächer (*a. Wi.*,

Fig. 28) ein, teilweise münden sie unter der Ansatzstelle der Falten auf der freien Innenfläche der Höhle aus, die an letztern Stellen dann stets fein gefältelt erscheint (Fig. 31, 36 u. 20). Die in der Umgebung der Fußrinne liegenden Drüsen münden in den innern Teil der Rinne aus und dort, wo sie an die Vorderwand der Höhle angrenzen, auch in diese ein (Fig. 30, 27 u. 34).

Die einzelnen Drüsenzellen (Fig. 20) sind groß, birnförmig und haben einen sehr langen Hals. Ausführgänge von 1 mm Länge sind nicht selten. Ihr Kern ist groß, kuglig und mit auffallend großem Nucleolus und sonst nur wenigen peripher liegenden Chromatinkörnchen versehen. Der Inhalt ist sehr grobkörnig; die Granula sind rundlich und von ungleicher Größe, meist 3 μ , doch bis 5 μ im Durchmesser betragend. In reifem Zustande sind sie rein acidophil. Im Ausführungsgang liegen sie meist in einer Reihe hintereinander und lassen sich darin bis auf die Oberfläche des Epithels verfolgen. Die Zellen platzen bei der Entleerung nicht auf, wie von BOURNE (1906, 1907) für die Byssusdrüsen von *Jousseamiella* und *Aenigma* angegeben wird. — Zuweilen erweisen sich die Granula aus kleinern Körnchen zusammengesetzt (Fig. 29).

Nach der Secretion zeigen die Drüsen einen feinen, krümligen Inhalt, der sich schwach basophil verhält; der Kern ist geschrumpft. Bei der Neubildung von Granula treten im Plasma kleine Körnchen auf, die an Größe zunehmen und zunächst noch nicht rein acidophil sind wie die reifen. In diesem Zustande zeigt der Kern wieder kuglige Gestalt. Auf weitere Einzelheiten kann hier nicht eingegangen werden.

Diese Drüsen sollen als acidophile Rinnen- und Höhlendrüsen bezeichnet werden. Sie finden sich in ganz ähnlicher Verbreitung bei *A. noae*, *A. lactea* und *A. tetragona*, also in großer Menge vor der Höhle, in die Rinne einmündend und ferner in der Seitenwand der Höhle, nur in die vordern Winkel der Fächer ausmündend (Fig. 33—36).

3. Hieran lassen sich am besten die in den Falten des Byssuswulstes gelegenen Drüsenzellen, die ich als Faltendrüsen bezeichnen will, anschließen (Fig. 27, 28 a. F). Sie führen in secretreifem Zustande kleine, glänzende, vollkommen orangeophile Körnchen (Fig. 19 a. F). Diesem Verhalten begegnet man aber nicht häufig und nur bei Tieren, die eben zu secernieren im Begriffe stehen. In der Regel sind sie bei Anwendung von Orange G-Hämatoxylin bräunlich gefärbt, nehmen also neben basischen auch saure Farbstoffe auf. Von den acidophilen

Höhlendrüsen unterscheiden sie sich leicht durch geringere Größe und den Kern, der nur einen kleinen Nucleolus enthält, vor allem aber durch den feinkörnigern Inhalt (vgl. Fig. 19 mit 20). Sie finden sich nur in den Falten, am zahlreichsten in den untern Enden derselben. Dort läßt sich auch der Austritt ihres Secrets zwischen den Epithelzellen leicht beobachten. — Ähnliche Drüsen finden sich auch bei den andern Arciden.

4. Im Byssuswulst fallen bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin durch ihren tiefblauen Inhalt zahlreiche Drüsenzellen auf, die als basophile Höhlendrüsen bezeichnet werden sollen (*b. H.*, Fig. 27, 28, 33—36). Sie münden bei *A. barbata* nur in die innern Winkel der Fächer ein, welche die Falten mit dem Byssuswulst bilden (Fig. 28 *i. W.*). In ihrem Bau stimmen sie mit den peripheren Mucindrüsen überein: sie sind birnförmig und mit einem kleinen Kern, der sehr chromatinreich ist, versehen. Ihr Inhalt besteht aus rundlichen Granula, die Hämatoxylin stark bläuen und mit Thionin eine dunkelrotviolette Färbung geben. Gewöhnlich erscheint der Inhalt klumpig oder schleimig, aber auf dünnen Schnitten und mit Thionin treten die Granula deutlich hervor. Nach dem Austritt aus den Zellen zeigt das Secret homogene Beschaffenheit.

Die basophilen Höhlendrüsen finden sich auch bei *A. noae* nur im Byssuswulst; bei *A. lactea* (Fig. 34, 35) dagegen dringen sie auch in den obern Teil der Falten ein und münden zwischen den Faltdrüsen auf der Oberfläche derselben aus. — Bei *A. tetragona* liegen sie hauptsächlich im obern hintern Teile der Höhle und dringen nicht in die Falten ein.

5. Unterhalb der acidophilen Höhlendrüsen finden sich, in der Seitenwand der Höhle liegend und auf ihrer innern Oberfläche ausmündend, kleine Drüsenzellen, die einen feinkörnigen Inhalt führen, der meist schwach basophil erscheint, aber keine deutliche Schleimfärbung zeigt (*b. Dr.*, Fig. 27, 31, 33, 36). Zellen mit acidophilen Körnchen können dazwischen liegen. Sie kommen für die Byssusbildung nicht in Betracht und brauchen daher nicht näher beschrieben zu werden. Sie entsprechen den „kleinen viskösen Drüsen der Byssushöhle“ von THIELE.

Historisches: R. WAGNER (1835), A. MÜLLER (1837) und LEYDIG (1854, 1857) fanden noch keine Drüsen. Zuerst hat sie wohl BARROIS (1879) bei *A. barbata* und *A. tetragona* beobachtet, dann CARRIÈRE (1882) bei *A. noae*. Letzterer sah in der Umgebung der im Vorderende des Fußes gelegenen „Längsspalte“ rundliche Drüsenzellen, die er in seiner

fig. 3, tab. 5 als „Spinndrüse“ bezeichnet. Später, wenn der Spalt tiefer wird, „tritt eine zweite Drüse auf, welche aus langgestreckten kolbenförmigen Zellen gebildet zu sein scheint“ und sich bis auf die Höhlenwand fortsetzt. Nach der Abbildung zu schließen, hat er die Trichterdrüse als „Spinndrüse“ angesehen. — BARROIS findet bei *A. tetragona* nur eine Art von Rinnendrüsen („glandes du sillon“), die sich mit Hämatoxylin violett färben sollen. In die Höhle ausmündend beschreibt er nur in den Falten liegende, kleine, granulierte Drüsenzellen. Bei *A. barbata* konnte er die Rinnendrüsen bis in die Höhle verfolgen. — BOUTAN (1895) hält bei *A. tetragona* die Faltendrüsen für die eigentliche „glande byssogène“. Nebenbei erwähnt er nur noch längs der Rinne gelegene Mucin-drüsen. — THIELE (1897 und schon 1892) hat für *A. noae* mehrere (7) Drüsengruppen angegeben, die er nach ihrer Lage und nach ihrer Färbbarkeit (muköse und visköse Drüsen) unterscheidet und die im wesentlichen mit den von mir beschriebenen Drüsengruppen übereinstimmen.

Epithelverhältnisse. Die Fußoberfläche trägt gewöhnliches Flimmerepithel, das von dem darunterliegenden Bindegewebe nicht immer deutlich durch eine Basalmembran abgegrenzt ist. Auch die ganze innere Oberfläche des Byssusapparats: die Rinne, die Höhle und ihre Fächer, ist mit Wimperepithel ausgekleidet. Die Wimpern fehlen nirgends. Sie sind ständig in lebhafter Bewegung, wovon man sich auf Schnitten durch lebendes Material leicht überzeugen kann. Mit Hilfe von Karminpulver läßt sich feststellen, daß der durch den Wimperschlag erzeugte Wasserstrom gegen den Ausgang der Höhle gerichtet ist.

Das Epithel zeigt verschiedene Beschaffenheit. Zunächst sei auf die eigenartige Umbildung hingewiesen, welche es an allen den Stellen erfährt, an welchen die grobkörnigen acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen ausmünden, also im innern Teile der Rinne, auf der Vorderwand und auf den Seitenwänden der Höhle und in den äußern Winkeln der Fächer. Hier sind die Zellen höher (20 μ) und schmaler und durch weitere Intercellularen, durch welche die Drüsengranula austreten, voneinander getrennt. Ihre Wimpern sind länger (10—12 μ) und erscheinen kräftiger. Sie erheben sich von einem einfachen Saum deutlich sichtbarer Basalkörperchen. Das Zellplasma zeigt längsfasrige Beschaffenheit.

Ein anderes Aussehen zeigt das Epithel der Falten; es ist nicht überall gleichartig ausgebildet. Auf der Fläche der Falten ist es sehr niedrig, oft nur 2 μ hoch. Die einzelnen Zellen weisen bei Flächenansicht polygonale Umrisse auf (Fig. 4). Ihr Kern ist kuglig. Die Wimpern sind kurz und fehlen auf keiner Zelle. Gegen den untern freien Rand der Falten (Fig. 19) werden die

Epithelzellen schmaler und höher (20—30 μ) und zeigen Keilform. Der Kern wird länglich. Im Plasma finden sich unregelmäßige Granulationen.

Das Epithel, im besondern auch das der Falten, liefert im Gegensatz zu den Angaben früherer Beobachter kein Material zur Bildung des Byssus! Schon sein Charakter als Wimperepithel scheint mir dagegen zu sprechen; es ist mir kein Fall bekannt geworden, daß Wimperzellen gleichzeitig zu secernieren vermögen. Auch das Plasma deutet nicht auf secernierende Tätigkeit; häufig ist es längsfaserig strukturiert, nur in den Faltenenden schließt es Granulationen ein, deren Austritt ich aber nie beobachten konnte. Auf Schnitten durch Tiere, die konserviert wurden, als die Secretion des Byssus eben in vollem Gange war, sieht man überall zwischen den Epithelzellen der untern Faltenenden austretend und auf der Oberfläche derselben liegend nur Granula, die bei Färbung mit T.-Tr. stets leuchtend rot erscheinen wie die Granula der acidophilen Falten- und Höhlendrüsen, während die Granulationen in den Epithelzellen bei gelungener Färbung grün erscheinen (Fig. 19).

Wieder eine andere Beschaffenheit zeigt das Epithel der innern, erweiterten Winkel der Fächer, in welche die basophilen Höhlendrüsen einmünden (*i. W.*, Fig. 28). Hier tragen die Zellen längere und feinere Flimmern, die leicht hin und her geschwungen sind und die nicht in solch pinselförmige Gruppen zusammengerückt sind wie in den äußern Winkeln. Häufig sind sie durch das austretende basophile Secret verklebt und nicht leicht zu sehen. Sie sitzen feinen Basalkörperchen auf, die sich mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin-Methode scharf darstellen lassen. Es handelt sich auch hier niemals um fädiges Secret. — Bei den übrigen *Arca*-Arten habe ich ebenfalls eine vollständige Bewimperung und ähnliche Modifikationen des Epithels beobachtet.

CARRIÈRE fand bei *A. roae*, BARROIS bei *A. barbata* und *A. tetragona* keine Flimmern. BOUTAN sah bei *A. tetragona* „une striation très nette qu'on serait tenté de prendre, au premier abord, pour des cils vibratils, en réalité ce ne sont que des petits bâtonnets de matière sécrétée, absolument immobiles“. Auch THIELE „nimmt eine fädige Schicht wahr, ähnlich einem Cilienbesatz“, ist aber „der Ansicht, dass es sich um eine fadenförmige Anordnung der aus den Zellen tretenden Byssussubstanz handelt“.

Bildung des Byssus: Das Epithel des Byssusapparats liefert also keinerlei Material zur Bildung des Byssus. Der Byssus ist

ein Drüsenprodukt, und zwar nehmen an seinem Aufbau die Secrete verschiedener Drüsen Anteil. Von diesen sind weitaus am wichtigsten die acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen, und ihrer mächtigen Entfaltung entspricht der massige Byssus. Ferner beteiligen sich die acidophilen Faltdrüsen und die basophilen Höhlendrüsen.

In der Regel bildet der Byssus kein einheitliches, durch einmalige Secretion zustande gekommenes Gebilde, sondern er ist aus Schichten aufgebaut, von denen jede einer besondern Secretion entspricht. Die zwischen den breiten Schichten befindlichen dünnen Lagen schleimigen Secrets wurden in den Pausen zwischen zwei aufeinanderfolgenden Secretionen abgeschieden (Fig. 32).

Nur der bei der ersten Secretion gebildete Byssus ist ungeschichtet; er besteht aus einem Guß. Bei seiner Bildung, die sich nach dem Entfernen eines alten Byssus mit einiger Geduld abwarten läßt, wird der Fuß der Glaswand des Aquariums dicht angelegt; die Rinne ist dabei geschlossen, die Höhle spaltförmig geöffnet. Durch das Anlegen der Fußränder an die Glaswand wird die Höhle zu einem vollständig abgeschlossenen Raum, in welchen das Secret ergossen wird und den es vollständig ausfüllt. Man sieht es hervortreten und sich zur Haftfläche des Byssus ausbreiten. Das weiche Secret nimmt also einfach die Form des ihm zur Verfügung stehenden Hohlraumes an, und da sich dieselbe mit der Haltung des Fußes im einzelnen Falle ändert, so zeigt auch der Byssus verschiedene Gestalt, wofür ich in Fig. 2 und 3 Beispiele gebe.

Hebt man eine *Arca* kurz nach dem Austritt des Secrets ab, so bleibt ein Teil des noch nicht verfestigten Secrets an der Glaswand, der andere in der Höhle zurück, und auf Schnitten durch diese läßt sich dann die Ausfüllungsweise der Faltenzwischenräume feststellen. Wartet man aber, bis das Tier seinen Fuß von selbst wieder in den Schalenraum zurückzieht, so hat der Byssus schon so viel Konsistenz erreicht, daß er das Gewicht des Tieres zu tragen vermag. Die Verfestigung ist zwar keine momentane, geht aber doch in kurzer Zeit vor sich und beschränkt sich nicht bloß auf die Oberfläche, sondern ist eine vollständige. Da bei ihr das Seewasser mitwirkt, erfolgt sie von außen nach innen. Ein solch einfacher Byssus steckt in der Höhle der in Fig. 33 abgebildeten *Arca lactea*. Er besteht nur aus acidophilem Secret, doch zeigt dieses oberflächlich eine andere Struktur und Färbbarkeit. Diese Verschiedenheit läßt sich stets an allen Byssusschichten (Fig. 32, 36, 5) beobachten

und sie beruht darauf, daß der mit dem Seewasser direkt in Berührung stehende Teil des Secrets stärker verändert wird als der innere. — Das frische Secret sieht zunächst gelblich-weiß aus; bald wird es braun, und allmählich nimmt es die dem Arcabyssus eigene meergrüne Färbung an.

Um das Zusammenströmen des den Byssus bildenden Secrets zu beobachten, sind Frontalschnitte (Fig. 27, 28 und für *Arca lactea* Fig. 34, 35) geeigneter als Querschnitte (Fig. 30, 31, 33 und für *Arca tetragona* Fig. 36). Es erfolgt bei allen Arciden im wesentlichen ganz ähnlich. Die in den Seitenwänden der Höhle gelegenen acidophilen Drüsen sieht man ihr grobkörniges Secret von außen her in die Winkel der Fächer der Byssushöhle und auch in den untern Teil der Höhle, je nach dem Ort ihrer Ausmündung, ergießen. Die sehr zahlreichen, vor der Höhle gelegenen Rinnendrüsen ergießen ihr Secret durch Vermittlung der Rinne in den vor und unter den Byssuswulst gelegenen Raum. Das feinkörnige Secret der Falten-drüsen mischt sich dem grobkörnigen bei und verquillt mit diesem zu einer faserig strukturierten Masse. In nicht ganz verfestigtem Byssus findet man zahlreiche unverquollene Granula zwischen lockern, durch Verfließen von Granula entstandenen Faserzügen (Fig. 19). Im fertigen Byssus lassen sich aber keine Granula mehr nachweisen. — Das Secret der basophilen Höhlendrüsen mischt sich dem acidophilen nicht bei, sondern umgibt bloß nach eingetretener Verfestigung die in den Falten steckenden Byssuslamellen und den hintern, obern, äußern Teil des Byssus.

Bis zu einer erneuten Secretion, durch welche der Byssus eine Verstärkung erfährt, steht es meist längere Zeit an. Bei ihr wird dann das Secret der acidophilen Rinnen-Höhlendrüsen dem vorhandenen Byssus aufgelagert und, da diese Drüsen am zahlreichsten vor der Höhle liegen, der vordern Kante des Byssus am dicksten aufgeschichtet, während gegen die hintere Kante die Secretschicht, wie die Menge der sie produzierenden Drüsen, an Mächtigkeit abnimmt und diese Kante nicht mehr erreicht (Fig. 2, 3, 5 und Textfig. A). Diese den ersten Byssus umgebende Schicht erhält dann in der folgenden Pause wieder einen teilweisen Überzug von basophilem Secret, und so folgen sich, wie auf jedem Frontalschnitt ersichtlich ist, die verschiedenen Schichten aufeinander (Fig. 32, 36 u. a.). — Die Falten-drüsen haben nur eine untergeordnete Bedeutung. Gering an Zahl und Größe vermögen sie nur wenig Material zu liefern. Infolge ihrer Lagerung vor allem in den Enden der Falten wird ihr

Secret dem ersten Byssus eingelagert. Es läßt sich auf Querschnitten (*F. S.*, Fig. 32) leicht erkennen und zeigt Wechsellagerung mit basophilem Secret, wird also auch periodisch abgesondert.

Mit der Bildung des *Arca*-Byssus hat sich nur BOUTAN (1895) eingehender beschäftigt; er ist aber, da er sich über die Lagerung und Bedeutung der byssusbildenden Elemente nicht klar geworden ist, zu sonderbaren Anschauungen gekommen: Bei jungen Exemplaren soll die Bildung eine andere sein als bei erwachsenen, indem das von den Falldrüsen — nur sie allein berücksichtigt er bei der Bildung des Byssus! — in die Höhle ergossene Secret nur auf dem mit dem Wasser in Berührung kommenden Teil der Oberfläche erhärtet, während der innere weich bleiben soll. Bei einer folgenden Secretion soll dann das neue Secret durch diesen mittlern, weich gebliebenen Teil hindurchfiltern oder hindurchgepreßt werden können. Doch: „Plus tard, le byssus se solidifie, la matière gluante ne peut plus cheminer dans son intérieur . . . Le sillon . . . qui, jusque-là, n'avait joué qu'un rôle effacé (!), intervient d'une façon plus importante“. Das Secret soll nun nämlich aus der Höhle in die Rinne fließen, „qui la recueille, la protège contre l'action de l'eau et la dirige . . . La matière sécrétée glisse ainsi à l'abri de l'eau jusqu'à la surface du corps étranger“. In einer Fußnote fügt er daun (p. 326) noch hinzu: „Pour simplifier cet exposé, nous avons, à dessin, négligé d'indiquer la structure du sillon. En réalité, il contient, lui aussi, un grand nombre de glandes à mucus (?) dont la sécrétion joue un rôle accessoire dans la consolidation du byssus“. (!)

Über die Ablösung und Neubildung des abgeschnittenen Byssus. Ferner hat BOUTAN durch Experimente an *A. tetragona* zu zeigen versucht, daß erwachsene Exemplare, wenn abgeschnitten, ihren Byssus notwendig aus der Höhle entfernen müssen, um sich von neuem anheften zu können und zwar deshalb, weil bei ihnen der ganze Byssus verfestigt ist und dem Secret der Falldrüsen den Ausgang versperrt; dagegen sollen sich junge Tiere — wie jung diese sein müssen, gibt er leider nicht an — mit ihrem alten, künstlich von der Unterfläche abgelösten oder auf halber Höhe abgeschnittenen Byssus, ohne diesen vorher abzustoßen, wieder festheften können, da bei ihnen im Innern des Byssus das Secret entweder flüssig oder doch wenigstens plastisch bleibe, so daß das frische, zur Neuanheftung notwendige Secret zwischen den Schichten des alten Byssus hindurchdringen könne. — Schon im Vorhergehenden habe ich gezeigt, welche irriige Anschauung BOUTAN über die byssusbildenden Drüsen und den Vorgang der Byssusbildung bei erwachsenen *Arca tetragona* hatte, und trotzdem ich nur Erfahrungen über ältere *Arca tetragona* und über junge (von 0,8 cm Länge an) und

erwachsene *Arca noae* und *A. barbata* habe, glaube ich doch auch diese Angaben bezweifeln zu dürfen. Alle diese, auch die jungen Exemplare, zeigen in der Byssusbildung nicht den geringsten Unterschied. Ferner ist ein frischer Byssus schon nach kurzer Zeit und stets vor einer wiederholten Secretion vollständig verfestigt, und ich kann nicht einsehen, warum nur bei jungen *Arca tetragona* das Secret zwischen den Schichten und sogar bei Berührung mit Seewasser nach dem Abschneiden flüssig oder plastisch bleiben sollte! Vor allem aber ist zu berücksichtigen, daß, wie bei *A. barbata*, so auch bei *A. tetragona* die den Byssus fast ausschließlich bildenden acidophilen Drüsen in der Seitenwandung und besonders vor der Höhle liegen, ihr Secret dem vorhandenen Byssus also von außen aufgelagert wird und daß nur die in den Falten gelegenen Drüsen und die basophilen Höhlendrüsen ihr relativ spärliches Secret in den ausgehöhlten obern Teil des vorhandenen Byssus ergießen. — Außerdem zeigten mir zahlreiche Versuche, daß erwachsene und junge Arciden, wenn festsitzend, vor jeder Ortsveränderung, und, wenn künstlich abgelöst oder abgeschnitten, vor jeder Neuansetzung ausnahmslos den alten Byssus entfernten. Er wird bei einer Neuansetzung nie beibehalten, trotzdem dies theoretisch nicht ausgeschlossen ist und dieser Fall bei andern Byssiferen eintreten kann (*Pecten*, *Mytilus* u. a.).

Biologisches. Die gewöhnliche Lebensweise der Arciden ist die festsitzende. Dies beweisen die mit dem Netz vom Grund des Meeres heraufgeholtene Tiere, welche Gesteinsfragmenten u. a. Dingen aufsitzen oder, wenn losgerissen, doch einen Byssus in ihrer Fußhöhle stecken haben. Daß die Tiere unter natürlichen Verhältnissen selten den Platz vertauschen, läßt sich aus ihrem Byssus erschließen, der stets aus zahlreichen Schichten aufgebaut gefunden wird, während es im Aquarium lange Zeit ansteht, bis eine *Arca* ihrem einfachen Byssus auch nur eine Schicht auflagert. Ohne Byssus würden sie auch dem Spiel der Wogen, das sie lieben, wie ihre Fundplätze andeuten, zu leicht preisgegeben sein.

Arca ist aber auch der Ortsveränderung fähig. Dies zeigen die gedredgten Tiere nach ihrem Verbringen ins Aquarium. Nach kurzer Zeit schon entledigen sie sich ihres Byssus und begeben sich, gezwungen wohl von der Ungunst der neuen Lebensverhältnisse, auf die Wanderschaft. Die Geschwindigkeit bei der Fortbewegung, die nach der auf S. 472 beschriebenen Weise erfolgt, ist keine geringe: eine *Arca barbata* von $2\frac{1}{2}$ cm Länge legte in

20 Minuten fast 40 cm zurück. Mit wenigen Ausnahmen bewegen sich die Tiere an der Glaswand des Aquariums empor, um sich nahe der Grenze zwischen Luft und Wasser festzusetzen. Häufig wird der neue Platz gewechselt, meist über Nacht oder allgemein bei Verdunklung. Der an der Glaswand angeheftete Byssus wird dabei zurückgelassen.

Arca ist also nicht dauernd an ihren Byssus gefesselt, sondern sie vermag sich von ihm zu befreien. Über die Art und Weise, wie dies geschieht, finden sich nur bei SLUITER (1892) über *Barbatia helblingia* Angaben, mit denen aber meine an *A. barbata*, *A. lactea*, *A. noae* und *A. tetragona* gemachten Beobachtungen nicht übereinstimmen. SLUITER glaubt (p. 176—177), daß die Tiere sich dabei an die Glaswand anstemmen und „durch kräftige Muskelkontraktion willkürlich von dem Byssus losreißen“; doch „geht das Loslösen des Tieres vom Byssus nicht plötzlich, sondern allmählig, so daß wahrscheinlich . . . Faden für Faden abreißt“, und auf Querschnitten durch den Fuß hat er „noch überall . . . die abgebrochenen Fetzen zu finden“ vermocht. — Bei den von mir bei der Ablösung ihres Byssus beobachteten Arciden war von einem Anstemmen an die Glaswand nichts wahrzunehmen, und dagegen sprechen auch alle Tiere, welche mit dem Byssus künstlich von ihrer Unterlage abgetrennt wurden, denen also die Möglichkeit, sich anzustemmen, abgeschnitten war und die trotzdem den Byssus entfernen konnten. Selbst in der Rückenlage befindliche Exemplare vermochten den Byssus aus der Höhle herauszuschaffen. Der abgelöste Byssus erscheint vollkommen intakt, jede Spur irgendeiner Zerreißen oder Verletzung fehlt, und mehrere zu Schnittserien benutzte Tiere, die soeben ihren Byssus abgelöst hatten, zeigten keine Byssusreste in der Höhle. Auch das Epithel der Höhle wird dabei nicht alteriert. In wenigen Fällen konnte ich als einzige Veränderung in den Byssusfächern eine reichlichere Secretion der basophilen Höhlendrüsen konstatieren. Äußerlich läßt sich nur beobachten, daß die Höhle während der Ablösung weiter als sonst geöffnet ist.

Um die zur Ablösung notwendigen Veränderungen zu verstehen, muß zunächst auf die Befestigung des Byssus in der Höhle eingegangen werden. Daß der Byssus den Tieren einen außerordentlich festen Halt gewährt, darauf ist schon des öfteren hingewiesen worden, ohne daß jedoch bis jetzt eine genügende Erklärung beigebracht worden wäre. Die von A. MÜLLER hierfür angenommene „Verbindungsmaterie“ konnte ich nach seiner Beschreibung nicht auf-

finden, und das Secret der basophilen Höhlendrüsen, welches bei anderen Byssiferen demselben entspricht, dient jedenfalls nicht hierzu. — THIELE (1892) schreibt: „Es scheint mir sehr beachtenswert, was REICHEL (bei *Dreissensia*) geäußert hat, daß die Secretionstheorie die Befestigung des Byssusstammes in der Höhle nicht erklären könne“, und: „Vor allem aber ist dieses zu berücksichtigen: Liegen hier (beim Höhlenepithel) Wimpern vor, so könnte der Byssus nicht an ihnen haften und offenbar hat doch die Vergrößerung der Oberfläche den Zweck, ein Festhaften des Byssus am Fuße zu bewirken, daher müssen die Epithelzellen an dieser Stelle jedenfalls einen, wenn auch nur kleinen Teil der Byssusmasse erzeugen, der sich von ihnen nicht trennt, wie es beim Drüsensecret der Fall ist, der vielmehr wie eine Cuticularbildung mit ihnen in festem Zusammenhang bleibt.“ SLUTER (1892) scheint dem Byssussecret ebenfalls einen Anteil an der Befestigung zuzuschreiben, indem nach dem Ablösen des Byssus „die feinen Byssusfäden (?), welche aus den Abfuhrkanälen der Byssusdrüsenzellen zwischen den Epithelzellen hervortreten als abgebrochene Fetzen zu finden waren“. Außerdem wirken nach ihm die Schalen unterstützend, indem sie den Byssus festklemmen sollen.

Nach meinen Untersuchungen besteht nun eine Verbindung zwischen Höhlenwand und Byssus nicht; das Epithel trägt stets und überall bewegliche Wimpern; cuticulare Bildungen sind nicht vorhanden, und Muskelfasern treten zwischen den Epithelzellen nie hindurch. Die Befestigung ist also in andern Einrichtungen zu suchen. Schon früher habe ich darauf hingewiesen, daß sowohl die Höhle als auch der Byssus im obern Teil breiter und länger ist als der Höhlenausgang und der dort befindliche Teil des Byssus. Der Byssus hängt dadurch in der Höhle. Die Trichterform derselben wird durch die in ihrer Wand verlaufenden Muskelfasern noch unterstützt. Außerdem spielt der Byssuswulst und die von ihm ausgehenden Falten eine Rolle, indem sie von einem reichen Lacunensystem durchsetzt sind und dadurch stark angeschwellt werden können. Bei der Schwellung werden die zwischen den Falten steckenden Byssuswurzellamellen eingeklemmt. Eine ähnliche, noch kräftigere Wirkung übt die Kontraktion der Byssusmuskeln aus, welche schon bei leichter Reizung der Tiere gleichzeitig mit dem Schalenverschluß erfolgt. Der Byssuswulst wird zurückgezogen, sein Umfang schwillt dabei an, womit ebenfalls ein Festklemmen des Byssus erfolgt. Dies läßt sich an unbetäubt konservierten Tieren stets beobachten.

Mit der Form der Höhle und des Byssus hängt es zusammen, daß nur an ihrem Byssus aufgehängte, betäubte und abgestorbene, aber noch nicht in Zersetzung übergegangene Tiere nicht abfallen, während ihnen der Byssus leicht ausgezogen werden kann. Der Schwellfähigkeit und vor allem der Wirkung der Muskulatur ist es zuzuschreiben, daß lebenden, unbetäubten Tieren der Byssus ohne starke Verletzung nicht ausgerissen werden kann, sobald sie nicht überrascht wurden. Überraschte Tiere lassen sich jedoch von ihrem Byssus wegziehen.

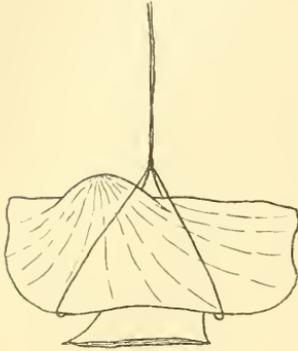


Fig. B.
Arca noae L.

Ich verfuhr dabei so, daß ich um fest-sitzende Tiere eine Schlinge legte (Textfig. B) und dann abwartete, bis die Schalen weit geöffnet waren. Dann konnte ich mit einem plötzlich einsetzenden Ruck das Tier vom Byssus wegziehen. Der Versuch mißlingt stets, sobald das Tier nur wenig beunruhigt worden ist und Zeit gefunden hat, die Byssusmuskeln zu kontrahieren.

Was die von SLUTER angenommene Mitwirkung der geschlossenen Schalen anbetrifft, so lege ich ihr nur geringen Wert bei, denn es läßt sich leicht zeigen, daß der Byssus bei aufgehobener Schalenwirkung ebenso fest sitzt. Außerdem besitzen die Schalen gerade an den Stellen, an welchen der Byssus austritt, einen Ausschnitt. Von einem kräftig entwickelten Byssus wird er zwar ausgefüllt, sobald aber das Tier den alten Byssus ablöst und einen neuen bildet, ist für diesen die Öffnung lange zu groß und kann derselbe einem Einfluß der Schalen nicht unterliegen.

Die Ablösung des Byssus beruht somit im wesentlichen auf einer Formveränderung, einer Erweiterung der Höhle durch Muskeln. Dabei kann eine Schleimabsonderung (Gleitmittel) und die Wimperbewegung fördernd mithelfen.

II. *Pectinidae*.

Von den mir zur Verfügung stehenden Pecten-Arten: *P. glaber* CHEMN., *P. jacobaeus* LAM., *P. opercularis* LAM. und *P. varius* LAM. besitzt letztere Art das am besten ausgebildete Byssusorgan. Auf ähnlicher Höhe steht das Byssusorgan von *P. opercularis* LAM. Nur A. MÜLLER (1837) hat für *P. varius* eine kurze Beschreibung ge-

geben. CARRIÈRE (1882) machte Angaben über eine nicht näher bestimmte *Pecten*-Art von den Philippinen und über *P. jacobaeus*. BARROIS (1885) beschrieb *P. maximus* L. und CATTIE (1886) *P. islandicus* MÜLLER und *P. groenlandicus* Sow. Die folgenden Untersuchungen beziehen sich zunächst nur auf

Pecten varius LAM.

Wie alle Pectiniden ist er eine asymmetrisch gewordene Muschel. Die Asymmetrie drückt sich besonders stark im Verhalten des Byssusapparats aus (Fig. 7).

Der vordere Teil des Fußes, der sehr leicht beweglich ist, kann zwischen den beiden ungleichen Schalenklappen hervorgestreckt werden durch einen Ausschnitt, der sich unter dem vordern Ohr der rechten Schale befindet und dessen unterer Rand, vielleicht zum Schutz gegen Eindringlinge, mit einer Reihe kleiner Zähne besetzt ist. Hier treten auch die Byssusfäden aus. Der Ausschnitt erlaubt bei ausgestrecktem Fuß einen plötzlichen Verschluss der Schalen ohne Abquetschung des Fußes; außerdem spielt er beim Schwimmen eine Rolle (S. 495). Der Fuß ist fingerförmig und wird derart zwischen den Schalen hervorgestreckt, daß seine die Rinne tragende Seite der rechten Schalenhälfte zugekehrt ist. Wird die Rinnenseite, wie es bei symmetrischen Muscheln, mit Ausnahme von *Lima*, der Fall ist, als Ventralseite betrachtet, so muß eine Drehung des Fußes nach rechts um etwa 90° angenommen werden. Diese Drehung steht mit der pleurothetischen Lage des Tieres in kausalem Zusammenhang.

Muskulatur (Fig. 7). Bei der von ANTHONY (1905) vorgeschlagenen Orientierung der Lamellibranchiaten mit dem Munde nach vorn und dem After nach hinten, liegt bei *Pecten varius* der einzige, umfangreiche, aus zwei histologisch verschiedenen Teilen bestehende Adductor über und hinter der Schalenmitte. Der Byssusapparat besitzt nur einen Muskel, der sich vor dem Adductor mit großer Haftfläche inseriert und zwar auf der linken Schale. Seiner Lage nach ist er als linker hinterer Fußretractor anzusehen. Von seiner Ansatzstelle aus zieht er nach unten und biegt dabei in die Medianebene des Körpers ein. Gleichzeitig wendet er sich leicht nach vorn. Ein linker vorderer Retractor und ebenso ein vorderer und ein hinterer rechtsseitiger Retractor fehlt und damit auch die entsprechenden Muskeleindrücke. Es findet sich zwar auf der linken Schale unter dem hintern Ohr ein Muskeleindruck, doch gehört

dieser nicht, wie in einigen Lehrbüchern (BRONN, HAYEK u. A.) angegeben wird, dem vordern linken Byssusmuskel an, sondern der Mantelrandmuskulatur. Die starke Reduktion der Muskeln hängt ohne Zweifel mit der Rechtslage des Tieres zusammen.

Nach A. MÜLLER (1837) entspricht der einfache Byssusmuskel von *P. varius* gleichzeitig dem linken und dem rechten hintern Retractor, die hier beide verschmolzen zusammenliegen sollen.

Über die Reduktion der Fußmuskeln und die damit in Verbindung stehenden asymmetrischen Verhältnisse des Nervensystems, welche auch für eine Drehung des Fußes sprechen, soll später im Zusammenhang mit andern Pectiniden berichtet werden.

Die Fußspitze weist einen Längsspalt auf (*Tr*, Fig. 7, 37), der in eine Höhle, den Trichter, führt. Derselbe ist meist mit einer schleimigen Masse, in welche allerlei Fremdkörper eingebacken sind, angefüllt. Die Wände sind gefaltet (Fig. 37). Seine Hohlraum steht mit der Byssusrinne nicht in Verbindung.

Bei *P. maximus* ist der Trichter groß, seine Wände sind aber, wie aus einer Abbildung von BARROIS ersichtlich ist, nicht gefaltet. — Der Trichter von *P. islandicus* stellt nach CATTIE eine einfache konische Höhle dar, die sehr deutlich von dem mittlern Fußteil getrennt ist. Bei *P. groenlandicus* beschreibt er an ihrer Stelle nur eine wenig tiefe Furche, welche sich in den mittlern Teil fortsetzen soll. — Danach zeigt also *P. varius* in der Ausbildung des Trichters die feinste Gliederung.

Hinter dem Trichter, mit dem Beginn der Rinne verdickt sich der Fuß keulenförmig. Dieser Teil wird bei der Festheftung der Fäden auf den Fremdkörper gelegt, wobei dann die davor gelegene Fußspitze meist nach oben geknickt wird.

Die Rinne senkt sich tief in den Fuß ein und zeigt auf Querschnitten zunächst einfache Spaltform (Fig. 38), später läßt sie einen innern, weitem Teil von einem äußern, engern unterscheiden (Fig. 39). Während der Bildung eines Byssus legen sich die Wände des äußern Teiles, die durch einen mehr oder weniger deutlich ausgeprägten Vorsprung von dem innern Rinnenteile abgesetzt sind, dicht aneinander, so daß ein Abschluß der Rinne nach außen zustande kommt. Beim Eintritt in die Byssushöhle wird die Rinne tiefer und breiter, und auf ihrem Grund erheben sich Längsfalten (Fig. 40); gleichzeitig wulsten sich die Lippen der Rinne auf und schließen zusammen. Dadurch kommen zwei übereinanderliegende, miteinander in Verbindung stehende Räume zustande, ein innerer, der durch Falten gefächert wird und die eigentliche Byssushöhle darstellt

und ein äußerer, oberflächlicher, welcher den austretenden Byssus aufnimmt und ihn fest umfaßt und als Byssusscheide bezeichnet werden soll (*B. S.*, Fig. 40). (Diese Verhältnisse werden sich bei *Pinna* noch deutlicher ausgeprägt finden.) Die Byssushöhle nimmt nach hinten rasch an Umfang zu, und die Falten, die sich zunächst frei von ihrem Grunde erhoben (Fig. 40), verschmelzen mit ihrem freien Rande mit der Höhlenwand (Fig. 41). Damit verschwindet die Byssusscheide. Die Falten und die zwischen ihnen liegenden Fächer sind sehr schmal; die obern und die untern Winkel der Fächer zeigen eine rinnenartige Erweiterung (Fig. 41, 42). Gegen den Höhlenausgang zu konvergieren die Falten; die mittelsten sind die längsten und höchsten, und ihr freier Rand verschmilzt am spätesten mit der äußern Höhlenwand. Die Zahl der Falten, welche ein Maß für die Ausbildungshöhe des Byssusapparats abzugeben vermag, ist sehr groß und schwankt zwischen 40 und 60.

Im Vergleich mit *P. varius* finden sich bei *P. maximus* nur wenige niedrigere und breite Falten in der Höhle und bei *P. jacobaeus* ist die Faltenbildung noch geringer. Für *P. islandicus* gibt *CATTIE* eine reichgefaltete Höhle an, während bei *P. groenlandicus* die Falten unregelmäßig und wenig entwickelt sein sollen.

Drüsen. 1. Die peripheren Mucindrüsen (*p. M.*) nehmen nur im vordersten Teile des Fußes die ganze Oberfläche ein (Fig. 37), später beschränken sie sich mehr und mehr auf die Rinnenseite (Fig. 38 u. 39). Stets liegen sie in dem äußern Teile der Seitenwand der Rinne in größerer Menge angehäuft und ziehen bis in die Byssusscheide hinein (Fig. 40). Sie münden aber nirgends in den innern Teil der Rinne ein. Die einzelnen Zellen sind ziemlich groß, meist birnförmig; ihr Kern zeigt in der Regel ein kompaktes, klumpiges Aussehen. Der Inhalt erscheint meist maschig, gequollen, besonders bei Anwendung alkoholischer Fixierungsmittel, während er nach Sublimatfixierung körnig erscheint. Mit Thionin gibt er Schleimfärbung.

2. In der reich gefalteten Wand des Trichters liegen ebenfalls mucinhaltige Drüsen, die Trichterdrüsen (Fig. 37), die aber nicht wie bei *Arca* mit den peripheren Mucindrüsen übereinstimmen. Schon durch die Färbung fällt der Unterschied in die Augen: mit Hämatoxylin färben sie sich stets tiefer blau, mit Thionin stets dunkler violett. Außer dieser stärkern Basophilie, die ein Ausdruck für den größern Mucingehalt des in ihnen aufgespeicherten Secrets ist, bestehen auch im Bau Unterschiede. Sie sind kleiner, ihr Kern

besitzt ein größeres Kernkörperchen, und ihr Inhalt besteht immer aus gleichmäßigen, rundlichen Granula.

3. Mit dem Beginn der Rinne treten mächtige acidophile Drüsenmassen auf, die sich bis in die Höhle hinein verfolgen lassen. Den innern Teil der Rinne umgeben sie vollständig, die Höhle aber nur von oben, nie allseitig. In geringer Zahl können sie auch in den obern Teil der Falten eindringen. Im innern Teil der Rinne münden sie auf dessen ganzer Oberfläche aus, aber in der Höhle ist ihr Ausmündungsgebiet beschränkt, und es sind stets nur die obern Winkel der Fächer, denen ihre Ausführgänge zustreben und in die sie ihr Secret ergießen. Diese Winkel sind weiter als die Faltenzwischenräume, und das dort befindliche Epithel zeigt, wie übrigens im ganzen Ausmündungsbereich dieser acidophilen Drüsen, eine andere Beschaffenheit als dasjenige der Faltenflächen und der untern Winkel.

Je nach ihrer Lage und dem Ort ihrer Ausmündung zeigen nun diese acidophilen Rinnen-Höhlendrüsen wechselndes Aussehen.

a) Zu Beginn der Rinne finden sich nur Drüsenzellen, die einen grobkörnigen, stark lichtbrechenden Inhalt aufweisen, der sich vollständig rein orangeophil verhält (Fig. 38). Nach dem Aufhören der vordern spaltförmigen Rinne nehmen sie an Umfang ab und beschränken sich auf 2 Drüsenbänder, die, in der Seitenwand der Rinne hinziehend, sich bis in die Byssusscheide hinein verfolgen lassen und erst mit dieser verschwinden (Fig. 39, 40 *gr. a. R.*).

b) Der Grund der Rinne wird von feinkörnigern Drüsen umgeben, deren Granula weniger lichtbrechend erscheinen und sich mit Orange G-Hämatoxylin bräunlich färben, also nicht rein acidophil sind. Sie bilden die Hauptmenge der acidophilen Rinnendrüsen (*f. a. R.*, Fig. 39).

c) Noch feiner granuliert und noch mehr saure Farbstoffe aufnehmende Drüsen liegen über der Höhle zwischen Gruppen der zuvor genannten grobkörnigern (*b*) Drüsen (Fig. 40 *a. H* und Fig. 41 *f. a. H* und *gr. a. H*).

Zwischen diesen 3, durch die Größe ihrer Granula und deren verschiedene Acidität sich unterscheidenden Drüsen bestehen zwar die mannigfaltigsten Übergänge, so daß sich eine scharfe Trennung nicht durchführen läßt, auf keinen Fall aber sind sie als verschiedene Secretionsstadien nur einer Drüsenform anzusehen, wie es BARROIS versuchte; denn bei zahlreichen Exemplaren habe ich immer wieder diese verschiedenen Drüsenformen in derselben Ver-

teilung gefunden, in der Rinne die grobkörnigen stets außen, die feinkörnigen stets innen liegend, und es läßt sich nachweisen, daß nicht nur die gröbern, sondern auch die feineren Granula in die Rinne und in die Fächer austreten und sich an der Bildung des Byssus beteiligen. Ich bin der Ansicht, daß es sich um Differenzierungen einer Drüsenart handelt, die durch den Ort, an welchem sie zur Verwendung kommen und durch die ihnen dort harrenden Aufgaben hervorgerufen wurden. Ich werde später zeigen können, daß die grobkörnigen, rein orangeophilen Drüsen eine besondere Aufgabe zu erfüllen haben, im wesentlichen nämlich die, zur Anheftung des Byssus am Untergrund zu dienen. — Ein charakteristisches Merkmal für alle diese acidophilen Drüsen ist das auffallend große Kernkörperchen ihres kugligen Kerns.

4. Auch in der untern Höhlenwand liegen Drüsenzellen, die basophilen Höhlendrüsen. Ihr Secret wird in die untern Winkel der Fächer befördert, die oft ganz damit angefüllt sind. In großer Zahl dringen sie auch in die Falten ein und münden auf deren Oberfläche in die Fächer aus (*b. H* Fig. 40—43). Zuweilen reichen sie bis zur dorsalen Höhlenwand zwischen die acidophilen Drüsen hinein. Sie finden sich aber nicht nur im Bereich der Höhle, sondern ziehen auch der Rinne entlang nach vorn, wobei sie sich zwischen die acidophilen Rinnendrüsen und die peripheren Mucindrüsen einschieben (Fig. 39). Von letztern lassen sie sich schon bei oberflächlicher Betrachtung durch ihre intensivere Färbung mit sauren Farbstoffen abgrenzen. Es besteht nämlich zwischen ihnen und den peripheren Mucindrüsen ein ähnlicher Unterschied wie zwischen diesen und den Trichterdrüsen. Die einzelnen Zellen sind rundlich oder häufiger länglich birnförmig und mit langem, schmalem Hals versehen. Ihr Inhalt färbt sich mit Hämatoxylin tiefblau, mit Thionin dunkelviolet. Er erscheint klumpig, läßt aber auf dünnen Schnitten eine Zusammensetzung aus rundlichen Granula deutlich erkennen. Mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin bleibt er farblos, und der nun hervortretende Kern zeigt ein kleineres Kernkörperchen und geringere Größe als derjenige der acidophilen Drüsen (Fig. 42 *b. H*).

In der Literatur finden sich über die Drüsen im Fuße der Pectiniden nur wenige und recht oberflächlich gehaltene Angaben. Bei *P. varius* sind sie A. MÜLLER entgangen und später nie beschrieben worden. — CARRIÈRE erwähnt bei irgendeiner *Pecten*-Art von den Philippinen den Trichter umgebende Schleimdrüsen und die Rinne umgebende Byssus-

drüsen. — BARROIS gibt für *P. maximus* ebenfalls Trichterdrüsen und Rinnendrüsen („glandes du sillon“) an; über letztere schreibt er noch: „J'ai souvent constaté que les cellules glandulaires les plus rapprochées du sillon, et notamment celles qui sont situées à la partie inférieure, offrent une coloration, jaunâtre ou grisâtre, alors que le reste de la glande est nettement teinté en rose ou en rouge. Cet aspect est dû, je pense, à un phénomène d'ordre purement physiologique, les réactifs colorants agissant avec plus ou moins d'intensité suivant que les cellules glandulaires sont elles-mêmes plus ou moins avancées dans leur travail de sécrétion.“ — In der untern Wand der Höhle konnte BARROIS keine Drüsen finden, wohl aber über der Höhle und in den Falten. Die Faltenröhrchen scheinen ihm kleiner und weniger leicht färbbar als die Rinnendrüsen zu sein. — CATTIE hat bei *P. islandicus* und *P. groenlandicus* Trichterdrüsen und nur einerlei Byssusdrüsen beobachtet. Letztere sollen nicht nur die Rinne, sondern auch die Höhle umgeben und in deren Falten eindringen. — Die basophilen Höhlendrüsen sind von allen diesen Autoren nicht erkannt worden, ebenso nicht die Unterschiede zwischen den verschiedenen acidophilen Rinnendrüsen und ferner zwischen den peripheren Mucindrüsen und den Trichterdrüsen.

Epithel. Die freie Oberfläche des Fußes trägt einfaches Wimperepithel, und solches findet sich auch im äußern Teil der Rinne und auf der Innenwand der Byssusscheide. Dagegen zeigt das Epithel im innern Teile der Rinne ein anderes Aussehen (Fig. 45). Die Zellen sind hier schmal und hoch und durch Intercellularen voneinander getrennt, durch welche die Drüsengranula in dichten Scharen austreten. Aus diesem Grunde lassen sich die Umrisse der einzelnen Epithelzellen nicht leicht feststellen. Ihre länglichen Kerne liegen unregelmäßig in verschiedener Tiefe. Eine Basalmembran fehlt. Die ziemlich groben Basalkörperchen aufsitzen den Wimpern sind länger, 7—9 μ und stehen in der Regel in pinselförmigen Gruppen zusammen. An ihrer Wimpernatur ist nicht zu zweifeln, sobald man auf Rasierrmesserschnitten durch lebendes Material ihr lebhaftes Schlagen beobachtet hat. Das Zellplasma zeigt feine Längsfaserung.

Ganz ähnliches Epithel findet sich in den obern Winkeln der Fächer, also im Ausmündungsbereich der körnigen acidophilen Drüsen. Seine eigentümliche Ausbildung hängt mit der besondern Art seiner Leistung zusammen.

Die Fläche der Falten trägt ebenfalls Flimmerepithel (Fig. 42, 43); die Flimmern sind sehr kurz, aber doch auf Schnitten durch lebendes Material an ihrer Beweglichkeit unschwer zu erkennen. Sie sitzen niedern, pflasterförmigen Zellen auf.

In den untern Winkeln der Fächer (Fig. 42), in welche die basophilen Höhlendrüsen ausmünden, sind die Epithelzellen größer und tragen lange, feine Flimmern, die leicht hin und her geschwungen erscheinen. Sie sind infolge des hier liegenden basophilen Secrets nicht immer leicht erkennbar, fehlen aber nie.

Es flimmert also die ganze innere Oberfläche der Rinne und der Höhle; die Wimpern fehlen an keiner Stelle, gleichgültig, ob Byssussubstanz in den Fächern vorhanden ist oder nicht; dadurch wird an der Beschaffenheit des Epithels nichts geändert.

CARRIÈRE fand dagegen nur die leeren Fächer, welche keine Byssussubstanz enthalten, mit Wimperepithel ausgekleidet. — BARROIS hat bei dem wenig entwickelten Byssusorgan von *P. marinus* auf den Falten, aber nicht auf der untern Wand der Höhle Wimpern beobachten können. — CATTIE fand bei *P. islandicus* und *P. groenlandicus* die Höhle von einem ähnlichen Wimperepithel ausgekleidet, wie es der Trichter besitzt; die verschiedenartige Ausbildung der Epithelien ist ihm nicht aufgefallen.

Der Byssus. Er besteht aus Fäden von eigenartiger Gestalt (Textfig. C). Meist sind mehrere zu einem Bündel vereinigt. Sie lassen sich aber leicht voneinander trennen und erscheinen als Bänder, deren Breite von unten nach oben abnimmt. Auf Querschnitten zeigen sie schmale Keilform. Vorn besitzen sie eine große, unregelmäßig gebildete Haftfläche. Gegen ihre in der Höhle steckende „Wurzel“ zu wölben sie sich rinnenförmig zusammen. Die Wurzel ist groß und breit und in zahlreiche feine Fasern zerschlissen, von denen je eine in einem Byssusfach liegt. Die Wurzelfläche steht senkrecht zu der Fadenfläche. Die Form der Fäden ist nicht konstant; meist sind sie nicht glatt, sondern tragen feine Längsrippen. Stets zeigen sie eine ausgesprochene längsfasrige Beschaffenheit; die Fasern strahlen vorn in die Haftfläche aus. Eine Zusammensetzung derselben aus Körnern konnte ich nicht erkennen. Die große Haftfläche verbindet sich sehr fest mit dem Untergrund und läßt sich nur schwer unverletzt ablösen.

Bei der Vereinigung mehrerer Fäden zu einem Byssus umfassen sich die hintern rinnenförmigen Fadenteile, welche in der Byssus-scheide liegen, und bilden nach MÜLLER's Bezeichnung einen „Stamm“; ferner treten die in je einem Byssusfach liegenden Wurzelfasern zu

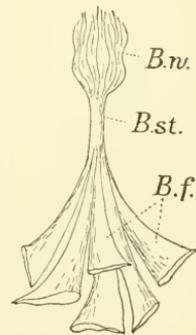


Fig. C.

Pecten varius L.
Byssus. 4:1.

den Wurzellamellen zusammen. Die Wurzelteile werden außerdem von basophilem Secret umhüllt (Fig. 44). Dasselbe findet sich auch zwischen den Schichten des Stammes. Es ist immer sehr reichlich vorhanden und läßt sich mit Hilfe von Thionin und Hämatoxylin zwischen den übrigen, aus acidophilem Secret bestehenden Teilen leicht erkennen, ist aber seither der Beobachtung entgangen. Für den Zusammenhalt der Fäden scheint es nicht unwichtig zu sein und dabei die Rolle einer Kitt- oder Verbindungssubstanz zu spielen.

Bildung des Byssus. Der bandförmige Teil der Fäden wird aus dem Secret der grobkörnigern und feinkörnigern acidophilen Rinnendrüsen gebildet, welches in den innern Teil der Rinne ergossen wird, und da derselbe sehr tief ist, gegen den Grund weiter wird und seine Seitenwände nicht ganz glatt sind, so ergibt sich hieraus die bereits beschriebene Fadenform. Die Haftfläche der Fäden wird nur aus dem grobkörnigen, rein orangeophilen Secret der in den vordern einfach spaltförmigen Teil der Rinne einmündenden Drüsen gebildet. Mit der weiten Verbreitung derselben hängt die große, nur den Fäden von *Pecten* zukommende Haftfläche zusammen. Da die Rinne vorn nicht abgeschlossen wird, kann das weiche Secret hier austreten und durch den Druck des Fußes wie durch einen Sigelstock geformt werden.

Die Wurzel der Fäden wird aus dem Secret der über die Höhle hinziehenden acidophilen Drüsen gebildet, und zwar findet bei einer Secretion in der Rinne gleichzeitig eine Secretion in der Höhle statt, so daß also der Faden mit seiner Wurzel aus einem Guß entsteht. Das die Wurzelfasern bildende Secret tritt zunächst in die obere Winkel der Fächer ein; besonders schön sieht man bei Anwendung von T.-Tr. die rosaroten Granula zwischen den Epithelzellen hindurchtreten und miteinander zu den Wurzelfasern verschmelzen. Diese bleiben aber dort nicht liegen, sondern gelangen in die unteren Winkel der Fächer hinab. Dort stauen sich die Wurzelfasern an und werden zu Lamellen vereinigt (Fig. 42). Auf Querschnitten durch die Höhle sieht man die Lamellen in darmähnlichen Windungen in den unteren, oft stark erweiterten Teilen der Fächer liegen. Zugleich läßt sich bei fast jeder Färbung, am schönsten mit Orange G-Hämatoxylin oder bloß mit Thionin (Fig. 44), beobachten, daß das acidophile Secret der Wurzelfasern von einem andern, stark basophilen dicht eingehüllt wird. Letzteres stammt von den basophilen Höhlendrüsen, welche auf der Fläche der Falten und in die unteren Winkel der Fächer ausmünden. Daß dieses

schleimige Secret nicht nur zur Vermeidung schädlicher Reibung zwischen der Byssuswurzel und dem Faltenepithel dient, sondern auch an dem Zusammenhalt der Fäden beteiligt ist, unterliegt keinem Zweifel, und Vergleiche mit den bei andern Formen bestehenden abweichenden Verhältnisse werden dies bestätigen.

Die Fächer werden nicht vollständig von den Wurzellamellen eingenommen, ihr oberer Teil ist meist leer. Auch liegen in den kleinern seitlichen Fächern immer weniger Wurzelfasern als in den mittlern, was auch mit der Verteilung der Drüsen im Einklang steht.

Biologie. *Pecten varius* ist sehr beweglich. Bald schwebt er hüpfend durchs Wasser, bald kriecht er an der Glaswand des Aquariums empor oder schleift sich auf dessen Boden fort. Nie sitzt er lange fest, wie man nach der kräftigen Entwicklung des Byssus hätte vermuten können.

Die am auffallendsten in die Erscheinung tretende Fortbewegung ist das Schwimmen. Die großen, leichten Schalen, unterstützt von dem aus der innern Mantelrandfalte hervorgegangenen, breiten und muskulösen Velum, vermögen im Mantelraum eine große Wassermenge einzuschließen, die durch rasche Kontraktion des kräftigen Adductors zu dem schon oben erwähnten Byssusausschnitt und eine ihm gegenüberliegende Spalte ausgetrieben wird, wodurch die Tiere, mit dem Schloß voran, im Bogen durch das Wasser fliegen. Auf diese Weise können in kurzer Zeit große Strecken zurückgelegt werden.

Die Locomotion mit Hilfe des Fußes geht langsamer vor sich. Die Fußspitze wird wie ein Saugnapf verwendet, und durch abwechselndes Strecken und Zusammenziehen der Fußmuskulatur können sich die Tiere auf dem Grunde fortziehen. Das Emporklettern an steilen Wänden geschieht auf ganz dieselbe Weise. Dabei stellt aber der Byssus ein hervorragendes Hilfsmittel dar, indem er dem Tier auf seiner Wanderung festen und sichern Halt bietet und in gewissem Sinne eine ähnliche Aufgabe erfüllt wie das Seil der Hochtouristen. Aber zum Hinaufziehen dient der Byssus nicht¹⁾, dies besorgt allein der Fuß! Derselbe wird dabei weit ausgestreckt; seine Spitze heftet sich fest und durch Kontraktion des Fußmuskels wird das Tier gehoben; immer noch festgehalten durch die Fußspitze wird ein Faden gebildet und angeheftet. An diesem hängend hat nun der Muschelfuß wieder freie Beweglichkeit erlangt, er kann

1) Eine ganz eigenartige Vorstellung findet sich in O. v. FÜRTH, Vergl. chem. Physiologie der nied. Tiere (1903), angegeben.

sich drehen und wenden und nach neuen zum Anheften günstigen Stützpunkten ausstrecken. Bei einem später erfolgenden Weiterwandern wird der Byssus, meist mit einem leicht zu beobachtenden Ruck, der durch Zusammenklappen der leicht geöffneten Schalen zustande kommt, mit seiner Wurzel aus der Höhle gezogen und an der Wand festgeklebt zurückgelassen. Nie konnte ich ein Abreißen der Fäden feststellen; sie wurden stets vollständig und ohne Verletzung aus der Höhle entfernt und zeigten immer die feingespaltene Wurzel.

Der zwischen den Schalenklappen vorstreckbare Teil des Fußes mißt 1—2 cm. Vor dem Festheften führt er tastende Bewegungen aus, dann wird sein vorderer, angeschwollener Teil kurze Zeit der Glaswand angelegt, die hier austretende weiche Byssussubstanz wird von ihm breitgedrückt, die seither geschlossene Rinne öffnet sich, der noch bleiche Faden erscheint, und der Fuß wird rasch eingezogen.

Bei festsitzenden Pecten wird vor jeder Ortsveränderung der ganze vorhandene Byssus abgelöst, indem er einfach aus der Höhle herausgezogen wird. Pecten, die mit einem Skalpell vom Grunde abgelöst wurden, vermögen den losen Byssus vor einer Neuanheftung nicht immer aus der Höhle zu entfernen; die zur erneuten Festheftung gebildeten Fäden werden dann den alten einfach hinzugefügt. Doch läßt sich feststellen, daß solche künstlich befreite Muscheln den Byssus häufiger ablösen als beibehalten. Beibehalten wird meist nur ein umfangreicher, aus zahlreichen Fäden bestehender Byssus. Es hängt dies mit den Raumverhältnissen der Höhle und der Byssusscheide zusammen; die in den Fächern der Höhle steckende Wurzel ist sehr breit, der die schmalen Fäden umscheidende Höhlenausgang eng. Die Byssusscheide ist zwar erweiterbar, aber doch nicht in dem Maße, daß ein umfangreicher Byssus nur durch die von den Wimpern verursachte Wasserströmung herausgetrieben werden könnte. Ist derselbe jedoch an der Unterlage befestigt, so kann er herausgezogen werden.

Da *Pecten varius* sich im Aquarium vorzüglich hält und fleißig „spinnt“, lassen sich diese Verhältnisse leicht beobachten.

III. *Limidae*.

Es sind bereits Untersuchungen vorhanden von A. MÜLLER (1837) über *Lima squamosa* LAM. und *L. glacialis* LAM., von CARRIÈRE (1882) über *L. hians* GMEL., von BARROIS (1885) über *L. squamosa*

LAM., *L. hians* GMEL., *L. loscombii* SOW. und von CATTIE (1886) über *L. elliptica*.

Ich habe *L. inflata* LAM., *L. hians* GMEL. und *L. squamosa* LAM. eingehender untersucht. Von den genannten Arten besitzt *L. squamosa* das am höchsten entwickelte Byssusorgan. Die Byssushöhle ist groß, reich gefaltet und von mächtigen Drüsenmassen umgeben. — Der Byssus von *L. glacialis* soll nach MÜLLER dem von *L. squamosa* gleichen. *L. inflata* und *L. hians* haben nur eine kleine Byssushöhle mit geringer Faltenbildung. Das Byssusorgan ist hier in Rückbildung begriffen, doch spielt es im Leben dieser beiden Muscheln noch eine wichtige und eigenartige Rolle. Bei *L. loscombii* zeigt es nach BARROIS eine ähnliche Ausgestaltung. Bei *L. elliptica* endlich fehlen nach CATTIE die Falten in der Höhle vollkommen.

1. *Lima inflata* LAM. und *Lima hians* GMEL.

Im Gegensatz zu *Pecten* ruht *Lima* nicht einseitig auf einer Schalenklappe, sondern auf den Vorderrändern beider Schalen (Textfig. D). Damit hängt die symmetrische Ausbildung und die schiefe Form ihrer Schalen zusammen. Mit Ausnahme einer kurzen, dem Ligament gegenüberliegenden Strecke klaffen sie weit und lassen den zahlreichen, langen Mantelrandtentakeln und dem Fuß auch bei Kontraktion des Schalenschließmuskels freien Durchtritt.

Dem starken Ligament entspricht ein kräftiger Adductor, der wie bei *Pecten* aus zwei histologisch verschieden strukturierten Teilen zusammengesetzt ist und sich hinter und über den Schalenmitten inseriert (Textfig. E). Von ihm aus nach vorn erstreckt sich der Fuß, der sehr stark verlängert und weit zwischen den Schalenklappen hervorgestreckt werden kann. Dabei ändert sich seine Gestalt stark; vorn erscheint er schief abgestutzt (Fig. 8 und 46), und diese lanzettliche Fläche, welche bei der Locomotion allein den Boden berührt, ist unpigmentiert, während der übrige vorstreckbare Teil rotbraunes Pigment enthält.

In den Fuß ist eine Rinne eingesenkt. Ruht *Lima* auf den Vorderkanten ihrer Schalen (Textfig. D), so ist bei ausgestrecktem Fuß dessen Rinnenseite wohl dem Boden zugekehrt, die Fußspitze ist aber nicht nach „vorn“, dem Mund oder dem Ligament zu gerichtet, sondern nach der entgegengesetzten Seite, und hält man die Schalen mit den Wirbeln nach oben (Textfig. E), so erscheint die Rinne nicht auf der Ventral-, sondern auf der Dorsalseite oder besser auf der Vorder-

seite des Fußes eingesenkt, ein Verhalten, das im Gegensatz zu dem bei allen andern mir bekannten Lamellibranchiaten-Familien steht.

Die Rinne ist nicht sehr tief; ihre Form wird aus dem Querschnitt (Fig. 50) ersichtlich. Auch hier ist der innere, weitere Teil der Rinne von dem äußern deutlich abgesetzt. In der Mitte der pigmentlosen „Kriechsohle“ endet die Rinne mit einer Grube (*G*, Fig. 47, 49), die unregelmäßige Wände besitzt und von Lippen umgeben wird (Fig. 8 u. 49 li).

Durch eine seichte Furche steht diese Grube mit einer kleinen spaltförmigen Einsenkung in der Fußspitze in Verbindung, welche ohne Zweifel dem Trichter bei *Pecten* entspricht (*Tr*, Fig. 8, 47). Sie wurde seither übersehen.

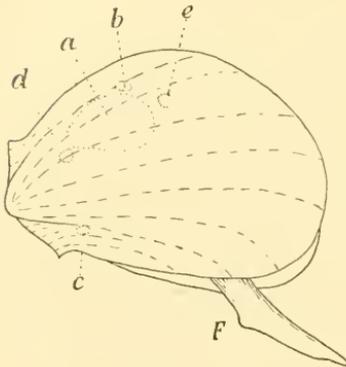


Fig. D.

Fig. D. *Lima inflata* LAM. Von der linken Seite; Fuß (*F*) hervorgestreckt. Muskeleindrücke punktiert eingetragen. Nat. Größe. *a* Schalenadductor. *b* linker hinterer Fußretractor. *c* linker vorderer Fußretractor. *d* und *e* Eindrücke von Muskeln, die nicht dem Fuße angehören.

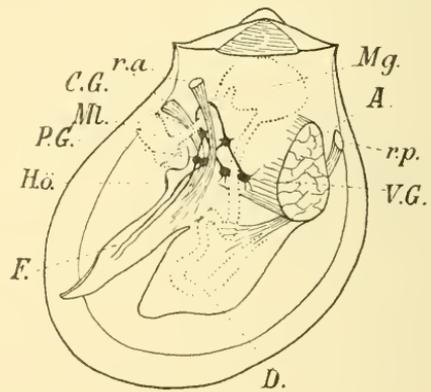


Fig. E.

Fig. E. *Lima inflata* LAM. Nat. Größe. Der Fuß (*F*) und seine Retractoren (*r. a* und *r. p*). Dartractus punktiert. *Ml* die zu einer Röhre verwachsenen Mundlappen. Eingetragen ist auch das Nervensystem.

Von einer Bysusscheide kann bei *L. inflata* und *L. hians* kaum gesprochen werden; sobald sich die Ränder der Rinne geschlossen haben, tritt die Höhle auf. Sie hat halbkuglige Form, ist klein und mißt im Durchmesser nur 1—2 mm. Sie besitzt 6—20 Falten, welche sich von ihrem Grunde und ihrer Hinterwand aus erheben und im wesentlichen radiär angeordnet sind (Fig. 48). Die mittlere Falte ist die größte, seitlich werden sie kleiner. Ihre Vorderränder ragen frei in die Höhle, hinten kommen durch Verschmelzung ihrer Ränder mit der Höhlenwand Fächer zustande, die aber sehr kurz sind.

Muskulatur. *L. inflata* und *L. hians* besitzen ähnliche Muskelverhältnisse. Außer dem großen Eindruck des Adductors finden sich auf jeder Schalenklappe noch mehrere kleine Eindrücke, die von zum Fuß ziehenden Muskeln, von Mantelrandretractoren und von Kiemenmuskeln hervorgerufen werden (Textfig. D).

Zur Fußmasse gehen nur 2 Paar Muskeln, die beide sehr zart sind. Das vordere Paar (Textfig. E r. a) inseriert sich unterhalb der vordern Ohren der Schalen, in unmittelbarer Nähe des Mantelrandes. Sie durchsetzen die Leber und ziehen hinter den zu einer Röhre verwachsenen Mundlappen hindurch, den Ösophagus zwischen sich fassend, der Stelle zu, an welcher sich der Fuß von der Visceralmasse abzuheben beginnt; die beiden Schenkel konvergieren hierbei. Von hier aus lassen sie sich nicht mehr als gesonderte Bündel verfolgen, da sich ihre Fasern in der muskulösen Decke des Fußes zerstreuen. Es steht nichts im Wege, sie mit den *Retractores pedis anteriores* anderer Byssiferen zu homologisieren.

Die hintern paarigen, auffallend schwachen Muskelbündel (Textfig. E r. p) inserieren sich hinter dem Schließmuskel, ebenfalls in der Nähe des Mantelrandeindrucks, ziehen dann zum Adductor und, diesem dicht anliegend, unter ihm hindurch, worauf sie sich etwas erheben und nach vorn ziehen, um dann in die muskulöse Wand des Fußes einzutreten und sich hier aufzulösen. Sie konvergieren in ihrem Verlaufe noch stärker als die vordern. Indem sie sich nicht vor, sondern hinter dem Adductor inserieren, weichen sie von dem normalen Verhalten der hintern Fußmuskeln aller andern Byssiferen ab. Sie dürften aber trotzdem den *Retractores pedis posteriores* entsprechen.

An der Streckung und Bewegung des Fußes beteiligen sich außerdem kräftige muskulöse Lagen und ein ausgedehntes Schwellensystem. Man findet unter dem Epithel des Fußes zunächst eine Schicht ringförmig verlaufender Muskelfasern (Fig. 50); darunter ziehen sich sehr kräftige Längsmuskellagen hin, besonders auf der Rinnenseite. Die Drüsenmassen durchsetzend finden sich radiäre Stränge, die gegen den Rinnengrund konvergieren. Ferner finden sich die Höhle umziehende, zirkuläre Muskelfasern; auch in den Falten lassen sich zahlreiche Muskelfasern nachweisen. — Der hinter der Byssushöhle gelegene Teil ist ebenfalls stark dehnbar und spielt auch eine Rolle bei der Verlängerung des Fußes.

Über die Drehung des Fußes. Wie ich schon ausgeführt habe, liegt die Rinne nicht auf der Ventral-, sondern auf der Dorsal-

seite des Fußes eingesenkt. In der Literatur fand ich auf dieses sonderbare Verhalten nur drei kurze Hinweise.

LACAZE-DUTHIERS (1854) gibt in einer Beschreibung der Anatomie von *Anomia cphippium* an, daß der Byssus „est placé le plus généralement en arrière du pied“ und fügt in einer Fußnote hinzu: „La *Lima squamosa* fait exception, le byssus est en avant.“ KEFERSTEIN schreibt in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich (1862—1866), p. 388: „Die Byssusdrüse hat ausser, unter und hinter dem Kiele des Fusses und nur bei *Lima* vor diesem ihren Sitz.“ Und in PAGENSTECHEr's Allgemeiner Zoologie, 1881, Vol. 4, steht p. 499: „nur haben die Arten von *Lima*, welche überhaupt einen Byssus bilden, denselben auf der vorderen Kante des Fusses. Die Fussspitze hat sich also in Beziehung auf dieses Organ an verschiedener Stelle ausgebildet“.

Für eine Erklärung kommen nur zwei Möglichkeiten in Betracht: 1. die Einsenkung der Rinne auf der vordern, statt auf der hintern Kante des Fußes und 2. die Drehung des Fußes. Die vollkommen

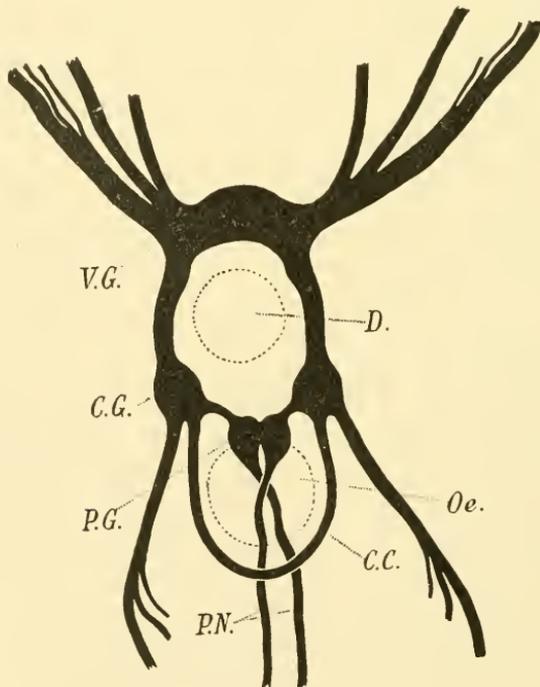


Fig. F.

Lima inflata LAM. Zentralnervensystem. Vergr.

C. G, P. G, V. G Cerebral-, Pedal-, Visceralganglien. P. N Pedalnerven.
C. C Cerebralcommissur. D Durchtritt des Darmes, Oe des Ösophagus.

symmetrisch angeordneten paarigen Muskeln ließen mir zunächst die erstere Annahme für wahrscheinlicher erscheinen. Aber die Untersuchung des Nervensystems, das hier als letzte und höchste Instanz in Betracht kam, entschied für die Drehung (Textfig. E und F).

Die 3 Ganglienpaare liegen sehr nahe zusammen, die Visceralganglien auf der Vorderseite des Adductors, die Cerebralganglien unter dem Ösophagus und in ihrer nächsten Nähe die Pedalganglien, wie gewöhnlich zwischen den Schenkeln des Retractor pedis anterior, aber hinter der Byssushöhle. Doch ist dies hier ohne Bedeutung. Von den beiden dicht zusammenliegenden Pedalganglien gehen nach vorn in den Fuß 2 starke Nervenstränge ab, die — und dies ist das Merkwürdige — sich in kurzer, nur 1—2 mm betragender Entfernung von den Ganglien fast rechtwinklig überkreuzen!

Es ist dabei von weiterm Interesse, daß sich der rechte Pedalnerv über den linken legt, woraus sich ohne weiteres ablesen läßt, daß die Drehung nach rechts erfolgt ist. *Lima* hat also Stadien durchlaufen, wie sie *Pecten* und *Anomia* noch heute zeigen.

Drüsen. Im Fuß von *Lima inflata* und *L. hians* lassen sich 5 Drüsengruppen abgrenzen.

1. Wie bei den seither beschriebenen Formen münden auf der Oberfläche des Fußes birnförmige Drüsenzellen aus. Sie liegen hauptsächlich auf der Rinnenseite des Fußes und münden teilweise, wie bei *Pecten varius*, auf der Innenwand des äußern Teiles der Rinne aus. Sie bläuen sich mit Hämatoxylin, geben aber mit Thionin keine deutliche rotviolette Färbung, obgleich sie zweifellos den Schleimdrüsen anderer Formen entsprechen.¹⁾

2. Der Trichterdrüse entsprechend findet sich in der Umgebung der kleinen Einsenkung in der Fußspitze ein Drüsenhäufchen, das aus kleinen, rundlichen Zellen mit kleinem Kern und körnigem Inhalt besteht. Sie nehmen mit Thionin eine intensiv rotviolette Färbung an. Von den vorigen Drüsen lassen sie sich leicht unterscheiden (*T. Dr.*, Fig. 46, 47).

3. Das Lumen des Fußes wird fast vollständig erfüllt von riesigen acidophilen Drüsenmassen (*a. R.* Fig. 46, 47—50). Sie erstrecken sich der Rinne entlang von ihrem Beginn bis zu ihrer Einmündung in die Höhle, umgeben aber die Höhle nicht, sondern

1) Nebenbei sollen hier noch im Epithel des Fußes zerstreut liegende becherförmige Zellen mit grobkörnigem, acidophilem Inhalt erwähnt werden

münden nur von vorn in diese ein. Ihre Hauptmenge mündet in die Rinne aus, und zwar ist der Ausmündungsbereich wie bei andern Byssiferen auf den innern Teil derselben, dessen Epithel auch eine von dem der Oberfläche abweichende Beschaffenheit zeigt, beschränkt (Fig. 50). In der Umgebung der Grube, am Anfang der Rinne, sind die Drüsen grobkörniger und stärker lichtbrechend (Fig. 46, 47, 49). — Ihr Kern und besonders ihr Inhalt ist sehr charakteristisch ausgebildet. Letzterer besteht nämlich aus ziemlich großen, regelmäßig spindelförmigen Gebilden (Fig. 51). Diese eigentümliche Form behalten die Granula bis zu ihrem Austritt zwischen den Epithelzellen bei, erst dann tritt ihre Verschmelzung zu einer homogenen Masse ein. Der Kern ist groß, bläschenförmig und mit einem auffallend großen Nucleolus versehen. Durch die spindelförmige Gestalt der Granula lassen sie sich leicht von den übrigen Drüsenzellen des Fußes unterscheiden.

Für die Bildung der Secretspindeln (Fig. 51 *b*) lassen sich alle Stadien unschwer auffinden: Im Plasma treten kleine rundliche Körnchen auf, die an Größe zunehmen und dabei mehr und mehr die charakteristische Spindelform annehmen. Die unreifen Spindeln sind noch nicht rein acidophil. — Es soll nicht unerwähnt bleiben, daß das reife Secret mit Thionin sonderbarerweise violett gefärbt wird, während es bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin rein orangeophil erscheint.

4. Mit Ausnahme der vordern, der Rinne zugewandten Seite wird die Byssushöhle vollständig umgeben von Drüsenzellen, die bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin durch ihren tiefdunklen, klumpigen Inhalt von den angrenzenden, soeben beschriebenen acidophilen Drüsenzellen scharf abstechen (*b. H.*, Fig. 46, 48). In großer Zahl münden sie in den Winkeln der Fächer aus. Sie dringen aber auch in die Falten ein und münden auf deren Oberfläche aus (Fig. 26). Dabei zeigen sie eine bei *Lima hians* mehr als bei *L. inflata* auffallende Anordnung. Auf der mittlern breitesten Falte münden sie nämlich auf beiden Flächen in annähernd gleicher Menge aus, auf den seitlich gelegenen Falten aber in der Regel nur auf einer Fläche, und zwar stets auf derjenigen, welche von der mittlern Falte abgewendet liegt.

Ihr Secret ist stark sauer, bläut intensiv Hämatoxylin und gibt mit Thionin dunkelviolette Färbung; mit Eisenhämatoxylin bleibt es farblos. Auf dünnen Schnitten läßt sich feststellen, daß es aus rundlichen Granulationen besteht. Der Kern ist reich an Chromatin

und besitzt nur ein unscheinbares Kernkörperchen. Das in die Fächer reichlich entleerte Secret zeigt homogene oder schlierige Beschaffenheit; die Granula sind in ihm nicht mehr nachzuweisen.

5. Nach außen von den acidophilen Rinnendrüsen (3) finden sich noch kleine Drüsengruppen, die von den peripheren Drüsen (1) örtlich getrennt sind und auch in ihrem färberischen Verhalten geringe Abweichungen von diesen zeigen (*b. R.*, Fig. 46, 50). Mit Hämatoxylin zeigen sie gewöhnlich nur einen hellblauen Farbenton, mit Thionin nehmen sie eine deutliche rotviolette Tönung an. Ihr spärliches Secret fließt nur in den äußern Teil der Rinne; es nimmt am Aufbau des Byssus keinen Anteil. Diese Drüsen sollen als basophile Rinnendrüsen bezeichnet werden.

Historisches. CARRIÈRE schreibt über die Drüsen von *Lima hians*: Die Rinne „ist überdeckt und umgeben von der aus helleren und dunkleren Zellen bestehenden Spinnrüse . . . und vereinigt sich mit der Byssushöhle, welche zum Theil von der Drüse umgeben ist“. — BARROIS erwähnt bloß das Vorhandensein einer reich entwickelten Byssusdrüse. — Bei *Lima elliptica* gibt CATTIE nur einerlei Drüsenzellen an, in der Höhlenwand dieselben wie längs der Rinne.

Epithelverhältnisse. Die Fußoberfläche und der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches, nicht überall gleichhohes Wimperepithel. Im innern Teile der Rinne, also im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnendrüsen, zeigen die Epithelzellen ein anderes Aussehen: sie sind sehr schmal, durch Interzellularen voneinander getrennt und von dem unter ihnen liegenden Bindegewebe, in welchem die Drüsenzellen liegen, nicht deutlich durch eine Basalmembran abgegrenzt. Ihre Wimpern erscheinen kräftiger und sind länger (8—10 μ) als die der gewöhnlichen Epithelzellen (6—7 μ) und sitzen großen Basalkörperchen auf. Das Plasma dieser Zellen ist längsfasrig.

Ähnlich, aber weniger stark, ist das Epithel der Falten modifiziert. Die Wimpern, die nie fehlen, sind nur 5—6 μ hoch. Das Zellplasma zeigt keine Anzeichen einer secretorischen Tätigkeit (Fig. 26). — In den Winkeln der Falten sind die Flimmern feiner und länger (Fig. 26).

Der Byssus (Textfig. G). Die 1—2 cm langen Fäden des Byssus von *Lima inflata* sind schmal bandförmig, haben also keinen „runden“, sondern einen keilförmigen Querschnitt. Die Haftplatte ist klein, auch die Wurzel ist sehr klein und wenigteilig. Die Struktur der Fäden ist eine fasrige; in der Haftplatte strahlen die Fasern

radiär aus. Die spindelförmigen Granula lassen sich in der fertigen Haftplatte nicht mehr nachweisen.

Die Ausbildung der Fäden ist keine sorgfältige und regelmäßige. Dies hängt mit der großen Massenproduktion zusammen. Unregelmäßig gebildete, verkrüppelte Fäden, die meist breiter sind und eine gekerbte oder zackige Außenkante aufweisen (Fig. 52), kommen nicht selten vor.

In der Regel werden nur wenige Fäden durch einfache Aufeinanderlagerung ihrer Wurzeln und unter Mitwirkung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen zu einem Byssus vereinigt. Zuweilen finden sich 2—3 Fäden mit gemeinsamer Wurzel, was sich so er-

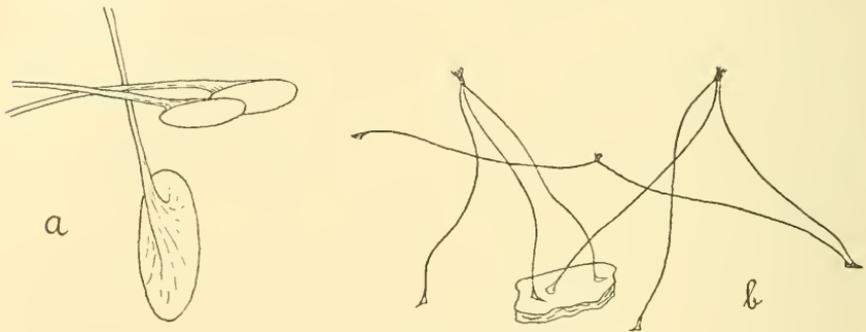


Fig. G.

Lima inflata LAM.

a Haftplatten von Byssusfäden, vergr. b einige von einem Nest abgelöste Byssusfäden, nat. Größe.

klären läßt, daß diese Fäden rasch hintereinander gebildet wurden, so daß sich das die Wurzeln bildende Secret zu einer Masse vereinigen konnte. Ferner finden sich nicht selten die Haftplatten von Fäden miteinander verklebt (Textfig. G a).

Bildung des Byssus. Die Fäden samt Haftplatten und Wurzeln werden von den acidophilen Rinnendrüsen (3) secretiert; die Haftplatten im besondern von den stärker lichtbrechenden, rein orangeophilen Drüsenzellen, welche ihr Secret in die Rinnengrube ergießen. Aus der riesigen Menge der Fäden, die *Lima* zur Anfertigung ihres Nestes bedarf, lassen sich die großen Massen der Rinnendrüsen verstehen. Die Form der Fäden stimmt mit derjenigen der Rinne zur Zeit der Secretion überein. Das von den basophilen Höhlendrüsen reichlich produzierte Secret hüllt die kleinen Wurzeln der Fäden ein und ist an ihrem Zusammenhalt beteiligt.

Biologie. *Lima inflata* ist wie *Pecten varius* befähigt, hüpfende Bewegungen mit ähnlichen Mitteln auszuführen (s. S. 495). Auch Fuß und Byssus benützt sie auf dieselbe Weise zur Fortbewegung, wobei sie vermöge dessen stärkerer Dehnbarkeit rascher vorwärts kommt. Ich beobachtete eine *Lima*, die nach 12 Minuten in 10 cm Höhe gelangt war, unter Zurücklassung von nur 5 Byssusfäden. Jeder Faden wurde nur zu kurzer vorübergehender Festheftung benutzt.

Der Byssus dient aber nicht nur dazu, sondern auch zur Herstellung eines Versteckes oder „Nestes“. Ein solches besteht aus Sandkörnern, Schalenrümern, Algenteilen usw., die mit einer Unmenge von Byssusfäden zusammengesponnen werden. In Triest habe ich neben andern einige nur aus *Ulva lactuca* zusammengesponnene Nester gesammelt. Die Muschel sitzt in der Mitte des Nestes und läßt durch eine oder mehrere Öffnungen desselben ihre langen Mantelrandtentakel wie Fangarme heraustreten. LACAZE-DUTHIERS (1865) hat eine begeisterte Beschreibung davon gegeben. Bei der Herstellung, die er nicht ganz richtig erklärt hat, verfährt das Tier auf folgende, im Aquarium leicht zu beobachtende Weise: es heftet an irgendeinem Fremdkörper einen Byssusfaden an, dreht dann den Fuß oder seltner sich selbst mit einer hüpfenden Bewegung und heftet dann entfernt von dem ersten Faden einen andern fest. Es können noch weitere Fäden hintereinander gebildet und in verschiedenen Richtungen angeheftet werden, dann wird der Byssus aus der Höhle entfernt. Nicht selten ist dabei auch eine hüpfende Bewegung zu beobachten, durch welche aber die Fäden nicht abgerissen, sondern mit ihrer kleinen Wurzel einfach aus der Höhle herausgezogen werden. Durch oftmalige Wiederholung dieses Vorgangs kommt endlich ein Nest zustande.

In Triest wurde *Lima inflata* häufig im Nest gefangen, und da ins Aquarium verbrachte Tiere sich bald in einer dunklen Ecke ein neues Versteck anzufertigen beginnen, scheinen sie in der Regel in einem solchen zu leben und dessen zu bedürfen, wahrscheinlich als Schutzmittel gegen die nicht verschließbaren Schalen. *Lima squamosa* LAM., deren Schalen nicht klaffen, baut sich kein Nest.

Eine kletternde *Lima* vermag vorübergehend an einem Byssusfaden frei zu hängen; seine Wurzel muß also in der Höhle gut befestigt werden können. Dies geschieht mit Hilfe der in der Umgebung der Höhle und in ihren Falten verlaufenden Muskeln. Das

Secret der basophilen Höhlendrüsen spielt dabei keine Rolle, es ist keine „Verbindungsmaterie“ im Sinne A. MÜLLER's.

2. *Lima squamosa* LAM.

Die hohe Ausbildung ihres Byssusapparats ist seiner Verwendung korrelat. Der Byssus wird nicht zum Bau eines Versteckes benützt, sondern dient zur Festheftung. Auch kommt *L. squamosa* nicht die große Beweglichkeit der unsteten *L. inflata* und *L. hians* zu; in der Regel sitzt sie fest und wird meist mit einem kräftigen, aus zahlreichen groben Fäden bestehenden Byssus gefangen. Ihre ganze Organisation trägt den Stempel dieser Lebensweise. Die Schalen sind stärker und verschließbar, bis auf eine schmale Öffnung unter dem hintern und eine ebensolche, durch einen Höcker unterbrochene, unter dem vordern Ohr. Durch den untern Teil des vordern Spaltes tritt der Byssus aus.

Der Fuß ist kürzer und nicht so stark dehnbar wie der von *L. hians* und *L. inflata*. Auch er zeigt die für letztere beschriebene Drehung. In seiner Spitze findet sich eine kleine, spaltförmige Vertiefung, das Überbleibsel einer einst kräftigern Trichterbildung.

Die Querspalte, mit welcher die Rinne beginnt, ist klein; der äußere Teil der Rinne ist von dem innern nur durch eine wenig ausgeprägte Lippenbildung abgesetzt. Gegen die Höhle schließen die Ränder der Rinne zusammen und bilden eine ansehnliche Byssus-scheide (Fig. 53), welche die Byssusfäden aufnimmt und zusammenhält. Die Höhle ist sehr umfangreich und stark gefaltet. Bei einem Exemplar von 4 cm Schalenhöhe zählte ich im vordern Teile der Höhle 82 Falten; gegen das hintere Ende der Höhle nimmt ihre Zahl ab, indem die seitlichen allmählich verschwinden. Die Falten stehen dabei annähernd in der Längsrichtung des Fußes, neigen aber gegen die Höhlenöffnung zusammen.

Muskulatur. Es findet sich ein Paar vorderer und ein Paar hinterer Fußretractoren, die beide, besonders aber die hintern, viel kräftiger ausgebildet sind als bei den 2 vorigen Arten. Die vordern Retractoren inserieren sich unter den Wirbeln der Schalen und ziehen, an Stärke zunehmend, gerade nach unten der Höhle zu; sie umfassen dabei den Mund und durchsetzen die Leber und die Geschlechtsorgane. Die hintern Retractoren sind kurz, aber sehr massig und nehmen die Byssushöhle in sich auf. An der Schale inserieren sie sich wie bei *L. hians* und *L. inflata* nicht vor, sondern hinter dem kräftigen, aus zwei Teilen zusammengesetzten Ad-

ductor. Bei festsitzender Lebensweise wirken beide als Byssusmuskeln.

Drüsen. 1. Periphere Mucindrüsen finden sich nur im vordersten Teile des Fußes im ganzen Umfang, später beschränken sie sich auf die Rinnenseite und lassen sich längs der Rinne als zwei schmale Drüsenbänder bis in die Byssusscheide hinein verfolgen. Sie liegen in den Vorsprüngen, welche den äußern Teil der Rinne von dem innern und später die Byssusscheide von der Byssushöhle trennen. Sie ersetzen durch diese Lage auch die bei *L. hians* und *L. inflata* von den peripheren Mucindrüsen unterschiedenen, aber wahrscheinlich aus ihnen hervorgegangenen basophilen Rinnendrüsen (5). Ihr Inhalt ist körnig und liefert ein schleimiges Secret.

2. Die acidophilen Rinnendrüsen münden nur auf den Seitenwänden des innern Rinnenteiles, nicht in dessen Grund, aus. Die Höhle umgeben sie nur von vorn und münden von hier aus in die Fächer ein. Die einzelnen Drüsenzellen sind groß, meist von birnförmiger Gestalt und mit langem, dünnem Hals versehen. Sie besitzen auch einen großen Kern mit einem auffallend großen Nucleolus, aber ihre Granula sind nicht wie bei den nahen Verwandten *L. hians* und *L. inflata* spindelförmig, sondern einfach kuglig oder eckig, doch ziemlich groß.

3. Die basophilen Höhlendrüsen sind in kolossalen Massen vorhanden; sie liegen über der Höhle und münden in großer Zahl in die obere Winkel der Fächer ein, also nicht in die untern wie bei *Pecten varius*. Dies hängt mit der Drehung des Fußes zusammen. Sie finden sich auch vor der Höhle über den acidophilen Rinnendrüsen und münden in die bis hier nach vorn sich erstreckenden Fächer ein (Fig. 53). Auch in die Falten dringen sie ein, und sie allein finden sich in diesen im ganzen Bereich der Höhle. Ihr Inhalt ist körnig, bläut Hämatoxylin und gibt mit Thionin eine intensiv rotviolette Färbung. Ihr Kern enthält einen nur kleinen Nucleolus.

Epithel. Das Epithel der Rinne ist wie bei *L. inflata* ausgebildet. Nur im Grunde derselben sind die Zellen weniger modifiziert, da hier keine oder nur wenige Drüsen ausmünden. — In der Byssusscheide ist das Epithel höher und sein Plasma fein krümelig. — Die Epithelzellen der sehr schmalen Falten sind kubisch bis plattenförmig und stets und überall mit kurzen Wimpern versehen. Nichts deutet auf eine secretorische Tätigkeit des Epithels. In den oberen Winkeln der Fächer, in welche die basophilen Höhlen-

drüsen in so großer Zahl einmünden, finden sich längere, feinere Flimmern.

Der Byssus zeigt eine derbe Beschaffenheit. Die Fäden sind bandförmig, bis $\frac{1}{2}$ mm breit und ihrer Dicke wegen ziemlich steif. Nach ihrer kleinen Haftfläche zu schwellen sie keulenförmig an (Textfig. H a, b). Ihre großen, breiten Wurzeln sind regelmäßig fächerförmig zerschlissen (Textfig. H c) und farblos, die Fäden dagegen grüngelb.

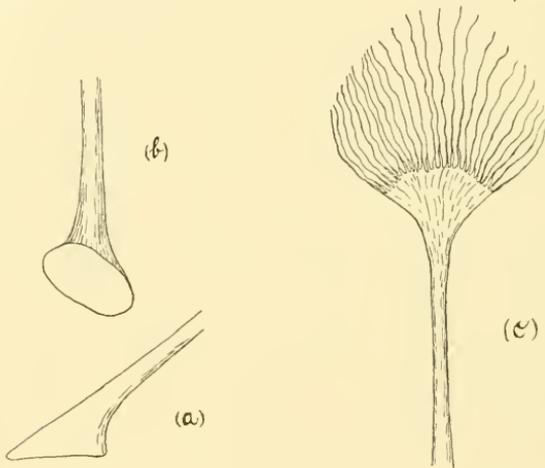


Fig. H.

Lima squamosa LAM. Vergr.

a und b Haftplatten von Byssusfäden. c Wurzel eines Fadens.

Die Fäden werden aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen in dem innern, zur Zeit der Bildung nach außen abgeschlossenen Teile der Rinne gebildet; ihre Wurzeln nur in den vordern Winkeln der Fächer aus dem Secret der hier ausmündenden acidophilen Rinnendrüsen. Die Wurzeln werden aufeinandergeschichtet und von dem Secret der basophilen Höhlendrüsen umhüllt.

Bei frisch eingefangenen Tieren ist der Byssus aus zahlreichen Fäden zusammengesetzt, und man kann daraus schließen, daß er unter normalen Verhältnissen lange beibehalten wird. Infolge seiner großen Wurzel hält er in der Höhle, und durch die kräftigen Byssusmuskeln kann er sehr stark eingeklemmt werden.

Vor einer Ortsveränderung wird er stets und vollständig aus der Höhle entfernt. Mit ihrem Byssus künstlich vom Untergrunde

abgelöste Tiere können ihn vor einer Neuanheftung nicht immer aus der Höhle entfernen, ähnlich wie *Pecten varius*.

IV. *Aviculidae*.

Pinna nobilis L.

Mit ihrem vordern spitzen Ende, verankert durch den Byssus, stecken die Tiere im schlammigen oder sandigen Grunde des Meeres. Dieser eigenartige Cephalothetismus hat in der Organisation manche Besonderheiten hervorgebracht, auf den Byssusapparat aber nur wenig modifizierend eingewirkt.

Derselbe ist sehr in die Länge gestreckt; sein vorderer Teil ist fingerförmig, von rundem bis elliptischem Querschnitt und sehr frei beweglich (Fig. 9). Er ist stark schwellbar; mehrere Blutlacunen verlaufen in ihm, von denen eine zentral gelegene durch ihre Größe auffällt (*l*, Fig. 57).

Auf der Ventralseite verläuft eine Rinne, welche vorn ohne eine deutlich ausgeprägte Querspalte endet. In ihrer Umgebung zeigt der Fuß eine Anschwellung, welche bei der Anheftung der Fäden auf die Unterlage gedrückt wird und welche der Ort für die Formung der Haftplatte der Fäden ist. — Der Fußspitze fehlt eine Trichterbildung.

In ihrem vordersten Teile ist die Rinne einfach spaltförmig, später erweitert sich ihr Grund und zeigt eine in Fig. 56 abgebildete Form. Durch Längsfalten, welche auf den Seitenwänden verlaufen, kann der innere, weitere Teil, in welchem die Fadenbildung erfolgt, nach außen abgeschlossen werden. Diese Falten können zuweilen sehr stark entwickelt sein und bis zur Fußoberfläche reichen; dann sind sie pigmentiert, besonders in ihrem freien Rande (*li*, Fig. 56 und 57).

Mit dem Aufhören des frei beweglichen Fußteiles und dem Beginn des weiten, scheidenförmigen Höhleneinganges, der Byssusscheide, ändern sich die Verhältnisse (Fig. 57, 58). Die Lippen der Rinne wulsten sich auf und schließen zusammen. Die Rinne selbst senkt sich steil in die Tiefe, wodurch, wie bei andern Formen, der Eintritt in die Byssushöhle angedeutet wird. Gleichzeitig teilt sich die seither einfache Rinne durch Auftreten einer Falte in ihrem Grunde zunächst in 2 Arme, und bald darauf spaltet sich jeder Arm nochmals auf dieselbe Weise, so daß

also durch das Einschieben dreier Falten eine Vierteilung der Rinne zustande kommt. Diese einfache Teilung in nur 4 Fächer behält die Höhle bis zu ihrem Ende bei. Die zuerst aufgetretene mittlere Falte verbreitert sich später, die seitlich von ihr gelegenen Fächer rücken auseinander und senken sich so in die hintern Retractoren ein, daß in jeden Retractor 2 Fächer zu liegen kommen (Fig. 60).

Muskulatur. Es finden sich 3 Paar symmetrisch gelegener Muskeln, 1 vorderes, und 2 hintere. — Die vordern Bündel (*r. a.*, Fig. 9) sind schmal und inserieren sich unter dem spitzen, geraden Wirbel der Schalen unterhalb des vordern, schwächern Adductors. In ihrem Verlaufe zur Basis des „Spinnfingers“ geben sie Fasern ab, die zu den Kiemen ziehen. Unterhalb des Höhleneinganges biegt ein Teil ihrer Fasern um und dringt in den Spinnfinger ein, diesen bis zu seiner Spitze durchziehend; ein anderer Teil vermischt sich mit den Fasern der starken, hintern Muskeln. Außerdem zerstreuen sich einige Fasern in der Wand der Byssusscheide.

Von den hintern Muskeln ist das eine Paar (*r. p.*, Fig. 9) sehr kräftig und heftet sich mit breiter Fläche vor dem außerordentlich massigen hintern Schalenadductor an. Es verläuft bei natürlicher Stellung des Tieres fast vertikal nach unten, wobei seine Schenkel gegen den Höhleneingang zu konvergieren und an Umfang rasch abnehmen. Sie können den ganzen Byssusapparat heben und senken, vor allem aber dienen sie zum Festhalten des kräftigen Byssus. In sie tief eingesenkt liegen die Byssusfächer.

Das andere hintere Muskelpaar ist zart, aber bei in Formol konservierten Exemplaren doch schon ohne Präparation durch die untere Wand der Byssusscheide hindurch bemerkbar. Die hintern Enden seiner Schenkel liegen den vorigen Muskeln an und zwar ihren innern, einander zugewandten Seiten, erst später entfernen sie sich von diesen und bilden deutlich gesonderte Bündel, die von hinten in die Byssusscheide eindringen und sich in deren Wand auflösen. Einige Fasern ziehen bis zu den vordern Retractoren und vereinigen sich mit diesen. Sie sind gegenüber den beiden andern Muskelpaaren, die als Retractores pedis anteriores und als Retractores pedis posteriores zu betrachten sind, nur wenig entwickelt und scheinen seither übersehen worden zu sein. Ihr Auftreten hängt mit der mächtig entfalteten Byssusscheide zusammen.

Die zur Bewegung des großen Spinnfingers dienenden Muskeln sind sehr regelmäßig gruppiert (Fig. 57). Unter dem Epithel findet man zunächst eine dünne Lage von ringförmig verlaufenden Fasern.

Dann folgen Bündel von Längsmuskeln, die durch radiär verlaufende Muskel- und Bindegewebszüge mit innern, der Drüsenmasse anliegenden Längsmuskelbündeln, die den vordern Fußretractoren angehören, verbunden sind. In den Maschen des dadurch zustande kommenden Balkenwerkes staut sich die Schwellflüssigkeit. — Endlich seien noch über den Rinnengrund hinziehende Muskelfasern genannt.

In der Byssusscheide finden sich außer den bereits erwähnten, von den vordern und den hintern Muskelpaaren stammenden Fasern noch circular verlaufende Fasern.

Wie bei andern Byssiferen liegen die Pedalganglien in der Nähe des Eintritts der vordern Fußretractoren in den Fuß. Sie innerieren die Fußmuskeln und geben in den Spinnfinger 2 starke Nervenstränge ab, die sich in ihm verzweigen und meist eigentümlicherweise im Innern von Längsmuskelbündeln verlaufen (Fig. 57 n).

Drüsen. Die Fußspitze ist fast vollständig erfüllt mit Mucindrüsen, nur wenig Bindegewebe und radiär und längs verlaufende Muskelfasern finden sich zwischen den aus großen, kolbenförmigen Zellen bestehenden Drüsenmassen. Mit dem Beginne der Rinne werden diese Drüsen auf die Fußoberfläche beschränkt, erhalten sich aber noch in dichter Lage im ganzen Umfang des Fußes, nicht bloß auf der Rinnenseite wie bei andern Formen (Fig. 55, 57). Erst gegen das Ende des Spinnfingers nehmen sie an Zahl ab. Ihre reichliche und gleichmäßige Verbreitung kann mit der Verwendung des Fußes in Zusammenhang gebracht werden.

Mit dem Aufhören des frei beweglichen Fußteiles hören auch diese Drüsen auf, und auf der Oberfläche der Byssusscheide sind sie nicht mehr anzutreffen. Zwar münden auf derselben auch zahlreiche Mucindrüsen aus, aber diese sind nicht subepithelial gelagert, sondern in Form von Becherzellen ausgebildet. Nur auf der Innenwand der Byssusscheide finden sich außer den epithelial auch die subepithelial liegenden Mucindrüsen (Fig. 58, 59).

Im Innern des Spinnfingers zieht der Rinne entlang ein großer Drüsenhaufen, dessen Zellen von länglich birnförmiger Gestalt sind und mit langem Ausführgang zwischen den Epithelzellen der Rinne ausmünden und zwar vorn, solange dieselbe noch spaltförmig ist, fast auf der ganzen Oberfläche ihrer Seitenwände (Fig. 55), später nur noch im innern erweiterten Teile (Fig. 56, 57). Die Drüsen begleiten die Rinne auch in die Höhle, teilen sich mit ihr in 2 und 4 Bänder und hören erst kurz vor dem Ende der Fächer arf. Ihre

Lage am Grunde derselben zeigen Fig. 58 und 59. In ihrem Ausmündungsbereiche zeigt das Epithel eine besondere Ausbildung.

Der Inhalt dieser Drüsenzellen ist grobkörnig; Orange G färbt die Körner bräunlich gelb, T.-Tr. leuchtend rot, Eisenhämatoxylin tief schwarz. Die zu Beginn der Rinne gelegenen Drüsenzellen weichen hiervon ab: sie zeigen größere, stärker lichtbrechende, mit Orange G sich glänzend goldgelb färbende Granula. Alle besitzen einen großen kugligen und mit einem sehr großen Nucleolus und feinen peripher liegenden Chromatinkörnchen versehenen Kern. Zwischen reifen, mit acidophilen Körnchen angefüllten Zellen, finden sich auch entleerte und solche, in denen die Neubildung des Secrets im Gange ist. Letztere nehmen neben basischen auch saure Farbstoffe in größerer Menge auf, zeigen also Mischfärbung.

Nach außen von der Rinnendrüse, an der Stelle, an welcher sich die Falten der Rinne von deren Seitenwand absetzen, und auch in diesen Falten liegend, finden sich andere Drüsenzellen von birnförmiger Gestalt und mit feinkörnigem Inhalt, der sich mit Hämatoxylin blaßblau färbt (*b. R.*, Fig. 57). Mit Thionin erhielt ich keine deutliche Schleimfärbung. Von den acidophilen Rinnendrüsen und den peripheren Mucindrüsen lassen sie sich durch ihre geringere Größe, verschiedene Kernstruktur und durch den Inhalt unterscheiden; vor allem aber läßt der eng begrenzte Ort ihrer Ausmündung auf besondere Verwendung schließen, die darin zu suchen ist, daß sie die während einer Fadenbildung beim Verschlusse der Rinne einer Berührung ausgesetzten Seitenwände durch ihr dort ausmündendes Secret schützen. Außerdem zeigt im Bereiche ihrer Ausmündung das Epithel noch nicht die im Bereiche der acidophilen Drüsen zu beobachtende Modifikation. Mit dem Eintritt der Rinne in die Höhle und dem Auftreten der Höhlenfalten verschwinden diese basophilen Rinnendrüsen (*b. R.*, Fig. 56 und 57).

In der Höhle finden sich ferner große Mengen basophiler Drüsenzellen, deren eigenartige Verteilung aus den in Fig. 58—60 dargestellten Querschnitten ersichtlich wird. Am dichtesten liegen sie unmittelbar über den acidophilen Drüsenzellen am Grunde der 4 Fächer. Von letztern lassen sie sich leicht unterscheiden: sie sind kleiner und enthalten kleinere Körnchen. Diese treten nicht bei jeder Färbung deutlich hervor, am schönsten mit Thionin und zwar mit rotvioletter Farbe. Die ausgetretenen Körnchen verquellen rasch und bilden eine homogene, gallertige, sich stets intensiv basophil verhaltende Masse (*b. H.*, Fig. 60). Zu-

weilen finden sich zwischen ihnen liegend Zellen, deren Granula bei Doppelfärbung Orange G-Hämatoxylin basische Farbstoffe aufnehmen.

WAGNER (1835) „konnte nichts Drüsiges finden“. — A. MÜLLER (1837) beobachtete eine die Rinne nur bis zu ihrer Vierteilung begleitende Drüse. — LEYDIG (1854, 1857, 1864) hat „in Triest vergeblich nach Drüsen gesucht“. — JOBERT (1882) sah die längs der Furche hinziehende Drüse wieder und gibt (1892) ihre Ausbreitung „von der Fußspitze bis zum hintern Retraktorende“ an. — BARROIS (1885) bestätigt dies für *Pinna truncata* wie für *Pinna nobilis* und weist auch auf die Anwesenheit der die ganze Fußoberfläche einnehmenden Schleimdrüsen hin. — Die basophilen Rinnendrüsen und vor allem die wichtigen basophilen Höhlendrüsen sind nie erkannt worden.

Epithel. Die ganze Oberfläche des Spinnfingers und der Byssusscheide trägt Wimperepithel. Zerstreut zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen finden sich Sinneszellen, besonders reichlich in der Fußspitze.

Die Rinne und die Fächer der Höhle flimmern überall, aber im innern Teile der Rinne und im Grunde der 4 Fächer, also an allen den Stellen, an welchen die körnigen acidophilen Drüsenzellen ausmünden, ist das Epithel verschieden von dem übrigen (Fig. 23). Die Zellen sind schlanker und höher und durch Intercellularen voneinander getrennt. Die Wimpern sind länger (7μ) und machen einen kräftigern Eindruck; sie stehen auf deutlich erkennbaren Basalkörperchen, welche die einfache oberflächliche Kontur dieser Zellen hervorrufen, während das übrige Epithel doppelt konturiert erscheint. Eine Basalmembran fehlt.

Der Byssus oder der „Bart“ der *Pinna* besteht aus ungemein zahlreichen, sehr langen Fäden, die als wirrer Schopf aus der Höhle austreten. — Die Intensität ihrer Färbung hängt mit ihrem Alter zusammen: frische Fäden sind hellgelb, allmählich werden sie dann strohgelb bis dunkelbraun. Daß nicht bloß das Seewasser, sondern auch das Licht bei der Bräunung eine Rolle spielt, zeigen die in der Höhle steckenden Wurzeln der Fäden, welche, obwohl auch der Einwirkung des Seewassers ausgesetzt, eine hellere Färbung aufweisen.

Mit zierlicher Platte heften sich die einzelnen Fäden (Textfig. J) an Teilchen des Grundes fest. Beim Eintritt in die Höhle spalten sie sich wie die Rinne in 2, dann in 4 Äste und werden gegen ihr Ende immer zarter. Dabei zeigen sie einen welligen Verlauf, der von der Kontraktion der Byssusmuskeln herrührt. Am stärksten sind die Enden gekrümmt, zuweilen sogar umgebogen.

Die Fäden älterer Tiere sind kräftiger als die jüngerer und selbstverständlich auch länger. Den seitherigen Angaben widersprechend sind sie nicht „rund“, sondern abgeplattet und zeigen einen elliptischen Querschnitt, der sich erst im hintern Teile ihrer Wurzeln der Kreisform nähert. Ihre Struktur ist feinfasrig. Beim Liegen an der Luft trocknen sie stark ein, quellen aber bei Flüssigkeitszusatz rasch wieder auf. — Die getrockneten Fäden werden zu Geweben verarbeitet.

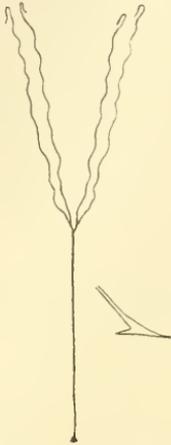


Fig. J.

Pinna nobilis L.

Einzelner Faden, verkl.
und seine Haftplatte,
vergr.

Innerhalb der Höhle und der Byssusscheide liegen die Fäden eingebettet in eine opake, gallertige Masse (b. S. Fig. 23 u. 59), die schon A. MÜLLER (1837) beobachtet und als „Verbindungsmaterie“ bezeichnet hat. Aber alle spätern Autoren bestreiten sie oder erwähnen sie nicht. Sie zeigt homogenen, stellenweise geschichteten Aufbau. Mit Thionin gibt sie Schleimfärbung. Sie fehlt nie, und meist ist sie in großer Menge vorhanden.

Bildung des Byssus. Die Fäden werden im innern Teile der Rinne allein aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen ge-

bildet, ihre 4teilige Wurzel im Grunde der 4 Fächer aus dem Secret ähnlicher, sich auf die Höhle fortsetzender Drüsen und auf ähnliche Weise, indem die aus den Drüsen tretenden Granula durch Verfließen zu einem einheitlichen Faden verschmelzen. Die kleine Haftplatte wird in dem vordersten, noch einfach spaltförmigen Rinnenteile aus größern und stärker lichtbrechenden Granula gebildet.

Das Secret der basophilen Höhlendrüsen liefert die reichlich vorhandene gallertige Masse, in welche die Fäden eingebettet sind (Fig. 59) und durch welche sie ohne Zweifel verbunden werden. Auf diese Weise vereinigt, vermögen die vielen einzelnen Fäden eine biologische Einheit zu bilden und als solche zu wirken. A. MÜLLER (1837) hat dieses Secret als „Verbindungsmaterie“ bezeichnet, aber in anderm Sinne, in der unrichtigen Annahme, daß es die Fäden mit dem Körper des Tieres verbinde. Dies ist sicherlich nicht der Fall, es trägt nur zur Verbindung der Fäden untereinander bei.

Historisches. Nach WAGNER (1835) handelt es sich um vertrocknete Sehnenfasern. — LEYDIG (1864) „glaubt sich überzeugt zu haben, daß die kontraktile Muskelcylinder des Fusses in die starren chitinenen Elemente des Byssus kontinuierlich übergehen“, während schon lange vorher A. MÜLLER (1837) eine die Fäden bildende Drüse längs der Rinne und eine sie am Tier befestigende „Verbindungsmaterie“, die von der Höhlenwand „ausgeschwitzt“ werden soll, beschrieben hatte.

Biologisches. Die großen dreieckigen Schalen lassen auf der Ventralseite einen schmalen Spalt offen, in dessen Umgebung sich das Proostracum in dichter blättriger Lage erhält, um den hier austretenden Byssus vor Abquetschung oder Verletzung zu schützen. Auch der unpigmentierte Fuß wird bei der Anheftung von Fäden hier herausgestreckt. Die Byssusfäden werden in der Regel nicht einfach auf der Oberfläche des weichen Grundes, dessen die *Pinna* als Wohnplatz bedürfen, angeheftet, da sie dort nur ungenügenden Halt finden würden, sondern die Fußspitze dringt bald mehr, bald weniger tief in den Boden ein und heftet dort die Fäden an Sandkörnchen, Schalenfragmenten usw. an. Dazu ist die eines Trichters entbehrende, konische, stark schwellbare Fußspitze sehr geeignet. — Da sich die peripheren Mucindrüsen allgemein meist nur an den Stellen im Fuße finden, welche bei seiner Bewegung einer Berührung oder Reibung ausgesetzt sind, so kann die angegebene Verwendung des Fußes der *Pinna* zur Erklärung für die reichliche und gleichmäßige Verteilung der Mucindrüsen auf der Oberfläche des vordern Fußteiles herbeigezogen werden.

Die eigenartige Körper- und Schalenform und die schief aufgerichtete Stellung, in welcher die Tiere angetroffen werden, lassen es als ausgeschlossen erscheinen, daß der Fuß noch eine locomotorische Aufgabe haben kann. Auch das Fehlen des Trichters, der sonst bei der Ortsveränderung in hohem Grade mitwirkt, weist darauf hin. Herausgezogene, größere Tiere, die auf eine Schalenklappe gelegt wurden, secernierten zwar noch Fäden und hefteten sich mit diesen fest, vermochten sich aber nicht mehr aufzurichten. Dagegen sind junge Exemplare noch dazu imstande, was ich bei einem 3 cm und einem 4,5 cm langen Exemplar im Aquarium beobachten konnte.

Der Byssus kann durch die Kontraktion der hintern Fußretractoren sehr kräftig eingeklemmt werden, so daß bei meinen Versuchen, einigen Exemplaren den Byssus herauszuziehen, stets die Fäden abrissen. Dies war auch der Fall bei Ausschaltung der vermeintlichen Mitwirkung der geschlossenen Schalen an dem Fest-

halten des Byssus. Betäubten oder durch Liegen außerhalb des Wassers geschwächten Tieren ließ sich aber der Byssus ohne Anstrengung ausziehen.

Ich habe nicht in Erfahrung bringen können, ob ältere *Pinna* ihren Byssus jemals aufgeben. Alle in der Bucht von Zaule bei Triest und bei Neapel gefangenen *Pinna* besaßen dichte Büschel von Fäden, an denen beim Herausziehen vom Grunde ähnliche mächtige Schlammklumpen hingen wie an den Wurzelstöcken herausgezogener Sumpfpflanzen, eine deutliche Demonstration der Wirksamkeit der zahlreichen Fäden bei der Befestigung.

V. *Anomiidae*.

1. *Anomia ephippium* L.

Sie besitzt einen ganz extrem entwickelten Byssusapparat, und es ist nicht ohne Interesse, zunächst einen Überblick über die Geschichte des eigenartigen, lange verkannten Byssus zu werfen.

BRUGUIÈRES (1789) spricht bei *Anomia* von einer 3. Schale, „qui, par sa nature, a beaucoup d'analogie avec les opercules des coquilles univalves“. — Auch POLI (1795) war dieser Anschauung nicht abgeneigt; er bezeichnete sie als „ossiculum“. — LAMARCK hielt das Ossiculum für das verbreiterte und erhärtete Ende der Sehne eines Muskels. PHILIPPI (1844) und SIEBOLD (1848) schließen sich dieser Ansicht an. DESHAYES (1841) vergleicht es dem Stiel der Brachiopoden. FORBES u. HANLEY (1850) rücken durch einen Vergleich von *Anomia* mit *Pecten* dem Gedanken näher, den auch schon früher STEENSTRUP (1848) ausgesprochen hatte, der aber erst von LACAZE-DUTHIERS (1854) eingehend begründet wurde: „l'ossicule est un byssus“. 1878 tritt v. IHERING dieser Auffassung wieder entgegen, da eine Byssusdrüse nicht nachgewiesen sei, und er zieht aus seinen Untersuchungen den Schluß, „dass bei *Anomia* in ihrer Existenz die Byssusdrüse auf das Embryonalleben beschränkt ist und bald nachher zu Grunde geht, während das Faltenorgan (= Byssushöhle) und somit das Schliessknöchelchen (= Ossiculum) ein besonderes, nur *Anomia* zukommendes Gebilde repräsentiert“. — Auch CARRIÈRE (1882) hält die Deutung des Schließknöchelchens als Byssus für hypothetisch. Nach ihm hat zwar *Anomia* „in der Jugend ein zartes Byssusband, . . . mit dem sie sich anheftet“, aber später soll eine Umbildung eintreten: „Die Byssuslamellen werden von Bindegewebe umwuchert, verkalken und verkleben mittels des sie umgebenden gleichfalls verkalkenden Bindegewebes mit der Unterlage“. Irgend welche Drüsen hat er nicht gefunden. — BARROIS (1885) suchte durch eine oberflächliche Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Arca* das Ossiculum wieder als Byssus zu behaupten und gibt zum ersten Male das Vorhandensein einiger

Drüsenzellen in den Falten an. Über die Bildung des Byssus ist er sich jedoch auch nicht klar geworden, denn die Hauptmasse der ihn bildenden Drüsen und die kalkliefernden Elemente sind ihm, wie allen seinen Vorgängern, entgangen. Die Unzulänglichkeit der wenigen, in den Falten gelegenen Drüsenzellen scheint er selbst gefühlt und nur aus diesem Grunde den mehrschichtig angeordnet und eigenartig ausgebildet sein sollenden Epithelzellen des hinter dem Trichter, also außerhalb der Byssushöhle gelegenen Fußteiles die Möglichkeit einer Beteiligung bei der Byssusbildung zugeschrieben zu haben. — Seitdem sind mehr als 20 Jahre vergangen, ohne daß ein erneuter Versuch gemacht worden wäre, das Rätsel seiner Entstehung zu lösen.

Die dauernd festsitzende Lebensweise bei pleurothetischer Fixierung hat eine weitgehende Asymmetrie des Tieres, im besondern seines Byssusapparats, zur Folge gehabt. Die dünne, untere, ursprünglich rechte Schale schmiegt sich der Unterlage dicht an und besitzt einen rundlichen Ausschnitt, durch welchen der Byssus, mit dem die Fixation erfolgt, austritt.

Legt man ein von seiner Unterlage künstlich abgelöstes Tier umgekehrt auf die obere, gewölbte Schalenklappe, so kann man beobachten, daß nach einiger Zeit zwischen Byssus und Schale der unpigmentierte Fuß hervortritt und tastende Bewegungen ausführt. Ist das Exemplar noch klein, so vermag der Fuß sich über die Schale hinweg bis auf die Unterlage zu strecken, sich dort anzuheften und die Schale wieder in die normale Lage umzukehren. Erwachsene Tiere können dies nicht mehr.

Der vorstreckbare Teil des Fußes ist schlank und leicht beweglich; vorn ist er keulenförmig angeschwollen und trichterartig ausgehöhlt (Fig. 10). Wie überall spielt dieser Trichter auch hier eine Rolle bei der Locomotion. In ausgedehntem Maße kommt eine solche nur jungen Tieren zu, die selbst an Glaswänden emporzuklettern vermögen. Auch ältere, künstlich losgelöste Tiere können sich mit Hilfe des Trichters noch kurze Strecken auf ebenem Grunde fortschleifen.

Die Trichterhöhle findet man wie bei *Pecten* meist mit einer schleimigen Masse angefüllt, in welche Diatomeenschalen, Sandkörnchen usw. eingebacken sind.

Der durch den Ausschnitt der untern Schale hervortretende Byssus steckt in einer Höhle, die nach außen weit geöffnet ist und deren Öffnung von einer breiten Membran („Ringmembran“ v. IHERING) umzogen wird (R. M., Fig. 10). Der Höhleninnenraum wird durch schmale, sehr dicht nebeneinander gestellte Falten, die sich

senkrecht vom Höhlengrund erheben, gefächert. Die Form der Höhle und die Richtung ihrer Falten ist aus Fig. 10 und 63 zu ersehen. Die Falten zeigen in der Regel keinen geraden, sondern einen leicht geschwungenen Verlauf, den dann auch die zwischen die Falten eingreifenden Byssuslamellen annehmen (Fig. 11, 13). Hinten ist die Höhle am tiefsten, nach vorn wird sie seichter. Die mittlern Falten sind die größten, seitlich werden sie niedriger und kürzer. Bei ausgewachsenen Tieren ist ihre Zahl außerordentlich groß; bei einem 3 cm langen Exemplar zählte ich 76 Falten.

Wie bei allen seither untersuchten Arten nimmt auch bei *Anomia* die Byssushöhle den hintern Teil des Fußes ein. Der vorstreckbare, trichtertragende, auf seiner Unterseite mit einer seichten Rinne versehene Fußteil darf nicht, wie meist unrichtig angenommen wird, allein als „Fuß“ betrachtet werden, sondern er stellt, wie der Spinnfinger der Mytiliden, welchem er homolog ist, nur den vordern Teil des Fußes dar. Er ist von dem hintern Teil deutlich abgesetzt und beteiligt sich, wie später gezeigt werden wird, nicht mehr an der Bildung des Byssus. Beide Teile des Fußes haben eine starke Umbildung erfahren, die sie als scheinbar selbständige Organe erscheinen läßt und die v. IHERING mit dazu führte, das Haftorgan der Anomien als ein nur ihnen zukommendes besonderes Organ („Faltenorgan“) zu betrachten.

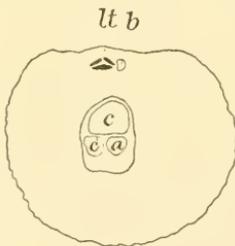


Fig. K.

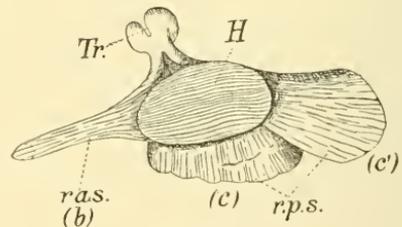


Fig. L.

Fig. K. *Anomia ephippium* L. Obere (rechte) Schale von innen gesehen, mit Muskeleindrücken, s. Text. Nat. Größe. *lt* Ligament.

Fig. L. *Anomia eph* L. Der Fuß und seine Muskulatur von der linken Seite. 4:1. *H* Höhle mit Falten. *Tr* Trichter.

Die Muskulatur des Organs trägt nur wenig zu seiner Homologisierung mit dem Byssusapparat anderer Arten bei, da auch sie ganz besondere Verhältnisse aufweist, deren Zurückführung auf das normale Verhalten stets große Schwierigkeiten bereitet hat. Bei erwachsenen Exemplaren findet sich nämlich auf der Unterschale

nur ein Muskeleindruck, auf der Oberschale dagegen sind gewöhnlich vier getrennte Eindrücke vorhanden, in einer Anordnung, wie sie Textfig. K zeigt. Präpariert man die zu ihnen gehörenden Muskeln frei, so ergibt sich *a* als Eindruck des aus 2 verschiedenen aussehenden Teilen zusammengesetzten Adductors, der schief zwischen den beiden Schalenklappen verläuft und dem auf der Unterschale der einzig vorhandene Eindruck angehört. Den übrigen 3 Eindrücken auf der Oberschale entsprechen Muskeln, die zur Byssushöhle ziehen. Diese ist vor allem in die beiden, in der Nähe des Schalenadductors gelegenen Muskeln (*c* und *c'* Textfig. K u. L), die kurz, aber sehr kräftig und breitköpfig sind, eingesenkt. *b* ist ein schmales Muskelbündelchen, das sich in nächster Nähe der Ligamente an die Schale ansetzt; gegen die Byssushöhle verbreitert es sich. Es hat dieselbe Richtung wie die Höhlenfalten, und seine Fasern dringen in diese in großer Zahl ein.

Stellt man nun eine *Anomia* so auf, daß das Ligament nach vorn, die Unterschale nach rechts sieht, so zeigen die oben genannten Muskeln Beziehungen zur Byssushöhle, die an Verhältnisse bei *Arca* erinnern. *b* erscheint als vorderer, *c* und *c'* als hintere Fußretractoren. Der vordere Retractor zieht von oben vorn, leicht geneigt nach unten und hinten, die hintern Retractoren von oben hinten nach unten vorn und inserieren sich vor dem Adductor, ganz ähnlich wie bei *Arca*, und auch die Höhlenfalten stehen annähernd in der Richtung von vorn nach hinten. Nur ist die Höhle nicht nach unten, sondern nach rechts geöffnet, und die Muskeln sind nur einseitig an die Oberschale angeheftet, Verhältnisse, die, wie sich zeigen läßt, mit der pleurothetischen Lage des Tieres in Zusammenhang zu bringen sind. Bei symmetrischen Byssiferen finden sich stets paarige Fußretractoren, vordere schwächere und hintere kräftigere. Beim Übergang zur pleurothetischen Lebensweise fallen allgemein diejenigen Fußmuskeln, welche an die Unterschale ansetzen, einer Reduktion anheim. Dieser Schwund ist auch bei *Anomia* eingetreten. Es findet sich bei ihr ein vorderer Retractor und zwar der linke (*b*); der rechte fehlt und damit auch der Eindruck für einen solchen auf der Unterschale, und wie für einen linken vordern, so fehlt auch der Eindruck für einen linken hintern Retractor, und nichts liegt näher als der Schluß, daß auch der Retractor selbst fehlt.

Nun besteht aber die Schwierigkeit darin, wie die beiden hintern, an die Oberschale ansetzenden Retractoren (*c* und *c'*) zu deuten sind. Dazu kann die Untersuchung von Jugendstadien verhelfen. Da sich

die jungen Anomien auf der Schale des Muttertieres oder in nächster Nähe desselben ansiedeln, so lassen sich solche leicht verschaffen. Bei den kleinsten von mir untersuchten Exemplaren von 1—2 mm Durchmesser läßt sich feststellen, daß nur ein einziger hinterer Retractor vorhanden ist, der aus lauter gleichartigen, ziemlich breiten Muskelfasern besteht. Bei Exemplaren von 5—7 mm Durchmesser, mit etwa 20 Falten in der Höhle, ist er schon ziemlich kräftig und läßt bereits eine histologische Sonderung in zwei verschiedene Teile, wie sie auch im Schalenadductor anzutreffen ist, erkennen. Äußerlich erscheint der Muskel noch einheitlich und erzeugt auch nur einen einfachen Muskeleindruck. Erst in spätem Alter, ungefähr gleichzeitig mit dem Beginne der Verkalkung des Byssus und wahrscheinlich in Zusammenhang mit der dabei erfolgenden dauernden Fixierung, finden sich 2 getrennte Bündel. Das Auftreten einer Spaltung des hintern Retractors überrascht nicht, da eine solche bei Mytiliden allgemein auftritt (s. S. 532). — Damit glaube ich die von BARROIS und v. IHERING gemachte Annahme, daß der hintere rechte Retractor auf die linke Schale herübergewandert sei, hinreichend widerlegt zu haben.

Es soll noch erwähnt sein, daß von 60 erwachsenen Anomien, die ich untersucht habe, 2 nur einen einzigen, aber sehr umfangreichen hintern Retractor besaßen. Es dürfte sich dabei um ein Unterbleiben der Spaltung handeln, eine Anomalie, die auch zugunsten der gegebenen Deutung spricht.

Über die Muskelverhältnisse von *Anomia* ist viel gestritten worden, und auch meine Deutung weicht von allen seitherigen wieder ab:

POLI nimmt die einzelnen Muskelbündel als zu einem einzigen „Musculus quadricipitis“ zusammengehörig an. — LACAZE-DUTHIERS (1854, p. 11) betrachtet die beiden zentral gelegenen Muskelbündel (*c* und *c'*) als „muscles rétracteurs de l'ossicule“; das vordere Bündel „appartient au pied“; p. 31 schreibt er aber: „on peut considérer le byssus comme n'ayant qu'un seul muscle“, da seine beiden Teile ein ähnliches Verhalten wie der doppelte Adductor mancher Muscheln zeige. „D'ailleurs . . . le pied . . . a pour se mouvoir deux petits faisceaux musculaires“, ein hinteres, das sich an den Byssusmuskel anschließt und ein vorderes, das auch zum Byssus ziehende Fasern enthält und „à la fois un des muscles antérieurs peu développés du pied et du byssus“ ist. LACAZE-DUTHIERS bringt auf diese Weise einen vordern und einen hintern Fußmuskel und einen vordern und einen hintern, in zwei Teile gesonderten Byssusretractor zusammen. — Nach v. IHERING (1878) hat *Anomia* „einen nur links vorhandenen Retractor pedis und endlich einen hinteren Retractor pedis, welcher sowohl den linken, wie den rechten Schenkel besitzt und eine Differenzierung in

zwei Portionen, die ligamentöse und die muskulöse erfahren hat“. — BARROIS (1885), der nur den vordern Teil des Fußes als „pied“ auffaßt, widerspricht v. IHERING, es könne sich nicht um Fuß-, sondern nur um Byssusretractoren handeln und zwar sollen sämtliche 4 Retractoren vorhanden sein, indem c und c' die beiden hintern Retractoren und b den einen vordern Retractor repräsentiere, während der andere vordere Retractor mit c , also einem hintern Retractor, verschmolzen sein soll (!).

Dagegen habe ich gezeigt, daß nur die linksseitigen Retractoren vorhanden sind, der vordere und der hintere, und daß letzterer, aber erst im postembryonalen Leben, eine Sonderung in zwei Bündel erfährt. Beide Retractoren sind morphologisch betrachtet Fußmuskeln, dienen aber als Byssusretractoren.

Der vordere Teil des Fußes besitzt keine eignen, an die Schalen ansetzenden Retractoren; er ist mit wenigen Muskelfasern nur lose an die Wand der Byssushöhle angeheftet. Außer einer Drehung nach rechts, die er gemeinsam mit dem hintern Teile des Fußes durchgemacht hat, erfuhr er noch eine Verschiebung nach unten.

Zwischen dem Byssus und den ihn bildenden Organen jüngerer und älterer Anomien bestehen mit ihrer Lebensweise in innigem Zusammenhange stehende Unterschiede.

A. Die bei jüngern Anomien bestehenden Verhältnisse.

Junge, bis 7 mm große Exemplare besitzen noch, wie schon angegeben, die Fähigkeit des Ortswechsels. Die vorübergehende Festheftung erfolgt bei ihnen mit Hilfe eines Byssus, der vor jeder folgenden Ortsveränderung abgelöst wird und an der Glaswand der Zuchtgefäße zurückbleibt. Darin stimmen sie mit andern Byssiferen überein, und auch der Byssus zeigt ähnliche Beschaffenheit: er ist noch nicht verkalkt. Er besteht aus einer dünnen rundlichen Platte, auf der sich wenige, sehr zarte Lamellen fast senkrecht erheben (Fig. 16). Bei den kleinsten, von mir untersuchten, 0,8 mm großen Exemplaren fanden sich 5—6 Lamellen; mit der Größe der Tiere nimmt jedoch die Zahl der Lamellen rasch zu. Dementsprechend zeigt auch die Byssushöhle einfaches Verhalten; sie ist klein und wird nur durch wenige, parallele Falten in Fächer geteilt, in welchen die Byssuslamellen stecken (Fig. 64).

Drüsen. 1. Fast die ganze Höhe der Höhlenwand einnehmend findet sich ein breiter Ring von Drüsenzellen (*a. H.*, Fig. 64). Er

beginnt nicht weit vom freien Rande der Höhlenwand entfernt, der noch nicht so breit umgebogen ist wie bei den ältern Anomien (vgl. Fig. 63 u. 64). Die einzelnen Drüsenzellen sind birnförmig und besitzen einen kugligen Kern mit großem Nucleolus. Ihr Inhalt ist grob granuliert; die Granula verhalten sich rein acidophil. Sie münden mit einem schmalen Hals zwischen den Epithelzellen der Innenwand der Höhle, die im Gegensatz zu ältern Anomien vollständig bewimpert ist, aus.

2. In der Nähe dieser acidophilen Höhlenwanddrüsen, meist zwischen ihnen und dem Höhlenrande gelegen, finden sich wenige, zerstreut liegende Drüsenzellen von mehr kugliger als birnförmiger Gestalt, die mit einem dünnen Hals ebenfalls auf der Innenwand der Höhle ausmünden. Ihr Inhalt ist sehr feinkörnig; er erscheint fast homogen und färbt sich mit Hämatoxylin blau, mit Thionin rotviolett.

3. Die Falten der Byssushöhle enthalten ebenfalls Drüsenzellen (Fig. 25). Sie liegen subepithelial in dem weitmaschigen Bindegewebe und zwar am dichtesten in den untern Enden derselben. Sie sind schmal keulenförmig und besitzen einen sehr langen Hals, der zwischen den niedrigen Epithelzellen ausmündet. Ihr Inhalt ist acidophil und körnig, aber viel feiner als derjenige der Höhlenwanddrüsen.

4. Dazu können noch über der Höhle liegende und in die Fächer einmündende kleine birnförmige Drüsenzellen kommen, deren Inhalt mit Thionin Schleimfärbung gibt; ich habe sie aber nicht immer und stets nur in geringer Zahl gefunden.

Das niedrige Epithel der Höhleninnenwand und der Falten (Fig. 25) ist vollständig bewimpert und trägt keinen secretorischen Charakter.

Der Byssus wird bei jungen Anomien nur aus dem Secret subepithelialer Drüsenzellen gebildet, und zwar beteiligen sich dabei, soweit ich feststellen konnte, nur die acidophilen Höhlenwanddrüsen und die Faltendrüsen, deren Secret zunächst zu einer Masse zusammenfließt wie bei *Arca*. Bei längerem Beibehalten erfährt dieser einfache Byssus auch eine Verstärkung und wird zu einem mehrschichtigen Gebilde. Das Secret der acidophilen Höhlenwanddrüsen liefert Schichten, welche ihn von außen umgeben. Die aufeinanderfolgenden Schichten lassen sich deutlich voneinander abgrenzen, da sie oberflächlich durch die Einwirkung des Seewassers stärker verändert wurden als im Innern. Die acidophilen Falten-

drüsen ergießen ihr Secret in die Fächer und besonders reichlich in die Winkel zwischen den Lamellen des zuerst gebildeten Byssus. Es staut sich dort an und führt zu einer Verdickung der Byssusplatte. Die Ablagerung dieses Secrets erfolgt ebenfalls schichtweise (Fig. 16, 25).

Mit dem Alter der Tiere vergrößern und vermehren sich die Falten, die Höhle nimmt an Umfang und Tiefe zu und ihr Rand wird breiter und biegt sich flach um. Der Byssus erfährt einen doppelten Zuwachs, einen starken im Umfang, einen geringern in der Höhe.

B. Die bei ältern Anomien bestehenden Verhältnisse.

Später treten verschiedene wichtige Veränderungen ein, welche mit der dauernd festsitzenden Lebensweise, zu der nun übergegangen wird, in Connex stehen. Daß die Festheftung im spätern Leben eine dauernde ist, bedarf noch der Begründung: Die Unterlage, auf der sich die Anomien festsetzen, beeinflußt die Art ihres Wachstums und die Gestalt ihrer Schalen; auf *Pecten*-Schalen festsitzende, alte Anomien zeigen nicht nur gekrümmte Unter- und Oberschalen, sondern auch die Rippen der *Pecten*-Schale kommen bei den Schalen der Anomien zum Ausdruck. Löst man ferner solche in der Gestalt innig ihrem Untergrunde angepaßte Exemplare vorsichtig ab und legt sie auf den ebenen Boden einer Glasschale, so kann das Tier in der Regel keine Ortsveränderung ausführen, da infolge der gewölbten Schalen der kurze Fuß nicht bis auf den Boden reicht. Eine Neuanheftung ist vollständig ausgeschlossen. — Schon aus derartigen Formverhältnissen kann man auf die dauernde Beibehaltung des einmal eingenommenen Platzes schließen.

Die dauernd festsitzende Lebensweise macht einen festen, haltbaren Byssus erforderlich, und ich sehe darin eine Ursache für die einzigartige Erscheinung der Verkalkung des Byssus älterer Anomien.

Außer der Verkalkung zeigt der Byssus erwachsener Anomien (Fig. 11) noch weitere Unterschiede von demjenigen junger Tiere. Zunächst fällt die große Haftplatte auf, mit der er auf der Unterlage festgekittet ist. Gegen ihren Rand zu läuft die Platte dünn aus; in der Mitte zeigt sie eine im Umriß mehr oder weniger ovale Erhöhung, welcher sehr zahlreiche Lamellen aufsitzen, die weich und biegsam und nicht verkalkt sind wie der übrige Teil des Byssus. Ferner trägt dieser Byssus zahlreiche engere und weitere

Löcher, die schon von POLI und CARRIÈRE gesehen wurden, in ihrer Bedeutung aber nicht erkannt worden sind (P, Fig. 11).

Auf Schliffen durch den Byssus oder besser noch auf Schnitten durch entkalkten Byssus (Fig. 12, 13) lassen sich die unverkalkten Lamellen in die kalkige Masse hinein verfolgen. Mit Hämatoxylin färben sie sich tiefblau und treten dadurch aus dem übrigen, keine Farbstoffe aufnehmenden Teil des Byssus deutlich hervor. Letzterer zeigt eine unregelmäßig geschichtete Struktur; die Schichten ordnen sich konzentrisch um die in den Byssus eindringenden Löcher und Kanäle an (Fig. 14).

Ehe auf die Bedeutung letzterer näher eingegangen wird, sollen die byssusbildenden Elemente der erwachsenen Anomien, welche von denen der jüngern in vielen Punkten abweichen, besprochen werden. Hierüber sind bis jetzt nur wenige und recht unzulängliche Untersuchungen angestellt worden. Dies lag nicht zum geringsten Teil an den technischen Schwierigkeiten und der Feinheit des Objekts, doch hat auch BOURNE an der zu den *Anomiaceae* gehörenden *Aenigma* (s. S. 529), die, wie er selbst angibt, ein viel günstigeres Studienobjekt ist, die Verhältnisse nicht zu klären vermocht.

Es soll hier schon erwähnt werden, daß an der Bildung des verkalkten Byssus außer verschiedenen subepithelial gelegenen Drüsenzellen auch Epithelzellen teilnehmen. — Im Vergleich zu den bei jungen Anomien bestehenden Drüsenverhältnissen zeigen die homologen Drüsen bei erwachsenen Tieren eine geringere und beschränktere Verbreitung und werden teilweise durch andere, neu auftretende Drüsen ersetzt.

Die wichtigste Rolle spielen die längs des äußern Randes der flach ausgebreiteten Höhlenwand hinziehenden acidophilen Drüsen. Sie sind seither stets der Beobachtung entgangen, leuchten aber auf Querschnitten durch die Höhle, die mit T.-Tr. gefärbt sind, durch ihre rote Färbung aus dem blau gefärbten Bindegewebe der dünnen Enden der „Ringmembran“ entgegen (a. H, Fig. 63). Eine nähere Betrachtung dieser Membran (Fig. 22!) ergibt manche Besonderheiten: Die dorsale epitheliale Decke besteht aus großen, ziemlich hohen, prismatischen Zellen, die stets niedere Flimmern tragen und dicht mit acidophilen Granulationen erfüllt sind. Gegen den Außenrand zu werden diese Epithelzellen niedriger, führen aber immer noch den dichten Inhalt, und sie finden sich in dieser Ausbildung auch noch eine kurze Strecke auf der Unterseite der Membran. Dann kommen nach innen schmale, höhere Epithelzellen, die durch Inter-

cellularen voneinander getrennt sind und die auch, allerdings sehr kurze und leicht zu übersehende, Wimpern tragen. Ihr Zellplasma zeigt feine Längsfaserung. Sie bilden nur eine schmale Zone; von den weiter nach innen folgenden Epithelzellen, welche die ganze übrige Unterseite der Membran belegen, sind sie meist deutlich abgesetzt. Letztere bestehen in der Mehrzahl aus niedrigen, kubischen Zellen, die dicht zusammenschließen und einen meist in der Mitte gelegenen rundlichen Kern aufweisen. Ihr Plasma ist krümelig. Oberflächlich zeigen sie nur eine einfache Kontur und Wimpern fehlen ihnen. Zwischen diesen Zellen zerstreut finden sich solche, die mit runden, grünlichen Körnchen vollgeprofft sind.

Das wimperlose Epithel liegt der Byssusplatte innig an und greift auch in die Vertiefungen und Poren derselben mit zapfen- oder papillenartigen Vorsprüngen (Fig. 63) ein. Bei gewaltsamem Herausziehen des Byssus aus der Höhle werden dieselben meist abgerissen.

Zwischen den beiden Epitheldecken der Ringmembran befindet sich Bindegewebe, das von wenigen Muskelfasern durchsetzt ist und ziemlich reich an Blutlacunen ist. In ihm, dem Rande der Membran zu, liegen die schon oben erwähnten wichtigen acidophilen Drüsenzellen (*a. H.*, Fig. 22). Sie entsprechen den unter (1) genannten Drüsenzellen junger Anomien, sind aber auf einen viel schmäleren Ring beschränkt, so daß auf Querschnitten durch die Höhle sich jederseits nur wenige solcher Drüsenzellen feststellen lassen. Sie sind von birnförmiger Gestalt und mit langem Hals versehen, der durch die Intercellularen nur des aus den höhern, wimpertragenden Zellen bestehenden Teiles des Epithels der Membranunterseite ausmündet. Ihr Inhalt ist grobkörnig, ihr Kern groß und mit großem Nucleolus versehen.

In der Nähe dieser acidophilen Höhlenranddrüsen, und zwar meist gegen den Außenrand der Membran zu gelegen, finden sich basophile Drüsenzellen (*b* Fig. 22) von rundlicherer Gestalt und mit fast homogenem Inhalt, der sich mit Hämatoxylin blaßblau, mit Thionin deutlich rotviolett färbt. Ihr Kern ist kleiner und entbehrt des großen Nucleolus der acidophilen Drüsen. Sie münden durch einen langen, dünnen Hals im gleichen Gebiete wie die acidophilen Drüsen aus. Sie sind noch spärlicher verbreitet als bei jungen Anomien und nicht auf jedem Querschnitt anzutreffen.

Bei erwachsenen Anomien ist die Höhle sehr weit und außerordentlich reich gefaltet (Fig. 63). Die Falten sind schmäler als bei

jungen Tieren; im Durchschnitt von 15 μ Dicke. Das sie bekleidende Epithel ist sehr niedrig, plattenförmig (Fig. 61). Zwischen den beiden Epithellagen findet sich nur eine dünne Schicht weitmaschigen Bindegewebes. Von der Fläche gesehen (Fig. 62) zeigen die Epithelzellen im obern Teile der Falten polygonale, im untern langrechteckige Umrisse. Das ganze die Falten überziehende Epithel trägt Wimpern, die sehr kurz sind, nur 1—2 μ , die aber nie und an keiner Stelle fehlen! Bei der Untersuchung lebender Tiere erwiesen sie sich als beweglich.

In diesen Falten liegen nun Drüsenzellen und zwar acidophile und basophile, die aber beide leicht der Beobachtung entgehen können. Sie schließen sich in ihrer Verteilung gegenseitig aus. Die acidophilen sind um so zahlreicher vorhanden, je jünger die untersuchten Tiere sind. Für junge Anomien habe ich sie bereits beschrieben; bei ältern, mit verkalktem Byssus versehenen Tieren finden sie sich nur noch in den untern Enden der Falten und auch dort nur in geringer Zahl, so daß sie auf einem Querschnitt durch die Höhle nicht in jeder Falte anzutreffen sind. Bei großen, alten Exemplaren fehlen sie fast vollständig. Sie sind langgestreckt, schmal kolbenförmig und münden zwischen den Epithelzellen der Falten, besonders an ihrer freien, untern Kante aus. Ihr Inhalt ist feinkörnig, viel feiner als derjenige der Höhlenranddrüsen.

Während diese acidophilen Faltdrüsen bei jungen Anomien also viel zahlreicher vorhanden sind, fehlen die folgenden, bei erwachsenen Tieren in großer Zahl vorhandenen basophilen Faltdrüsen (Fig. 61, 62) den jungen Anomien vollständig. Sie sind kleine Zellen, die auf der ganzen Oberfläche der Falten ziemlich gleichmäßig verteilt ausmünden. Auf Schnitten sind sie nicht leicht zu beobachten, am besten werden sie auf der Flächenansicht isolierter Falten erkannt (Fig. 62). Sie sind sackförmig, viel kleiner als die Faltenepithelzellen und liegen diesen von unten an. Ihr Kern ruht stets im Grunde der Zelle; über ihm ist der Zellinhalt fein granuliert, weiter oben wird er grobkörniger und dichter. In dem obern erweiterten Teile dieser Drüsenzellen steckt das Secret wie ein Pfropf in dem Halse einer Flasche. Es färbt sich mit Thionin intensiv rotviolett.

Über den Ursprung des Kalkes und die ihn liefernden Elemente sind noch nie sichere Angaben gemacht worden. Auf die Ansicht CARRIÈRE's (s. S. 516) brauche ich nicht mehr zurückzukommen. — Betrachtet man die flach ausgebreitete Höhlenwand von ihrer

untern, dem Byssus anliegenden Seite, so findet man schon bei Lupenbetrachtung kleine, spitz auslaufende oder keulig aufgetriebene Höckerchen, welche in die Poren des Byssus hineinreichen (Fig. 14, 15). Sie finden sich nur im Bereiche des wimperlosen Epithels, das, wie schon erwähnt, aus zweierlei Elementen besteht, in der Mehrzahl aus kubischen Zellen mit krümeligem, acidophilem Inhalt und ferner aus ähnlichen Zellen, die aber mit rundlichen, grünlich aussehenden Körnchen (*K. z.*, Fig. 15) ganz erfüllt sind, so daß ihre Oberfläche häufig über die der andern Epithelzellen hervorgewölbt erscheint. Die Körner verhalten sich Farbstoffen gegenüber ablehnend. In den Enden der Epithelzapfen finden sich letztere Zellen meist dicht zusammengelagert, im übrigen Teile des wimperlosen Epithels nur sehr spärlich verteilt. Behandelt man solche Gewebszapfen unter dem Deckglase mit verdünnter Salzsäure, so entwickeln sich lebhaft Gasbläschen. Die Körner verlieren ihre grünliche Farbe, behalten aber ihre Form bei und lassen sich nun etwas färben. Das entweichende Gas ist Kohlensäure, der Kalk ist an ein Albuminat gebunden, das in der Gestalt der Körner zurückbleibt und sich färben läßt. Es ist nicht daran zu zweifeln, daß diese in den Epithelzellen liegenden grünen Körnchen die kalkliefernden Elemente repräsentieren. — Die Falten der Höhle geben bei ähnlicher Behandlung mit Säure keine Gasentwicklung; die in ihnen liegenden Drüsenzellen liefern keinen Kalk. Dasselbe gilt für die in der „Ringmembran“ liegenden acidophilen Drüsen.

Es erübrigt noch auf den vordern Teil des Fußes, „den Fuß“ früherer Autoren, einzugehen, da dessen Epithel nach BARROIS (1885) ganz besondere, nur *Anomia* zukommende Verhältnisse aufweisen soll. Auf der Innenwand des Trichters münden große Mengen gewöhnlicher Mucindrüsen aus (Trichterdrüsen, *T. Dr.*, Fig. 63). In der Umgebung der seichten, mit der Höhle nicht mehr in Verbindung stehenden Rinne finden sich keine Drüsen. Sie fehlen auch auf der ganzen Oberfläche. — Das Epithel, welches den ganzen vordern Teil des Fußes bedeckt, ist ein vollkommen normales einschichtiges Wimperepithel, wie es sich bei allen andern Byssiferen auf der Oberfläche des Spinnfingers auch findet. BARROIS gibt dagegen an (p. 23): „Le revêtement externe . . . est formé d'une épaisseur considérable de grandes cellules polygonales, pourvues d'un énorme noyau très granuleux, qui se colore avec intensité par le carmin. J'ai observé ces faits avec la plus grande netteté chez une dizaine au moins d'individus“ (!). So bestimmt diese Versicherung klingt, so ent-

schieden muß ich ihr widersprechen. Zahlreiche, junge und erwachsene, von mir in Schnittserien zerlegte Exemplare zeigten nie etwas anderes als ein ganz gewöhnliches, einschichtiges Epithel. Eine Beteiligung desselben an der Byssusbildung, wie es BARROIS zuläßt, ist vollkommen ausgeschlossen.

Über die weitere Ausbildung und die Verkalkung des Byssus.

Wie der noch unverkalkte Byssus junger Anomien zustande kommt, habe ich S. 522 ausgeführt und dabei auch gezeigt, daß er schichtweise im Umfange und in der Höhe zunimmt. Später geht die Vergrößerung noch ähnlich weiter, wird aber immer langsamer. Die Byssusplatte erfährt im ganzen Umfange ihres Randes eine andauernde Verbreiterung durch das Secret der nur hier ausmündenden acidophilen Höhlenranddrüsen, und die in den Falten liegenden acidophilen Faltendrüsen tragen, indem ihr Secret auch die Zwischenräume der von ihnen gebildeten Wurzellamellen ausfüllt, noch weiter zur Erhöhung des „Stammes“ bei. Allmählich nehmen aber die acidophilen Faltendrüsen immer mehr an Zahl ab und beschränken sich auf die Faltenenden. Dafür treten dann die basophilen Faltendrüsen auf und secernieren die Byssuslamellen. Es bestehen daher bei erwachsenen Anomien die Byssuslamellen aus basophilem Secret (*b. S.*, Fig. 61), während sie bei jungen aus acidophilem gebildet wurden (*B. l.*, Fig. 25). Dies ist auch der Grund dafür, warum sich auf Schliffen durch verkalkten Byssus die basophilen Wurzellamellen nicht bis auf den Boden der Byssusplatte verfolgen lassen.

In diesen mehrschichtigen Byssus dringen gleichzeitig mit den obigen Vorgängen von dem Epithel der Höhlenwand aus zapfenartige Vorsprünge ein und die in diesem Epithel liegenden „Kalkkörnerzellen“ beginnen die Verkalkung des Byssus herbeizuführen. Die Höhlungen, in welchen die Zapfen stecken und die sie sich gleichsam ausgefressen haben, werden durch das kalkhaltige Material schichtweise angefüllt (Fig. 14, 15). Die Zapfen müssen sich zurückziehen; der Rückzug läßt sich immer deutlich verfolgen (Fig. 14). Durch das Eindringen der Zapfen wird die ursprüngliche, regelmäßige Schichtung des Byssus gestört und allmählich vollständig verwischt.

Junge Tiere mit noch unverkalktem Byssus besitzen die Fähigkeit, ihren Byssus abzulösen, den Ort zu wechseln und sich mit

Hilfe eines neuen Byssus wieder anzuheften. Doch kommt ein Ortswechsel unter natürlichen Verhältnissen nur selten vor. Sobald die Verkalkung begonnen hat, wird der vorhandene Byssus nicht mehr abgelöst, sondern bis zum Lebensende beibehalten. Darüber habe ich an umfangreichem Material Beobachtungen angestellt. Die Ablösung eines verkalkten Byssus erscheint auch ausgeschlossen, weil das Tier nicht mehr imstande ist, einen neuen Byssus zu bilden, da die ihm zunächst abscheidenden Drüsen eine Reduktion erfahren haben. Anomien, die ich möglichst schonend ihres Byssus beraubt hatte und mehr als 2 Monate im Aquarium lebend erhielt, bildeten in keinem einzigen Falle einen Byssus wieder. — Mit ihrem Byssus vom Untergrunde abgesprengte Tiere konnten sich durch randliche Vergrößerung der Byssusplatte wieder etwas anheften, aber nur dann, wenn die Platte dem neuen Untergrunde dicht auflag. War dies nicht der Fall, wurden z. B. Anomien mit gewölbten Unterschalen auf einen ebenen Boden gelegt, so konnte sich das Tier nicht mehr festheften. Bei solchen Tieren kann aber beobachtet werden, daß der Unterschale längs des Byssusausschnitts ein Kragen aus Schalensubstanz aufgesetzt wird; in einigen Fällen reichte er bis zum Boden, eine dünnwandige Röhre bildend; er scheint die Aufgabe zu haben, die Öffnung unzugänglich zu machen. — Diese Unfähigkeit der Wiederanheftung spricht auch für die dauernd festsitzende Lebensweise.

Anhang.

Aenigma aenigmatica CHEMN.

Der Byssusapparat dieser tropischen *Anomia*-Art ist kürzlich von BOURNE untersucht worden. Der Byssus ist nicht verkalkt; eine eingehendere Beschreibung desselben fehlt leider. — Der „Fuß“ entbehrt des Trichters; er endet zugespitzt und trägt einen kleinen schmalen Tentakel. — Die Muskulatur ist wohl nicht zutreffend bezeichnet worden. Es soll nämlich ein vorderer und ein hinterer Fußretractor und nur ein Byssusmuskel vorhanden sein und außerdem soll dieser Byssusmuskel dem rechten und dem linken Byssusretractor symmetrischer Lamellibranchiaten entsprechen (vgl. dagegen *Anomia* S. 518—521).

Die Höhle enthält über 20 Falten (lamellae). „These lamellae form the byssus gland“. Die Byssuslamellen werden „secreted by the epithelial cells (?) covering the ridges of the byssus gland“. Die äußern Enden der Byssuslamellen sind zu einer Platte vereinigt, welche „increases in thickness by the addition of material secreted by the large glandular cells

on the edges of the laminae“. Die Falten sollen nicht überall bewimpert sein: die Wimpern sind „present, where the secretory activity is in abeyance, but absent, where it is still in progress“. Außerdem hält BOURNE die Wimpern für unbeweglich und an dem Festhalten des Byssus für beteiligt.

Mucinröden finden sich im „Fuß“ und in den Lippen der Byssushöhle. Sie dringen nie in die Falten ein und es ist unmöglich, sie mit den Byssusdrüsen zu verwechseln. Letztere „break up“ bei der Secretion; es finden sich „no definite ducts“.

VI. *Mytilidae*.

In dieser Familie hat der Byssusapparat seine feinste Gliederung erfahren. *Mytilus* steht an höchster Stelle, es folgt *Modiola* und dann *Lithophagus*. *Modiolaria* steht weiter ab und zeigt besondere Verhältnisse. Der Bau ihrer Byssushöhle und die Topographie ihrer Höhlendröden zeigt auffallende Ähnlichkeit mit den bei Arciden, insbesondere bei *Arca barbata* L. beschriebenen Zuständen.

Zur Morphologie des Mytilidenfußes.

Der Byssusapparat zeigt bei allen Mytiliden eine scharfe Söderung in einen vordern und einen hintern Abschnitt, die sich zwar schon in andern Familien angedeutet, aber erst hier deutlich ausgeprägt findet. Der hintere Abschnitt dient als Träger des Byssus, der vordere als „Spinnfinger“. Beide Teile gehören dem Fuße an (Textfig. M, O—Q).

Die morphologische Bedeutung des Spinnfingers ist auch von neuern Autoren mißverstanden worden. Aus dem Verhalten der Muskulatur und auch durch Vergleiche mit andern byssiferen Muscheln (s. Vergl. Teil) ergibt sich nämlich, daß der Spinnfinger der Mytiliden nicht vollständig dem als Fuß bezeichneten Körperteile anderer Lamellibranchiaten entspricht und daher nicht, wie es TULLBERG, CATTIE, LIST (1902) u. A. tun, als Fuß bezeichnet werden darf, sondern daß er nur einen Teil desselben darstellt. Seine Deutung findet sich nirgends klar ausgedrückt; alle die vielen Namen, welche ihm beigelegt wurden, lassen eine solche vermissen. Sie nehmen entweder nur auf seine Gestalt oder auf seine Verwendung Rücksicht. So bezeichnet ihm einerseits POLI als „ligula“, A. MÜLLER als „zungenförmigen Muskel“, BARROIS als „muscle linguiforme“ und BOUTAN als „languette pédieuse“, andererseits RÉAUMUR als „filière“ und CARRIÈRE als „Spinnfinger“. Letztere Bezeichnung habe ich, wo es nur auf seine Gestalt und Funktion ankommt, beibehalten. Der

Dentung, die ihm CARRIÈRE (p. 62, Anm.) gibt, stimme ich jedoch damit nicht bei: „Ich gebrauche diesen Ausdruck für den Fuss, wenn er so frei vom Körper absteht, wie bei *Mytilus*.“

In morphologischer Beziehung und mit besonderer Berücksichtigung der nur ihm zukommenden Muskeln schlage ich die Bezeichnung Vorderfuß (Propodium) vor.

1. *Mytilus galloprovincialis* LAM. und *Mytilus edulis* L.

Sie zeigen so unbedeutende Verschiedenheiten, daß sie gemeinsam beschrieben werden können.

Der Vorderfuß ist langgestreckt, dorsoventral abgeplattet und vorn zugespitzt, also zungenähnlich (Textfig. M). Seine Spitze ist löffelförmig gewölbt; sie entspricht dem Trichter anderer Formen. Auf seiner Unterseite verläuft eine Rinne, die vorn mit einer queren Spalte beginnt und hinten in die Byssushöhle ausläuft. Die Querspalte führt in eine Grube, in der sich schon mit einer guten Lupe eine größere Anzahl rundlicher, in einer Reihe angeordneter Öffnungen beobachten läßt. A. MÜLLER, der sie zum erstenmal angibt, zählte 7 Öffnungen; diese Zahl ist aber nicht konstant, öfter habe ich mehr Öffnungen gesehen. Sie führen in enge Kanäle, welche in gewundenem Verlaufe nach hinten ziehen und verschiedene Länge aufweisen. Die längsten reichen etwa bis zur Mitte des Spinnfingers.

Das Vorhandensein der 7 Öffnungen A. MÜLLER's ist von spätern Untersuchern nicht bestätigt worden. CARRIÈRE sah wohl die „Schläuche“, aber nicht ihre Öffnungen, ebenso TULLBERG (p. 1 und 6): „Es dürfte unmöglich sein, die Mündungen der obigen Schläuche . . . mit Lupe zu rechnen.“

Die Byssusrinne, welche den ganzen Vorderfuß gleichartig durchsetzt, wird durch seitliche Vorsprünge in einen äußern und einen innern Teil gesondert. Der innere Teil ist erweitert, von rundlichem Querschnitte, zeigt aber meist Einbuchtungen (Fig. 67, 69), die Kontraktionserscheinungen sind. Gegen die Byssushöhle wölben sich die Lippen der Rinne empor und bilden eine Byssusscheide, die, wie allgemein bei den Mytiliden, nicht stark entwickelt ist, der aber doch, wie ich zeigen werde, eine große Bedeutung zukommt.

Die Rinne fällt steil in die Höhle hinab. Die Höhle ist sehr umfangreich und erstreckt sich weit nach oben und hinten. Auf Frontalschnitten zeigt sie ovale Umrisse (Fig. 69). Gegen ihren Ausgang zu verengert sie sich trichterförmig (Textfig. M, Fig. 71). Sie wird durch sehr zahlreiche, dünne Falten in schmale Fächer geteilt. Die

Anordnung der Falten ergibt sich aus Fig. 69, 70 und 71; im wesentlichen stehen sie in der Längsrichtung des Fußes und konvergieren gegen die Höhlenöffnung. Im untersten Teile der Höhle lösen sie sich von deren Wand ab und hängen frei in die Byssus-scheide hinein. Letztere zeigt runden Querschnitt und ist viel enger als die Höhle (Fig. 68).

Die Zahl der Falten nimmt mit dem Alter der Tiere zu. Bei ausgewachsenen Exemplaren schwankt sie zwischen 40 und 70. Die mittlern Falten sind die größten und ältesten.

Muskulatur (Textfig. M). Die hochdifferenzierte Ausbildung des Apparats zeigt sich auch in seiner Muskulatur. Wie bei andern symmetrischen Byssiferen finden sich paarige vordere und hintere Fußretractoren. Während aber die vordern Retractoren (*r. b. a.*), die sich bei dem vordern, schwachen Adductor (*A. a.*) inserieren, nur einfache Muskelbündel darstellen, sind die hintern in zahlreiche Bündel

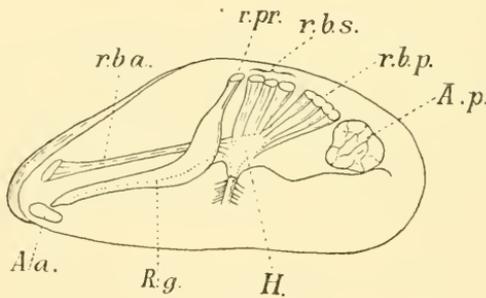


Fig. M.

Mytilus edulis L. Nat. Größe.

gespalten, die auf der Schale getrennte Muskeleindrücke hervor-rufen, welche vor denen des hintern kräftigen Adductors liegen. Die einzelnen Muskelbündel lassen sich bis zur Byssushöhle getrennt verfolgen und bilden jederseits 2, meist aus je 3 Bündeln bestehende Gruppen, von denen die eine von hinten, die andere von oben an die Höhle ansetzt. Sie dienen zur Befestigung des Tieres am Byssus, stellen also Byssusmuskeln dar und zwar kann die hintere Gruppe als *Musculus byssus posterior* (*r. b. p.*), die obere als *Musculus byssus superior* (*r. b. s.*) zusammengefaßt werden, eine Unterscheidung, die für *Mytilus* vielleicht überflüssig erscheinen mag, aber durch die bei *Modiolaria* (s. S. 553) noch weiter fortgeschrittene Trennung doch gerechtfertigt wird. Beide Gruppen zusammen sind, worauf nochmals hin-

gewiesen sein soll, den *Retractoires pedis posteriores* anderer Lamellibranchiaten homolog.

Die *Retractoires pedis anteriores*, die von vorn an die Höhle herantreten, dienen auch nur als Byssusmuskeln (*Musculus byssus anterior*). Zu diesen Muskeln kommt noch, wie schon angedeutet, ein nur bei Mytiliden ausgebildetes Muskelpaar (*r. pp'*), das ausschließlich dem Propodium angehört und im Zusammenhang mit einer von ihm übernommenen wichtigen Rolle bei der Byssusbildung entstanden ist. Bei *Mytilus* ist es am mächtigsten ausgebildet; bei den andern Mytiliden findet es sich auf verschiedenen Stufen geringerer Entwicklung. Es ist als *Musculus propedis* zu bezeichnen. Sein Verlauf ist aus Textfig. M zu ersehen.

Der Ausbildung dieses Muskels ist vor allem die große, allseitige Beweglichkeit des Spinnfingers zuzuschreiben, die auch dadurch erleichtert wird, daß derselbe nur durch wenige Muskelfasern mit der äußern Wand der Byssushöhle und Byssusscheide verbunden ist.

Die von mir gegebene Auffassung der Muskelverhältnisse weicht von allen seitherigen mehr oder weniger ab. Die wichtigsten habe ich in folgender Übersicht vergleichbar angeordnet:

SABATIER (1877)	Musc. rétract. antér. du pied	Muscles du byssus	Musc. rétract. post. du pied
PURDIE (1887)	anterior retractors of the byssus	middle and posterior retractors of the byssus	retractors of the foot
KELLOGG (1892)	anterior foot- (byssus-) retractors	byssus muscles	posterior foot- retractors
LIST (1900)	vordere Byssus- retractoren	hintere Byssus- retractoren	Fußretractoren
SEYDEL	Retractoires pedis (byssus) anteriores	Retractoires pedis (byssus) posteriores	Retractoires propedis

Aus der Zusammenstellung geht vor allem hervor, daß die Beziehungen zwischen Fuß- und Byssusapparat seither nicht richtig erkannt und ausgedrückt wurden. Ausnahmslos wird nur der Vorderfuß als „Fuß“ und seine Muskeln als „Fuß“-Retractoren anerkannt und den nicht in den „Fuß“ gehenden Byssusmuskeln gegenübergestellt. LIST (1902) spricht dies sehr deutlich aus (p. 166): „Auch hier (*Lithophagus*) stehen die Byssusretractoren in keiner Beziehung zum Fuß.“

Drüsen. 1. Auf der Oberfläche des Spinnfingers, am zahlreichsten auf der Rinnenseite, finden sich gewöhnliche Mucindrüsen (*p. M*, Fig. 65—67). Sie liegen auch in der Wand des äußern Teiles der Rinne. Im Trichter sind sie in dichter Lage vorhanden; die Trichterdrüsen von *Mytilus* weichen also nicht, wie bei manchen andern Formen (*Lima*, *Pecten* usw.), von den peripheren Mucindrüsen ab.

2. Außerdem münden auf der Oberfläche des Spinnfingers und zwar im wesentlichen nur auf einer Dorsalseite Drüsenzellen aus von ähnlicher Gestalt wie die eben erwähnten Mucindrüsen, deren Granula sich aber acidophil verhalten. Da sich das acidophile Secret neben dem basophilen bis auf die Oberfläche des Fußes verfolgen läßt, so wird es sich nicht um Secretionsstadien der peripheren Mucindrüsen handeln, sondern um eine besondere Drüsenart. Hierfür sprechen auch die Befunde bei andern Mytiliden.

Im Innern des Spinnfingers zieht der Rinne entlang ein mächtiger Drüsenkomplex, der aus färberisch sich verschieden verhaltenden Drüsengruppen zusammengesetzt ist. Es ist schon des öftern darüber gestritten worden, ob es sich hierbei um verschiedene Drüsenarten (TULLBERG's grüne und weiße Drüse) oder nur um eine Drüse handle, deren Teile sich auf verschiedenen Secretionsstadien befinden (BARROIS, CARRIÈRE, CATTIE). Da die sich färberisch verschieden verhaltenden Drüsen auch stets eine ganz bestimmte Lage und Ausmündungsstelle haben, so sollen sie im Folgenden getrennt beschrieben werden.

3. Den innern, erweiterten Teil der Rinne umgebend und in diesen einmündend, finden sich große Drüsenhaufen, die durch T.-Tr. rot gefärbt werden und durch diese Färbung von den andern sie umgebenden und durchsetzenden Drüsen leicht und scharf unterschieden werden können. Sie entsprechen den weißen Drüsen TULLBERG's (*f. a. R*, Fig. 67). Sie setzen sich auch auf die Höhle fort und umziehen diese vollständig; finden sie sich auch noch hinter ihr in dichter Lage, was bei den homologen Drüsen anderer Byssiferen nicht der Fall zu sein pflegte. Über der Höhle finden sie sich nur in geringer Zahl. Sie münden in die Winkel ein, welche die Falten mit der Höhlenwand bilden und sollen als acidophile Höhlenwanddrüsen (*a. H*, Fig. 68—71) bezeichnet werden. Ihre Verbreitung und ihr Einmünden in die Fächer wird am besten auf Frontalschnitten (Fig. 69) erkannt. Querschnitte durch die Höhle geben kein anschauliches Bild von ihrer Beteiligung an der Byssus-

bildung (Fig. 71, vgl. hierzu Fig. 69); dies bestätigen auch die Irrtümer früherer Autoren.

Die Höhlenwanddrüsen reichen bis in die Byssusscheide herab und finden sich in deren Wand im ganzen Umfange (Fig. 68), eine Verteilung, die für die Form des Byssus von Bedeutung ist.

Alle diese in die Rinne, in die Fächer der Höhle und auf der Innenwand der Byssusscheide ausmündenden Drüsenzellen sind von birnförmiger Gestalt und besitzen lange, dünne Ausführgänge, die an secretleeren Zellen deutlich beobachtet werden können. Der Kern ist relativ groß, kuglig und mit einem großen Nucleolus versehen. Ihr Inhalt ist körnig; die Granula färben sich mit Orange G-Hämatoxylin bräunlich, nie rein gelb. Die Höhlenwanddrüsen sind etwas feinkörniger und weniger acidophil als die Rinnendrüsen.

4. Im vordern Teile der Rinne, in der Umgebung der Querspalte und von hier aus längs der Kanäle hinziehend und mit diesen zwischen die zuvor beschriebenen Rinnendrüsen eindringend, finden sich schon in frischem Zustande anders erscheinende Drüsen, die im Folgenden als Kanaldrüsen bezeichnet werden sollen (*K. Dr.*, Fig. 66, 67). Sie münden in die Kanäle und in die unter der Querspalte befindliche Grube ein. Durch ihr färberisches Verhalten lassen sie sich gut von den unter (3) genannten Rinnendrüsen abgrenzen: mit Orange G-Hämatoxylin färben sich ihre Granula, die außerdem stets größer als die der Rinnendrüsen (3) sind, glänzend goldgelb und mit T.-Tr. nicht rot, sondern (durch die Pikrinsäure) ebenfalls gelb. Auch ihr Kern ist größer und mit größerem Nucleolus versehen.

5. Ähnliche grobkörnige und mit T.-Tr. sich gelb färbende Granula enthaltende Drüsen ziehen auch von der Rinnengrube aus in dünner Schicht längs der Rinne hin, nach außen von den mit T.-Tr. rot gefärbten Rinnendrüsen gelegen. Sie bilden zusammen mit den Kanaldrüsen TULLBERG'S grünlliche Drüse. Durch ihre Anwesenheit verliert die acidophile Rinnendrüse (3) ihren einheitlichen Charakter und es ist an ihr ein innerer, feinkörniger und ein oberflächlich gelegener, grobkörniger Teil zu unterscheiden. Die grobkörnige acidophile Rinnendrüse (*gr. a. R.*, Fig. 67), nimmt gegen die Höhle zu an Umfang ab und hört vor ihr auf. Sie mündet im Gegensatz zu der feinkörnigen acidophilen Rinnendrüse (3) nur auf einem kleinen Bezirk in den innern Teil der Rinne ein.

6. In den dünnen Falten der Byssushöhle liegen spärlich verteilt

Drüsenzellen von langgestreckter Gestalt, die zwischen den Epithelzellen der Falten in die Fächer ausmünden (Fig. 24, 69). Sie sind kleiner als die acidophilen Höhlenwanddrüsen und noch feinkörniger. Mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin lassen sich ihre kleinen Granula scharf darstellen. Mit Orange G-Hämatoxylin zeigen sie in der Regel einen bräunlichen Farbenton, mit T.-Tr. werden sie rosenrot gefärbt. Nach ihrer Lage sollen sie als Faltenröhren bezeichnet werden. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß sie nur eine Modifikation der acidophilen Höhlenwanddrüsen darstellen.

7. Bei Färbung mit Orange G-Hämatoxylin sieht man ferner zerstreut zwischen den hinter der Höhle gelegenen gelben Drüsenmassen auch blaugefärbte Zellen. Es gelang mir festzustellen, daß letztere mit ihrem langen, dünnen Hals den hintern Winkeln der Byssusfächer zustreben und in diese ihr Secret ergießen (b. H, Fig. 69—71). Dasselbe färbt sich mit Thionin rotviolett und läßt sich dadurch von dem der acidophilen Höhlenwanddrüsen scharf trennen. Ohne Zweifel hat man es hier mit den auch andern Byssiferen zukommenden basophilen Höhlendrüsen zu tun. Im Vergleiche mit den zuvor beschriebenen Arten sind sie aber sehr spärlich vorhanden. In der Hauptsache liegen sie hinter der Byssushöhle, dehnen sich aber auch noch auf die Decke der Höhle aus. — Bei jungen Tieren schienen sie mir besser entwickelt zu sein. — Bei *Mytilus galloprovincialis* sind sie zahlreicher vorhanden als bei *Mytilus edulis*. — Über ihr Vorhandensein finden sich in der Literatur keine Angaben.

8. Endlich sind noch 2 kleine Drüsenbänder zu erwähnen, die außerhalb der grobkörnigen acidophilen Rinnendrüsen liegen und die basophiles Verhalten zeigen (b. R, Fig. 67, 69). Sie münden vor allem auf den beiden Vorsprüngen aus, welche den innern Teil der Rinne von dem äußern trennen und welche während des Verschlusses der Rinne bei einer Fadenbildung aufeinandergelegt werden. Ihr Secret fließt nicht in den innern Teil der Rinne, sondern es hat die Aufgabe, die miteinander in Berührung kommenden Partien der Rinnenseitenwände zu schützen. Es gibt mit Thionin Schleimfärbung. Von den unter (1) genannten, teilweise auch in den äußern Teil der Rinne einmündenden Drüsen weichen sie durch ihre Lage und ihr engbegrenztes Ausmündungsgebiet ab. Auch in der Struktur finden sich kleine Unterschiede.

Historisches. Schon RÉAUMUR (1730) fand die Höhle umgeben „de diverses parties glandulaires“. — Auch CUVIER (1805) erwähnt Drüsen im Fuß. — A. MÜLLER (1837) betrachtet die 7 Öffnungen im

Grunde der Querspalte als die Öffnungen der Ausführungsgänge der im „zungenförmigen Muskel“ liegenden „glandula byssipara“. — TULLBERG (1877) hat die Drüsen eingehender untersucht und kam zur Unterscheidung einer grünen und weißen Drüse. „Doch“, schreibt er, „findet sich keine recht starke Grenze, weil da, wo sie zusammenstossen, weisse und grünliche Theilchen unter einander gemischt sind.“ In den Falten der Höhle beobachtete er „drüsenartige Bildungen“, konnte aber ihre Mündungen nicht finden. — Nach CARRIÈRE (1882) stellen die grünen und weißen Drüsen TULLBERG's nur Secretionsstadien einer einzigen Drüse dar. Die Falten-drüsen erwähnt er nicht. In der Umgebung der Höhle sollen die Drüsen „ihrer grösseren Masse nach ventral von der Höhle, nur vereinzelt lateral oder dorsal derselben“ liegen „und begleiten . . ., dieselbe nicht bis zu ihrem Ende, wie es nach TULLBERG's Zeichnung den Anschein hat. Ein Eimmünden derselben in die Byssusfächer konnte ich nicht wahrnehmen“ (!). — BARROIS (1885) findet den ganzen untern Teil der Byssushöhle von Drüsen umgeben und betrachtet dieselben als Fortsetzungen der Rinnendrüsen; aber wie CARRIÈRE hat er sie nicht in die Fächer ausmünden sehen. Außerdem gibt er zwischen den Byssusmuskeln liegende Drüsen an, die er in die Fächer ausmünden sah. — CATTIE (1886) bestätigt die Ansicht von CARRIÈRE, daß die grünen und weißen Drüsen „*son't de la même nature*“. Nur die in der Fußspitze gelegenen, von CARRIÈRE für „Schleimdrüsen“ gehaltenen Drüsenzellen unterscheidet er von den vorigen.

Epithelverhältnisse. Die ganze Oberfläche des Spinnfingers und der Byssusscheide trägt einfaches Wimperepithel. Zwischen den Wimpern ragen längere, steife Sinnesborsten hervor, am häufigsten in der Fußspitze.

Auch der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches Wimperepithel; im innern erweiterten Teile finden sich dagegen abweichende Verhältnisse (Fig. 73). Die Zellkörper lassen sich nicht mehr deutlich voneinander abgrenzen; ihre ovalen Kerne sind mehr oder weniger in die Tiefe gerückt, sie liegen nicht regelmäßig in einer Reihe angeordnet. Die Zellen sind hoch und schmal und durch Intercellularen voneinander getrennt. Sie tragen lange, kräftige Wimpern, die in pinselförmigen Gruppen, von denen jede einer Zelle angehört, zusammenstehen und sich von ziemlich groben Basalkörperchen erheben. Eine Basalmembran findet sich nicht ausgeprägt. Das Zellplasma ist deutlich längsfasrig. — Diese Veränderungen stehen ohne Zweifel im Zusammenhange mit den zahlreichen zwischen diesen Epithelzellen sich hindurchdrängenden Drüsenausführungsgängen und der auf ihrer Oberfläche erfolgenden Byssusbildung. — Ähnlich modifiziertes Epithel findet sich auch in den Winkeln der Fächer der Höhle (Fig. 72), in welche ähnliche Drüsen ausmünden.

Auf der ganzen Oberfläche der Höhlenfalten (Fig. 24) findet sich wimpertragendes Epithel. Die Wimpern sind sehr kurz (1—2 μ), lassen sich aber an lebendem Material durch ihre Bewegung sicher erkennen. Sie sitzen sehr feinen Basalkörperchen auf, die sich mit HEIDENHAIN'S Eisenhämatoxylin deutlich darstellen lassen. Die Epithelzellen selbst sind groß, plattenförmig und zeigen von der Fläche betrachtet unregelmäßig wellig gebogene Umrisse (Fig. 74).

Die Kanäle, welche in die unter der Querspalte liegende Grube einmünden, sind einfache Epithelschläuche und bestehen aus großen, flimmertragenden Zellen (Fig. 21). Die Flimmern sind lang und sehr zart. Häufig sind sie durch das die Kanäle anfüllende Secret verdeckt, fehlen aber nie.

Alle Wimpern des Byssusapparats, auch die im innern Teile der Rinne, in den Winkeln der Fächer und in den Kanälen flimmern; es läßt sich dies auf Schnitten durch lebendes Material leicht feststellen und damit die Ansicht, daß es sich um Secretfäden oder cuticulare Fäserchen handeln könnte, widerlegen.

TULLBERG (1877), der als Erster den Byssusapparat von *Mytilus edulis* histologisch untersuchte, behauptet, in der Höhle und in der Rinne, nur nicht in den Kanälen, Flimmerepithel gesehen zu haben. — CARRIÈRE (1882) bezweifelt aber seine Befunde und stellt fest, daß „bei genauer Betrachtung die vermeintlichen Cilien feine Streifen in der Lamelle“ sind. — Auch nach BARROIS (1885) fehlen Wimpern in der Rinne und auf den Falten. — CATTIE (1886) konnte nur in der Rinne, aber nicht in den Kanälen und nicht auf den Wänden und Falten der Byssushöhle die Wimpern wiederfinden. — Auch nach den neuesten Untersuchungen von BOUTAN (1895) sollte es sich nicht um Wimpern, sondern um Secretstäbchen handeln.

Der Byssus von *Mytilus* zeigt am ausgeprägtesten die von A. MÜLLER als Faden, Stamm, Rinde und Wurzel benannten und von ihm zu einer Systematik der mannigfaltigen Byssusgebilde benutzten Teile.

Die Fäden sind ziemlich grob, von rundlichem Querschnitt, seltner abgeplattet. Vorn laufen sie in eine große Haftplatte aus. Nach hinten werden sie dicker und tragen Querrunzeln. Sie stehen mit den Rindenschichten (Fig. 17 und Textfig. N), welche den Stamm konzentrisch umgeben, in Zusammenhang und lassen sich mit diesen abheben. Dabei ergibt sich, daß die Rindenschichten röhren- oder trichterförmig ineinander stecken und daß sich jede Schicht oben in einen Kranz von Fasern spaltet. Die Fasern liegen in den Fächern der Byssushöhle in bestimmter Weise in

Lamellen zusammen; die Wurzel des Stammes ist, wie A. MÜLLER sich ausgedrückt hat, lamellös. Auf Stammquerschnitten (Textfig. N) erscheinen die Lamellen innerhalb der als konzentrische Ringe sich darstellenden Rindenschichten als gekrümmte und an ihren Enden vielfach gewundene Linien, dicht zusammenliegend.

Die Wurzel des Stammes zeigt die Formen der Höhle und ist im Verhältnis zum Stamm sehr umfangreich (Fig. 17).

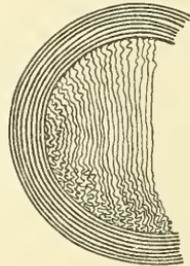
Schon A. MÜLLER hat diese Zusammensetzung des Stammes erkannt. Aber die von ihm allgemein zur Befestigung der „Byssusmaterie“ in der Höhle angenommene „Verbindungsmaterie“ konnte er „in den Lamellen ihrer Feinheit wegen nicht . . . unterscheiden, doch existiert sie ohne Zweifel auch hier“. Und in der Tat konnte ich auf dünnen, mit Thionin behandelten Stammquerschnitten zwischen den Lamellen kleine, aber durch ihre rotviolette Färbung wahrnehmbare Secretmengen erkennen, die der von A. MÜLLER gesuchten Verbindungsmaterie entsprechen dürften, wenn sie auch die ihr zugeschriebene Aufgabe nicht erfüllen.

Fig. N.

Mytilus galloprovincialis LAM.

Teil eines Querschnitts durch einen Byssusstamm.

Vergr.



Bildung des Byssus. Bei der Bildung eines Fadens werden die beiden Vorsprünge, welche den innern weitem Teil der Rinne von dem äußern trennen, aneinander gelegt, so daß der Rinnengrund zu einer Röhre abgeschlossen wird. In diese ergießen die acidophilen Rinnendrüsen ihr Secret und zwar sowohl die grobkörnigen als auch die feinkörnigen. Beider Secret fließt zur Bildung des Fadens zusammen, und ich habe vergebens versucht, festzustellen, in welchem Verhältnis die beiden Secrete an der Bildung des Fadens beteiligt sind, ob etwa, wie TULLBERG vermutete, das Secret der grobkörnigen („grünen“) Drüsen „den Faden und den nächsten Teil des Stammes, der außerhalb der Byssushöhle liegt, mit einer äußerst dünnen Hülle, die vielleicht fester ist und äußern Einflüssen besser widersteht, überzieht“. Auf jeden Fall erhält der Stamm keinen solchen Überzug, und das von TULLBERG beobachtete und zur Erhärtung seiner

Ansicht herangezogene, verschiedene färberische Verhalten der Fadenoberfläche und des Fadeninnern findet sich ähnlich bei andern Byssiferen und an allen mit dem Seewasser in Berührung gewesenen Byssusteilen und ist nur eine Wirkung desselben, worauf ich schon bei *Arca* hinwies.

Die Haftplatte der Fäden wird nur aus dem Secret der in die Grube und in die von ihr ausgehenden Kanäle einmündenden, grobkörnigen Kanaldrüsen (Fig. 21) gebildet. Aus den Kanälen wird es durch Wimperschlag in die Grube befördert und dringt dann durch die Querspalte nach außen, wobei es durch den angelegten Spinnfinger, der nach BOUTAN wie ein Sigelstock wirkt, zu der Haftplatte geformt wird.

Die Wurzel der Fäden besteht aus einem untern röhrenförmigen und einem obern in Fasern gespaltenen Teile. Ersterer wird in der Byssusscheide von den im ganzen Umfange ihrer Innenwand ausmündenden acidophilen Höhlendrüsen abgeschieden (Fig. 68). Die Fasern werden in der Höhle gebildet und zwar in den Winkeln der Fächer (Fig. 72) aus dem Secret der die ganze Höhle umgebenden acidophilen Höhlenwanddrüsen.

Der Faden und seine Wurzel werden gleichzeitig gebildet und stellen ein einheitliches Gebilde dar. Lange Zeit wurden die Fäden und der Stamm als gesonderte Bildungen angesehen, und man wollte sogar beobachtet haben, daß die Fäden durch eine besondere Manipulation des Fußes an den Stamm angeklebt würden. Dies ist nicht der Fall, sondern der Stamm kommt durch einfache Übereinanderlagerung der Wurzelteile der einzelnen Fäden zustande. Die in den Winkeln der Fächer gebildeten Wurzelfasern legen sich, ganz ähnlich wie bei *Pecten*, aneinander und bilden in jedem Fach eine Wurzellamelle, und die in der Byssusscheide gebildeten, röhrenförmigen Wurzelteile, die Rindenschichten, umschneiden sich. Da die in den Fächern steckenden Wurzellamellen viel breiter sind als der Ausgang der Höhle, so werden sie beim Heraustreten aus den Fächern in die Byssusscheide gefaltet. Auf diese Faltung der umrindeten Wurzellamellen (Textfig. N) ist schon früher hingewiesen worden (S. 539).

Das Längenwachstum des Stammes kommt durch Übereinanderlagerung der einzelnen Fadenwurzeln zustande; bei jeder Secretion eines Fadens wird der Stamm um ein kleines Stück weiter aus der Höhle herausgeschoben. — Seine Dicke ist durch die Weite der Byssusscheide bedingt; junge *Mytilus* besitzen einen schlanken, erwachsene einen dickern Stamm.

Es muß noch auf die Verwendung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen und der acidophilen Faltendrüsen eingegangen werden. Letztere hält BOUTAN für die eigentlichen Byssusdrüsen und glaubt, daß sie nicht nur das Secret der Wurzellamellen, sondern auch noch die Hauptmenge des die Fäden bildenden Secrets liefern! Darin hat er sich gründlich getäuscht. Die Faltendrüsen sind klein und spärlich verteilt; das wenige Secret, das sie zu liefern imstande sind, wird den Byssuslamellen aufgelagert und fließt auch in die Zwischenräume der Lamellen, aber in so unbedeutender Menge, daß es am fertigen Byssus kaum erkannt werden kann. Auf jeden Fall spielt es im Gegensatz zu den Angaben von BOUTAN eine ganz untergeordnete Rolle.

Dasselbe gilt für das Secret der basophilen Höhlendrüsen von *Mytilus edulis*, welches in die hintern und obern Winkel der Fächer fließt und die Wurzellamellen teilweise mit einem sehr dünnen Belag überzieht. Er läßt sich nicht immer auf Schnitten durch die Höhle nachweisen.

Innerhalb des Stammes findet es sich in geringer Menge zwischen den gefalteten Wurzellamellen. Zu einem Zusammenhalte der Fadenwurzeln, wie bei *Pinna*, *Pecten* u. a. genügt es nicht mehr; es ist hierzu auch überflüssig geworden, da die Fäden durch die sich innig und vollständig umfassenden, untern, röhrenförmigen Teile der Wurzeln einen andern, viel festern Zusammenschluß erfahren haben.

Historisches. An *Mytilus* sind die ältesten Beobachtungen über die Byssusbildung gemacht worden.

Nach DE HEIDE (1683) wächst der Stamm „wie eine Pflanze“, während als Stoff für die Fäden „die klebrige Materie, welche aus der Oberfläche des zungenförmigen Muskels ausschwitzt“ angenommen wird. „Es ist auch nicht abgeschmackt zu sagen, dass die Fäden sich durch Anziehung von Theilchen aus dem Seewasser vergrößern.“ — RÉAUMUR (1730) betrachtet die Byssushöhle als „réservoir dans lequel s'assemble la liqueur qui forme ensuite des fils, car il est entouré de diverses parties glandulaires.“ Ein Teil des Secrets wird dem Stamm hinzugefügt, der übrige fließt in die Rinne und bildet die Fäden. — POLI (1625) tritt RÉAUMUR entgegen: „Idcirco capillamentum de quo agimus, in statu naturali et organica structura gaudere, et capillorum ritu congressere existimamus; ligulamque nihil aliud praestare posse contendimus, nisi fila indolis peculiaris ex coacto glutine compingere pro re nata, quibus per mirificana prorsus Naturae industriam, filorum organicorum defectui possit quodammodo suppleri.“ — A. MÜLLER (1837) hat die längs der Rinne hinziehende Byssusdrüse gesehen und glaubt, daß sie mit 7 Öffnungen zu Beginn derselben ausmünde. Er vermutet auch, daß die Höhlenwand eine Materie abscheide, welche die Byssusmaterie mit dem Körper verbinde.

Er hat bereits erkannt, daß der Stamm durch Vereinigung der Fadenwurzeln zustande kommt. — TULLBERG (1877) gibt die Bildung des Fadens aus Drüsen an, die überall in den innern Teil der Rinne ausmünden. Er fand auch, daß die Rindenschichten des Stammes gleichzeitig mit den Fäden gebildet werden und zwar aus dem Secret gleichartiger Drüsen. Dagegen gibt er an, daß die Wurzellamellen nur von den Faltdrüsen abgeschieden werden, unabhängig von den Rindenschichten, mit denen sie erst an ihrer Grenze zusammenfließen sollen. Die von MÜLLER vermutete Verbindungsmaterie und die sie abscheidenden basophilen Höhlendrüsen fand er wie alle spätern Untersucher nicht.

CARRIÈRE (1882) „steht mit TULLBERG in Widerspruch“, indem die Byssuslamellen von den Epithelzellen der Höhlenfalten abgesondert werden sollen. Ferner soll der Stamm nur dadurch zustande kommen, daß die Byssuslamellen beim Hineinwachsen in die enge Mündung der Höhle „sich falten und umeinanderlegen, um dieselbe passieren zu können“. — „Der Faden wird in der halbmondförmigen Rinne gebildet und da dieselbe bis zur Byssushöhle reicht, direkt mit seiner Basis an letztere angeklebt werden.“

CATTIE (1886) schreibt: „La présence de cellules glandulaires dans les lamelles de la cavité byssifère identiques à celles qui se trouvent groupées autour du sillon et en continuation directe avec les dernières, prouve que la racine, le tronc et les divers fils du byssus sont d'une même origine“; geht aber auf das Zustandekommen des Stammes nicht weiter ein. Auch verwirft er die Unterscheidung einer Verbindungs- und einer Byssusmaterie.

Nach BOUTAN (1895) werden die Wurzellamellen nur von den Faltdrüsen gebildet; sie vereinigen sich zu dem Stamm, der allein dem ganzen Byssus von *Arca tetragona* homolog sein soll. „Les seuls différences . . . sont l'allongement du byssus en hauteur et l'absence d'une surface adhésive à son extrémité.“ Die Faltdrüsen sollen aber nicht nur den Stamm, sondern, indem ihr Secret in die Rinne herausfließt, auch einen Teil der Fäden bilden! „Nous devons nous représenter le filament comme issue de la glande byssogène. La matière collante sécrétée a, été injectée dans l'intervalle des lamelles, au niveau du sillon et s'est renforcée à ce niveau de la sécrétion des glandes de la paroi du sillon. L'origine du filament byssal est la glande byssogène médiane; cependant il est certain que, dans l'intérieur du sillon, les matériaux fournis par la glande byssogène sont augmentés et complétés par la sécrétion des glandes unicellulaires qui débouchent dans l'épithélium du sillon.“

Über die Anordnung der Fäden am Stamme.

Da die Byssusfäden in der vor der Höhle liegenden Rinne gebildet werden, sollte man erwarten dürfen, daß sie alle der vordern Seite des Stammes ansitzen würden. Dies ist jedoch nur selten der Fall; in der Regel findet man, daß sie abwechselnd von den sich gegenüberliegenden vordern und hintern Seiten entspringen, also zweizeilige Anordnung aufweisen. Für diese zunächst überraschende

Erscheinung haben nur A. MÜLLER, CATTIE und BOUTAN eine Erklärung zu geben versucht. — MÜLLER vermutete „eine gewaltsame Umdrehung des Tieres um die Achse des Byssus“, und CATTIE schreibt gar: „Toutefois il arrive qu'une série de fils sont attachés à un côté et une autre série au côté opposé. Un examen minutieux (?) me montrait alors que l'animal, avant de filer la seconde série, avait tordu le tronc de byssus de 180° , évidemment à la suite des circonstances imprévues, p. e. séparation violente etc.“ Am Stamme lassen sich aber weder äußerlich, noch an den eingeschlossenen Wurzellamellen Zeichen einer Drehung nachweisen. Ich kann mir auch nicht vorstellen, wie die sich häufig folgenden Drehungen überhaupt hätten vor sich gehen sollen und dann immer regelmäßig um 180° . Es läßt sich im Aquarium leicht feststellen, daß einem Stamme, der einerseits mit seiner Wurzel in den Fächern der Höhle, andererseits mit den Haftplatten zahlreicher Fäden am Grunde befestigt ist, trotzdem neue Fäden abwechselnd vorn und hinten hinzugefügt werden können, ohne daß hierbei eine Drehung stattfindet, und mit einiger Geduld läßt sich beobachten, daß der Spinnfinger bei der Anheftung derselben nicht nur vor dem Stamme, sondern auch hinter demselben austritt. Der Spinnfinger ist, wie schon erwähnt, zu allseitiger Beweglichkeit befähigt durch eigne Muskeln, die so angeordnet sind, daß er sich leicht um die Höhle drehen kann, und daher besteht die Möglichkeit, die Fäden so anzuheften, daß sie in allen Richtungen vom Stamme abgehen.

Wenn dies nicht der Fall ist und die Fäden nur vorn und hinten abgehen, so rührt es daher, daß der Spinnfinger zwischen den Schalen am leichtesten und bequemsten vor und hinter dem Stamme auszutreten vermag. Außerdem ist diese zweizeilige Anordnung der Fäden für das Tier von weiterem Vorteil. Sie erlaubt nämlich einen dichten Verschuß der Schalen, während seitlich abgehende Fäden demselben hinderlich im Wege stünden. BOUTAN fand zwar, daß sich die Rinne um den festbleibenden Byssusstamm um 180° drehen kann, gibt aber für die zweizeilige Anordnung eine andere Erklärung. Nach seiner Ansicht ist überhaupt nur diese Anordnung möglich, indem er von der unrichtigen Annahme ausgeht, daß die Hauptmenge des die Fäden bildenden Secrets von den in den Höhlenfalten gelegenen kleinen Drüsen stamme, deren Secret in die Fächer und von hier aus in die Rinne fließe, was nur möglich sei, wenn die Rinne und die Fächer sich in gleicher Richtung befinden und „il n'y a que deux points opposés par où la sécrétion

puisse sortir: d'une part dans la partie dirigée vers la bouche; d'autre part, dans la partie opposée."

Biologie. Die *Mytilus* leben gesellschaftlich zusammen, an ihren Wohnplätzen mit zahlreichen Byssusfäden festgeheftet. Sitzen sie eng beieinander, so sind sie auch gegenseitig durch Fäden verbunden. Der eingenommene Platz wird nur selten gewechselt, und dies ist für ihre Zucht und die Aufbewahrung erwachsener marktfähiger Tiere vorteilhaft.

Junge *Mytilus* sind wanderlustiger als ältere, und ins Aquarium verbracht kriechen sie, noch nicht so lichtscheu wie die erwachsenen, die nur bei Nacht oder in der Dunkelheit spinnen, auch am hellen Tage an den Glaswänden empor und heften sich an diesen so hoch an, daß sie gerade noch von Wasser bedeckt sind. Dies wird ihnen oft zum Verderben, denn sinkt der Wasserspiegel, so schließen sie nur ihre Schalen, bleiben aber haften. Das zwischen den Schalenklappen eingeschlossene Wasser erhält sie wohl einige Zeit am Leben, erreicht aber das Wasser seine frühere Höhe nicht mehr, so verenden sie. Im Freien an schattigen Plätzen halten sie die Zeit zwischen Flut und Ebbe ohne Schaden aus. An den Brandungsblöcken am Strande von Miramar habe ich in dieser Hinsicht Versuche mit *Mytilus minimus* POLI angestellt. Wurden die nur auf ihrer Schattenseite mit Muscheln besetzten Blöcke soweit zurückgeschoben, daß sie die Flut nicht mehr überspülte, oder wurden sie gedreht und die Schattenseite den sengenden Strahlen der Sonne ausgesetzt, so gingen die Tiere stets zugrunde, statt ins Wasser zurückzukehren. Derartige Beobachtungen mögen früher den Anlaß gegeben haben zu der Behauptung, daß *Mytilus* dauernd festsitze und sich von seinem Byssus nicht entfernen könne. Dies ist aber nicht der Fall. Allerdings habe ich nie beobachten können, daß außer Wasser befindliche Mytiliden sich zu einer Ortsveränderung herbeilassen, denn, um den hierzu dienenden Fuß hervortreten zu lassen, müßten die Schalen geöffnet werden, und die Tiere würden noch die letzten, an sich gehaltenen Wassermengen verlieren und sich selbst dem Erstickungstod preisgeben.

Dagegen vermögen sie unter Wasser stets Ortsveränderungen auszuführen und bewegen sich dabei sogar recht geschickt. Vorsichtig wird der dunkelbrannrot pigmentierte, abgeplattete Spinnfinger weit zwischen den Schalenklappen hervorgestreckt; seine gewölbte Spitze heftet sich fest, und durch Kontraktion seiner kräftigen Muskeln wird das Tier vorwärts gezogen. Dabei berührt die ven-

trale, rinnenartige Fläche des Spinnfingers den Boden, die Rinne wird aber nicht sohlenartig ausgebreitet und nimmt auch an der Locomotion nicht aktiv Anteil, wie es bei Gastropoden der Fall ist. Beim Emporziehen an steilen Wänden greift der Byssusapparat auf ähnliche Weise unterstützend ein, wie ich es für *Pecten* beschrieben habe.

Es ist selbstverständlich, daß vor jeder Ortsveränderung der Byssus abgelöst werden muß.

Dies hat zum erstenmal MARION DE PROCÉ (1842) festgestellt, ohne jedoch zu erfahren, „wie sie ihre Fäden löste“. Auch GOULD und später MEYER u. MÖBIUS konnten keine bestimmten Angaben machen: „Sie wandern, indem sie sich von älteren Fäden losreißen und fortschreitend neue spinnen.“ Nach LACAZE-DUTHIERS (1865) werden die Fäden mit Hilfe des „Fußes“ abgerissen: „elle passe son pied successivement entre les premiers fixés et par un mouvement brusque elle les rompt les uns après les autres et ne se trouve plus suspendue que par les derniers formés.“ Mit Ausnahme von BOUTAN haben die spätern Untersucher über die Fähigkeit und die Art der Ablösung des Byssus bei *Mytilus* nichts mitgeteilt. REICHEL kam durch Beobachtungen an *Dreissensia* zu dem Ergebnis, daß der Byssus als cuticulares Produkt anzusehen sei und daß seine Ablösung ein der Häutung bei Arthropoden analoger Vorgang sei, daß der Byssus also vollständig aus der Höhle entfernt werde. Dagegen wendet sich BOUTAN (p. 305): „Chez la Moule, le déplacement s'effectue d'ordinaire à l'aide de la rupture des filaments.“

Um nun *Mytilus* bei der Ablösung ihres Byssus beobachten zu können, brachte ich sie in enge zylindrische Gläser; in solchen lösen sie zunächst auf oder nahe dem Boden den alten, vorhandenen Byssus ab und klettern dann unter mehrfacher Neubildung und jedesmaliger Wiederablösung von Byssusfäden, die an der Glaswand zurückbleiben, bis zum Rande des Glases empor. Am besten gelingen die Versuche bei frisch dem Meere entnommenen Exemplaren; Tiere, die schon längere Zeit im Aquarium gehalten wurden, sind weniger gut brauchbar. Anlaß zu dieser Wanderung wird der in den untern Schichten des Wassers eintretende Sauerstoffmangel geben. — Dabei läßt sich nun beobachten, daß die Fäden nicht einzeln nacheinander (LACAZE-DUTHIERS) oder alle gleichzeitig (BOUTAN) abgerissen werden, sondern daß der ganze Byssus einfach aus der Höhle herausgezogen wird. Auf Schnitten durch die Höhle von Tieren, die ihren Byssus eben entfernt hatten, ließen sich nie abgerissene Byssusfetzen, noch sonst irgendwelche Verletzungen nachweisen, und die an der Glaswand zurückbleibenden Byssusfäden zeigten stets eine vollkommen intakte Wurzel.

Nicht festgeheftete, aber byssustragende Muscheln können ihren Byssus nicht ohne weiteres aus der Höhle entfernen. Zunächst werden ein oder mehrere Fäden festgeheftet und dem losen Byssus hinzugefügt, dann erst kann er mit Hilfe der neuen aus der Höhle gezogen werden. Es können also nur festgeheftete Muscheln ihren Byssus ablösen, und dies hängt damit zusammen, daß die Wurzel desselben sehr umfangreich ist, während die Byssusscheide ebenso sehr eng ist. Er kann also trotz der Erschlaffung der Muskulatur nicht aus der Höhle herausfallen oder von den Wimpern herausbefördert werden. Daß er von dem Tiere ohne Verletzung herausgezogen werden kann, beruht darauf, daß die Byssusscheide sehr nachgiebige Wände besitzt und daß die breiten Wurzellamellen sehr zart und biegsam sind, so daß sie leicht faltbar sind; auch bei der Stammbildung erfahren ja die Lamellen eine starke Fältelung.

Zu der Gestalt kommt noch die kräftige Muskulatur, in welche die Höhle eingesenkt ist und durch deren Kontraktion der Byssus fest eingeklemmt werden kann, ferner die Schwellbarkeit der Falten, welche ähnlich zu wirken vermag und endlich auch die in der Wand der engen Byssusscheide verlaufenden Muskelfasern, um das Tier außerordentlich stark an seinem Byssus zu befestigen. Es gelingt nicht, den Byssus auszuziehen, ohne die Byssusmuskeln heraus- oder abzureißen. JOHNSTON (Einleitung in die Conchyliologie, 1853) berichtet, daß in Devonshire *Mytilus edulis* zum Schutze des Mörtels an in reißendem Wasser befindlichen Brücken benutzt wurde.

Wie bei den zuvor behandelten Byssiferen ist der Byssus nicht durch ein besonderes Secret („Verbindungsmaterie“ A. MÜLLER) noch durch cuticulare Bildungen (THIELE u. A.) oder durch direkt an ihn ansetzende Muskelfasern an der Höhlenwand befestigt, sondern er hängt frei in der stets und überall wimpernden Höhle.

2. *Modiola barbata* L.

Im Vergleich mit *Mytilus* ist der ganze Apparat zierlicher entwickelt. Der unpigmentierte Fuß ist kleiner und weniger stark abgeplattet. Die Rinne beginnt auch mit einer Grube, aber von dieser gehen stets nur zwei Kanäle aus (Fig. 75), die sich sehr weit nach hinten und oben bis vor die Höhle erstrecken (Fig. 76). Im hintern Teile zeigen sie gewundenen Verlauf. Sie sind weiter als bei *Mytilus*, 20—25 μ im Durchschnitt. Im übrigen ist die Rinne ähnlich ausgebildet und führt auch in eine umfangreiche, stark ge-

faltete Höhle. Die Höhle ist nicht sehr weit, aber hoch; ihre Lage wird aus Textfig. O ersichtlich.

Muskulatur. Die vordern Fußretractoren (*r. a*) sind schwächig, die hintern (*r. p*) breit und in mehrere Bündel gespalten, die sich vor dem aus zwei histologisch verschiedenen Teilen bestehenden hintern Adductor (*A. p*) inserieren. Textfig. O α zeigt den eigentümlichen Verlauf der hintern Retractoren im Kontraktionszustand, Textfig. O β in ausgedehntem Zustande, bei welchem der Byssusapparat gesenkt ist.

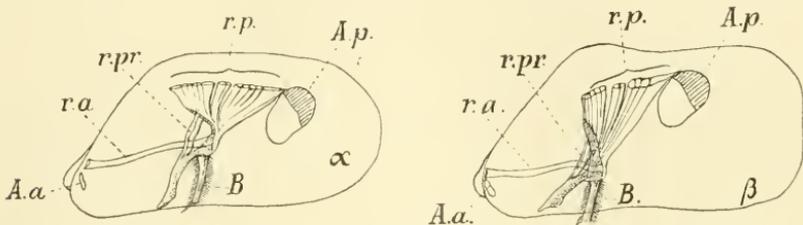


Fig. O.

Modiola barbata L. Byssusapparat. Nat. Größe.

α in gehobenem, β in gesenktem Zustande.

Die *Retractores propedis* (*r. pr*) sind weniger kräftig entwickelt als bei *Mytilus*. Selten bilden sie nur ein einfaches Muskelpaar, meist sind sie in zarte Bündel gespalten, die über die *Retractores pedis posteriores* verlaufen, die Schale aber nicht mehr erreichen.

Drüsen. Die peripheren Mucindrüsen nehmen in der Spitze des Spinnfingers die ganze Oberfläche ein (*p. M*, Fig. 75), später beschränken sie sich auf die Rinnenseite.

Auf der untern gewölbten Fläche der Fußspitze finden sich zwischen den gewöhnlichen peripheren Mucindrüsen andere, acidophile Drüsenzellen. Da sie mit der Byssusbildung nichts zu tun haben, soll hier nicht weiter auf sie eingegangen werden.

Getrennt von den peripheren Mucindrüsen münden jederseits in den äußern Teil der Rinne kleine Gruppen von Drüsenzellen ein, die Hämatoxylin schwach bläuen, mit Thionin aber keine rotviolette Färbung geben. Sie entsprechen wohl den für *Mytilus* beschriebenen Drüsen (8) (*b. R*, Fig. 76).

Den innern Teil der Rinne umgibt die acidophile Rinnendrüse. Ihre Zellen führen wie allgemein einen körnigen Inhalt; die Körnchen sind länglich. — Diese Drüsen setzen sich auch auf die Höhle fort und umgeben diese vorn, oben und seitlich; hinter ihr finden sie sich nur in geringer Zahl. Sie erscheinen, wie bei *Mytilus*, fein-

körniger als die acidophilen Rinnendrüsen. Innerhalb der Höhle münden sie in die Winkel der Fächer ein.

In der Umgebung der Rinnengrube (Fig. 75) finden sich andere acidophile Drüsenzellen, die mit größern, rundlichen und stärker lichtbrechenden Granula erfüllt sind. Sie ziehen auch noch eine Strecke weit längs der Rinne hin, sich zwischen die feinkörnigen, acidophilen Rinnendrüsen und die basophilen Rinnendrüsen einschubend (*gr. a. R.* Fig. 76). Vor allem aber umgeben sie die beiden Kanäle und ziehen mit ihnen in großer Menge weit nach hinten bis vor die Höhle (Fig. 76). Während bei *Mytilus* die Kanaldrüsen und Rinnendrüsen durcheinander lagen, beginnt die Kanaldrüse von *Modiola* sich bald hinter der Rinnengrube von der Rinnendrüse zu trennen und dies um so mehr, je weiter sie gegen die Höhle vordringt. Dabei nimmt sie an Ausdehnung zu und umfaßt teilweise noch die vordern Fußretractoren und die *Retractores propedis*.

Außer durch die Lage und den Ort ihrer Ausmündung weichen diese grobkörnigen Drüsen von den feinkörnigen acidophilen Rinnendrüsen durch ihre verschiedene Färbbarkeit ab, die sich am schönsten bei Anwendung von T.-Tr. ausdrückt, wobei sich die Granula der feinkörnigen Rinnendrüsen rot, die der Kanaldrüse und grobkörnigen Rinnendrüsen gelb färben.

In den Höhlenfalten liegen wie bei *Mytilus* kleinere und feinkörnigere acidophile Drüsen.

Die basophilen Höhlendrüsen sind spärlich vorhanden. Sie münden im hintern Teile der Höhle nur in die untern Winkel der Fächer ein und zwar zunächst in die seitlichen, erst später in die mittlern. Mit Thionin zeigen sie die für Schleim charakteristische Metachromasie und lassen sich dadurch leicht zwischen den acidophilen Drüsen erkennen, zwischen denen sie sich auch in der Byssus-scheide finden.

Die für *Mytilus* eingehend beschriebenen Verhältnisse des Epithels der Kanäle, Rinne und Höhle finden sich ähnlich bei *Modiola*.

Ebenso erfolgt die Bildung des Byssus übereinstimmend.

Der Stamm des Byssus ist von gedrungener Gestalt und relativ dicker als bei *Mytilus*. Er zeigt auf Querschnitten in der Regel eine mehrschichtige Rinde und innerhalb derselben in der Längsrichtung des Fußes gestellte und gefaltete Lamellen. Trotzdem die Rindenschichten und die von ihnen eingeschlossenen Wurzellamellen dünner sind als bei *Mytilus*, ist die Rinde doch viel dicker. Dies

rührt von der dichten Aufeinanderfolge der Fäden her, die wieder zweiseitig angeordnet sind. Sie sind zarter, schmal bandförmig und vorn mit zierlicher Haftplatte versehen. — Der Schalenausschnitt ist nicht weit genug, um auch den dicken Stamm austreten lassen zu können; er wird meist abgequetscht, sein unteres Ende erscheint dann breitgedrückt und wie „abgefressen“.

CARRIÈRE hat *Modiola philippinensis* untersucht. Er fand nur eine „aus hellen und grünlichen Zellen gemischte Drüse“.

3. *Lithophagus lithophagus* L.

Der Spinnfinger ist viel kürzer als bei *Mytilus*, zeigt aber eine ähnliche abgeplattete, zungenförmige Gestalt (Textfig. P). Seine Spitze ist gewölbt und von dem die kleine Querspalte tragenden Teile durch eine Anschwellung abgesetzt. Zunächst ist die Rinne einfach spaltförmig, später läßt sie einen innern und äußern Teil unterscheiden (Fig. 77). Zu Beginn der Rinne ausmündende Kanäle fehlen.

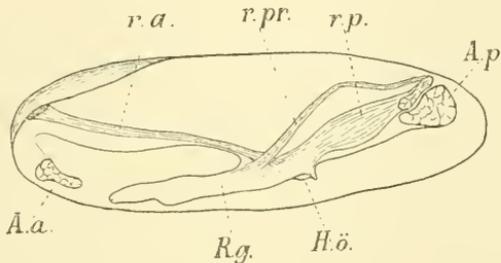


Fig. P.

Lithophagus lith. L. Nat. Größe.

Die Byssusscheide ist kurz, die Höhle niedrig, aber breit. Sie dehnt sich so weit nach vorn aus, daß auf Querschnitten durch den hintern Teil des Spinnfingers auch die Höhle angeschnitten wird. Nach hinten wird sie zweiteilig, indem die mittlern Fächer, die früher beginnen, auch früher aufhören als die seitlichen (Fig. 18). Die Höhlenfalten sind niedrig, die mittlern nur $\frac{1}{2}$ mm hoch.

Muskulatur (Textfig. P). Die vordern schmalen und die hintern breiten Byssus-(Fuß-)Retractoren treten unter stumpfem Winkel an die Byssushöhle heran. Die hintern Muskeln sind nicht, wie bei *Mytilus* und *Modiola*, in Bündel getrennt. Die Retractores propredis (*r. pr.*) sind zarte Muskeln, die vom Spinnfinger aus im

Bogen nach oben und hinten zu ihrer Ansatzstelle bei den hintern Fußretractoren verlaufen.

Drüsen. 1. Periphere Mucindrüsen finden sich zunächst ventral und lateral, später nur noch auf der Rinnenseite.

2. Im ganzen Umfang des Vorderfußes münden acidophile, körnige Drüsenzellen aus. Dorsal sind sie allein vorhanden, im Trichter münden sie gemeinsam mit den peripheren Mucindrüsen aus. Sie entsprechen den Drüsen (2) von *Mytilus*, zeigen aber eine ausge dehntere Verbreitung.

3. Außerdem finden sich im vordern Teile des Fußes noch 2 besondere, in den abgeplatteten Seitenwänden liegende, acidophile Drüsengruppen (*S. Dr*, Fig. 77), die den andern Mytiliden nicht zukommen.

4. Längs der Rinne hinziehend und in ihren äußern Teil ausmündend finden sich 2 Bänder basophiler Drüsenzellen (*b. R*, Fig. 77, 78), die den basophilen Rinnendrüsen anderer Arten entsprechen.

5. Der innere Teil der Rinne wird von den acidophilen Rinnendrüsen (*a. R*, Fig. 77, 78) umgeben. Sie sind weniger mächtig entwickelt als bei *Mytilus* und *Modiola*, haben auch weniger Fäden zu bilden. Sie setzen sich auch auf die Höhle fort und liegen mit ihrer Hauptmasse vor derselben (*a. H*, Fig. 78). Sie münden in die vordern und obern Winkel der Fächer ein. In der Byssusscheide (*a. H*, Fig. 78) finden sie sich im ganzen Umfange.

6. In den Falten finden sich nur sehr wenige, langgestreckte Drüsenzellen mit feinkörnigem, acidophilem Inhalt. Am leichtesten und häufigsten lassen sie sich in den untern Enden der Falten beobachten.

7. Im vordern Teile der Rinne, solange diese nur einfach spaltförmig ist, finden sich acidophile Drüsenzellen, die grobkörniger und stärker lichtbrechend sind als die übrigen Rinnendrüsen und mit T.-Tr. eine gelbe statt einer roten Färbung zeigen (*a. R₁*, Fig. 77). Sie vertreten die Kanaldrüsen von *Mytilus* und *Modiola* und ziehen sich auch noch eine Strecke weit als grobkörnige acidophile Rinnendrüsen längs der Rinne hin.

8. Die basophilen Höhlendrüsen sind bis auf wenige kümmerliche Reste verschwunden, die sich zwischen den acidophilen Drüsen im hintern, untern Teile der Höhle finden und durch ihre rotviolette Färbung mit Thionin erkannt werden können. Bei ältern Exemplaren fehlen sie meist vollständig.

Alle an der Byssusbildung beteiligten Drüsen (5—8) zeigen eine geringere Entfaltung als bei den zuvor beschriebenen Mytiliden. Dies hängt ohne Zweifel mit der durch die Lebensweise von *Lithophagus* bedingten geringern Inanspruchnahme des Byssusapparats zusammen.

LEYDIG (1854) hat in die Rinne einmündende Drüsen gesehen, die nicht einfach sein sollen, „sondern das blinde Ende erweitert sich zu mehreren grösseren und kleineren Ausbuchtungen“. — CARRIÈRE (1885) gibt nur eine die Rinne und die Höhle umgebende Drüsenart an.

Die Höhle und die Rinne ist mit Wimperepithel ausgekleidet, die Wimpern fehlen an keiner Stelle. Nach CARRIÈRE sollten die Byssusfächer nur „an den innern Teilen, bis zu welchen sich die Byssuslamellen nicht erstrecken, mit Flimmerepithel ausgekleidet“ sein. — Im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnendrüsen zeigt das Epithel auch die für *Mytilus* angegebene Modifikation.

Der Byssus sieht büschelförmig aus. Die Fäden stellen ziemlich breite Bänder dar, sind kurz und von bräunlicher Farbe. Die Haftplatte ist klein. Der durch Zusammenlagerung der Fadenwurzeln zustande kommende Stamm ist kurz; es fehlt ihm das starke Längenwachstum, wie es in hervorragendem Maße bei *Mytilus* und beschränkter bei *Modiola* vorkommt; er wächst im wesentlichen nur in die Dicke und zwar durch Auflagerung von Schichten, die von dem Secret der in der Wand der Byssusscheide liegenden acidophilen Drüsen gebildet werden und den Rindenschichten von *Mytilus* und *Modiola* vergleichbar sind; aber auf Querschnitten durch den Stamm von *Lithophagus* erhält man andere Bilder: die bei *Mytilus* und *Modiola* im Innern des Stammes sich findenden Lamellen fehlen, der Stamm besteht also nur aus Rindenschichten (Fig. 78 B. st). Die regelmäßige konzentrische Schichtung des Stammes wird nur in der Mitte durch die zerknitterten Wurzeln der ersten Fäden gestört.

Dadurch, daß jeder neue Faden mit seiner Wurzel alle vorhandenen Fadenwurzeln vollständig umschließt, kommt ein fester Zusammenhalt der Fäden eines Byssus zustande, und hieraus läßt sich auch das Verschwinden der basophilen Höhlendrüsen, welche in andern Familien an dieser Aufgabe beteiligt waren, verstehen.

Durch die Lebensweise in selbstgeschaffenen Höhlungen kalkiger Gesteine können die Tiere den Fuß nur wenig zur Locomotion benützen. Doch haben sie die Fähigkeit hierzu nicht verloren; in einer dunkel gestellten Glasschale habe ich sie wiederholt den Platz wechseln sehen, an dem sie sich bereits festgesponnen

hatten. Dabei wird vor der Ortsveränderung der vorhandene Byssus stets abgelöst; auch ältere, freiliegende, byssusbesitzende Tiere können ihren Byssus ohne weiteres ablösen.

Entsprechend den engen Raumverhältnissen der Wohnhöhle ist der Fuß kurz, ebenso die Fäden und der Stamm; überhaupt lassen sich alle Eigentümlichkeiten des Byssusapparats von *Lithophagus* aus seiner besondern Lebensweise ableiten.

4. *Modiolaria marmorata* FORBES.

Ihr Byssusapparat weicht in vielen Punkten von dem anderer Mytiliden ab. — *Modiolaria* findet man eingeschlossen in den Mantel von Ascidien, seltner frei. Durch einen feinen Spalt auf der Ventralseite der rundlichen, dünnwandigen Schalen treten zahlreiche zarte Fäden aus, mit denen sie an der Wand ihres Wohnraumes oder an Fremdkörpern befestigt ist.

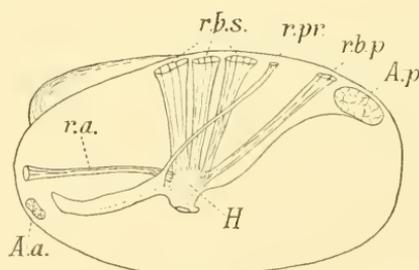


Fig. Q.

Modiolaria marmorata L. 3:1.

Außerlich bietet der Fuß nichts besonders Bemerkenswertes (Textfig. Q). Der Vorderfluß ist schlank, dorsoventral abgeplattet und stark verlängerbar. Die Rinne, welche mit einer kleinen Querspalte beginnt, ist nicht sehr tief eingesenkt; ihr innerer Teil ist halbkreisförmig erweitert (Fig. 79, 80). Dagegen zeigt die Höhle eine von den übrigen Mytiliden abweichende Fächerung (Fig. 79—82), indem nur die 3 mittlern, größten Falten vollkommen in der Längsrichtung des Fußes verlaufen, während die andern, links und rechts von ihnen befindlichen, schief stehen und sich überdecken, wie bei *Arca barbata*. Die Falten und die zwischen ihnen liegenden Fächer sind sehr schmal. Die beiden mittlern Fächer sind hinten wenig, vorn auffallend stark erweitert (Fig. 81, 82).

Muskulatur (Textfig. Q). Die vordern Fußretractoren (*r. a*) sind dünne, einfache Bündel; die hintern Fußretractoren haben sich in mehrere Bündel aufgelöst, von denen nur das hinterste Paar (*r. b. p*) in leichtem Schwung nach hinten zieht, um sich kurz vor dem Adductor posterior (*a. p*) an die Schale anzuheften. Die übrigen Bündel ziehen, meist zu drei Gruppen vereinigt, gerade oder wenig geneigt nach oben. Sie dienen wie das vordere und das hintere Bündelpaar als Byssusmuskeln und sollen als Retractores byssus superiores (*r. b. s*) bezeichnet werden. Außerdem besitzt der sehr bewegliche Spinnfinger ein eignes Muskelpaar (*r. pr*), das schief über die Retractores byssus superiores nach oben zieht und sich dicht hinter diesen inseriert.

Drüsen (Fig. 79—82). Die peripheren Mucindrüsen (*p. M*) münden auch in den äußern Teil der Rinne ein. — Die acidophilen Rinnendrüsen (*a. R*) umgeben den innern, halbröhrenförmigen Teil der Rinne und münden nur in diesen ein. Mit dem Beginn der Byssushöhle teilen sie sich in zwei Haufen, welche die Höhle jederseits umziehen und sie bis zu ihrem Ende begleiten (*a. H*). Dabei münden sie innerhalb der Höhle wie bei *Arca barbata* nur in die äußern erweiterten Winkel der Fächer ein, deren Epithel dadurch eine Veränderung erfährt. Die einzelnen Drüsenzellen sind birnförmig und weisen einen großen Kern mit großem Nucleolus auf. Ihr Inhalt ist körnig; die Granula der in die Rinne einmündenden Drüsenzellen sind größer als der in die Fächer der Höhle ausmündenden.

In der Umgebung der Querspalte finden sich ähnliche Drüsenzellen, die aber mit größern und stärker lichtbrechenden Körnern angefüllt sind und sich mit T.-Tr. gelb färben, während die übrigen acidophilen Rinnendrüsen rot gefärbt werden.

Auch in den Höhlenfalten finden sich acidophile Drüsen; sie sind kleiner als die in der Höhlenwand liegenden und auch feinkörniger.

Die basophilen Höhlendrüsen (*b. H*) sind reich entfaltet und finden sich in großer Ausdehnung hinter der Höhle liegend bis herab in die Byssusscheide. Im obern Teile der Höhle dringen sie zwischen den beiden schräg gestellten Faltenreihen nach vorn (Fig. 82). Dabei münden sie in die innern Winkel der Fächer ein. Die hinter der Höhle liegenden Drüsenmassen münden in den hintern erweiterten Teil der beiden mittlern Fächer ein. Ihr Inhalt bläut Hämatoxylin und gibt mit Thionin intensive Schleimfärbung. Auf dünnen Schnitten und bei starker Vergrößerung zeigt er sich aus rundlichen Körnchen zusammengesetzt.

Hierzu kommt noch eine umfangreiche, den übrigen Mytiliden

fehlende Drüsengruppe (*v. b. Dr.* Fig. 81, 82), die vor und über der Höhle, zwischen den beiden vordern Fuß-(Byssus-)Retractoren (*r. a*) gelegen ist. Sie besteht aus großen Zellen, die dicht gedrängt zusammenliegen und meist reich mit Inhalt angefüllt sind. Derselbe gibt mit Thionin blaßviolette Färbung und zeigt maschige Struktur. Er wird in die vordern, stark erweiterten Winkel der beiden mittlern Fächer ergossen, deren Epithel dadurch stark verändert ist. Die einzelnen Epithelzellen sind sehr schmal und durch Intercellularen weit voneinander gerückt. — Nur im obersten Teile der Höhle grenzt diese Drüsengruppe an die basophilen Höhlendrüsen, mit denen ich sie in Rücksicht auf ihre Lage und ihren Bau zunächst nicht für identisch erklären möchte. — THIELE hat diese Drüsengruppe zum erstenmal erwähnt und eine entsprechende bei *Avicula* gefunden.

Epithelverhältnisse. In den Fächern der Höhle zeigt das Wimperepithel ähnliche Besonderheiten wie bei *Arca barbata*. Auf der Fläche der Falten ist es niedrig und trägt feine, kurze Wimpern. In den innern Winkeln der Fächer werden die Zellen höher und tragen längere Flimmern; solche finden sich auch in den beiden mittlern erweiterten Fächern, also im ganzen Ausmündungsbezirk der basophilen Höhlendrüsen. In den äußern Winkeln erscheinen ebenfalls längere Wimpern, die einen geraden, steifen Eindruck machen, aber auch beweglich sind. — Das Epithel der Rinne zeigt eine ähnliche Beschaffenheit wie bei den übrigen Mytiliden.

Byssus. Die Fäden sind sehr fein, von schmal bandförmiger Gestalt. Gegen ihre Wurzel zu sind sie gerunzelt. Die Wurzeln sind zu einem kurzen, dicken Stamme vereinigt, der nach vorn gebogen ist. Die Wurzel des Stammes ist viel umfangreicher als der Stamm selbst. Sie ist deutlich zweiteilig, vorn und hinten mit einem Schlitz versehen. Jede Seite besteht aus zahlreichen, dünnen, sich überdeckenden Lamellen, die sich nach oben zuspitzen. Nur die mittlern stehen in der Längsrichtung, die übrigen schief (*B*, Fig. 79).

Die Wurzel zeigt große Ähnlichkeit mit derjenigen des Byssus von *Arca barbata* und wird auf ähnliche Weise gebildet aus dem Secret der nur in die äußern Winkel der Fächer einmündenden acidophilen Höhlendrüsen. Auch das Secret der basophilen Höhlendrüsen erfährt eine ähnliche Verwendung wie bei *Arca barbata*; dasjenige der besondern, vor der Höhle gelegenen, basophilen Drüsengruppe (*v. b. Dr*) fließt in die mittlern Fächer, in denen es sich stets leicht nachweisen läßt. Eine besondere Rolle scheint es bei der Byssusbildung nicht zu spielen.

Die Fäden werden in dem innern Teile der Rinne, nach dem Verschluß derselben, allein aus dem Secret der acidophilen Rinnendrüsen gebildet, ihre zierliche Haftplatte aus dem grobkörnigen Secret der in der Umgebung der Querspalte liegenden Drüsen.

VII. *Dreissensiidae*.

Dreissensia polymorpha PALL.

Als einzige Süßwassermuschel mit kräftig entwickeltem Byssus hat sie zahlreiche Untersucher angelockt; doch ist noch manches hinzuzufügen und zu berichtigen geblieben.

Der vordere rinnentragende Teil des Fußes ist kurz und von dem hintern, die Byssushöhle beherbergenden nicht scharf abgesetzt wie bei den Mytiliden. Die Rinne beginnt hinter der eines Trichters entbehrenden Fußspitze mit einer kleinen Querspalte, welche in eine Grube führt, von der aus aber keine Kanäle ausgehen. Die Rinne ist spaltförmig, ihr Grund erweitert, und es lassen sich auch hier die beiden leistenartigen Vorsprünge erkennen, welche den Rinnengrund von dem äußern Teile der Rinne abgrenzen; sie sind allerdings nur wenig ausgebildet. In die Höhle hinein läßt sich die Rinne noch eine kurze Strecke weit verfolgen und hört dann inmitten einer kleinen, fast ebenen, nur wenig gefurchten Fläche auf, die schon A. MÜLLER beschrieben hat. Dieser von der Rinne durchgezogene vordere Höhlenteil kann als Byssusscheide bezeichnet werden. Die Höhle besitzt eine weite Öffnung; ihre hintere Wand erfährt beim Vorhandensein eines umfangreichen Byssus eine Ausbuchtung.

Die Byssushöhle ist tief in die Muskulatur eingesenkt. Sie zeigt nicht die feine, regelmäßige Fächerung wie bei den Mytiliden, sondern wird durch wenige, nur 8—20, aber breitere Falten in Fächer von verschiedener Weite geteilt. Die beiden mittlern sind die größten, seitlich werden sie kleiner. Sie können durch kleinere Falten noch weiter in sekundäre Fächerchen gespalten werden. Nach oben und hinten divergieren sie stark. Zunächst erheben sich die Falten frei vom Boden der Höhle, erst im hintern Teile derselben verschmilzt auch ihr unterer Rand mit der Höhlenwand.

Muskulatur. Die beiden vordern Retractoren sind lang und schmal und verlaufen von ihren Insertionsstellen neben denen des vordern, schwächern Adductors annähernd parallel zur Basis des Spinnfingers. Die hintern Retractoren stellen ihnen gegenüber sehr kräftige, breite Muskeln dar, welche jederseits einen einheitlichen

Muskeleindruck hervorrufen. Fasern von ihnen dringen in großer Zahl in die Falten der Byssushöhle ein. Bei festsitzender Lebensweise stellen beide, vor allem aber die hintern, kräftige Byssusmuskeln dar. — Dem Spinnfinger fehlen besondere Retractoren. Er ist mit den vordern und hintern Fußretractoren nur durch wenige Faserzüge verbunden.

Drüsen. In der Spitze des Spinnfingers finden sich, zunächst in dichter Lage die ganze Oberfläche einnehmend, gewöhnliche Mucindrüsen. Ventral liegen sie in größerer Menge als dorsal, wo sie bald abnehmen und gänzlich verschwinden. Auf der Rinnenseite erhalten sie sich aber bis zur Höhle.

Ähnliche Drüsen münden auch auf der innern Wand der Byssus-scheide aus; sie sind schon von HORST dort beobachtet worden.

Wie bei allen Byssiferen, so wird auch bei *Dreissensia* die Rinne von einer acidophilen Drüsenmasse umgeben, die nur in den innern Teil der Rinne ausmündet. Sie setzt sich in die Höhle hinein fort und umgibt diese vorn, oben und hinten. Im hintern Teile ist sie nur wenig ausgebildet. Sie mündet in die Winkel der Fächer aus. Auch in die Falten dringt sie ein, auf deren Oberfläche, am zahlreichsten an ihren freien Rändern, ausmündend. Die in der Wand und in den Falten der Höhle liegenden Drüsenzellen sind kleiner als die Rinnendrüsen, verhalten sich aber sonst ähnlich. Sie sind alle von birnförmiger Gestalt und ihr rundlicher Kern weist stets ein großes Kernkörperchen auf. Der Inhalt ist körnig; die Granula sind nicht rein acidophil. — Die Höhlendrüsen sind etwas feinkörniger als die Rinnendrüsen. Ihre oft recht langen Ausführgänge münden zwischen den Epithelzellen der Rinne und Höhle aus.

In der Umgebung der zu Beginn der Rinne gelegenen Grube (Fig. 54) zeigen diese Drüsen ein anderes Aussehen. Sie sind rein acidophil und erscheinen glänzend gelb. Die Zellen, ihr Kern und sein Nucleolus und besonders auch die Granula sind größer.

Basophile Höhlendrüsen konnte ich bei den mir zur Verfügung stehenden erwachsenen Exemplaren nicht auffinden. Vielleicht treten sie bei jungen Tieren noch auf, bei erwachsenen fehlen sie aber bestimmt.

REICHEL (1887, 1890) hat das Vorhandensein von byssusbildenden Drüsen bei *Dreissensia* geleugnet, trotzdem schon CARRIÈRE solche sicher nachgewiesen hatte. CARRIÈRE findet die Drüse „ihrer Hauptmasse nach zu beiden Seiten“ der Rinne, und neben den Byssusfächern „ziehen sich noch schwache Reste der Drüse eine Strecke weit hin, ohne sie ganz bis

zu ihrem Ende zu begleiten.“ — CATTIE konnte sie in den Falten und bis ans Ende der Höhle verfolgen und HORST gibt ebenfalls an, daß er „in der Nähe der Byssusfächer bis an ihre unteren Enden Drüsenzellen beobachten“ konnte.

Epithel. Alle Untersucher, die das Zustandekommen des Byssus von *Dreissensia* zu erklären versuchten, haben ausnahmslos eine Beteiligung des Epithels angenommen, und sie glaubten in der Regel, diese Behauptung mit dem vollständigen oder teilweisen Mangel von Wimpern an den in Betracht kommenden Stellen bekräftigen zu können.

Die ganze Oberfläche des Fußes und auch der äußere Teil der Rinne trägt gewöhnliches Wimperepithel; darüber war man nie im Zweifel. Auch im Grunde der Rinne und in der Höhle habe ich überall Wimperepithel gefunden; es zeigt aber dort eine andere Beschaffenheit. Dies hat zwar REICHEL erkannt; er meint jedoch, daß es sich hier gar nicht um Flimmerzellen handle, sondern daß die vermeintlichen Wimpern „in Wirklichkeit Cuticularbildungen sind und die Byssussubstanz darstellen“, und mit CARRIÈRE nimmt er an, daß die Angaben TULLBERG's über die Bewimperung der Höhle (bei *Mytilus*) „auf irrtümlicher Beobachtung“ beruhen. CARRIÈRE sah in den Byssusfächern „ganz deutlich das erhärtete Sekret dem Kern der Zellen wie eine Kappe aufsitzen“ und nimmt an, daß die Byssuslamellen entstehen, „indem die von den einzelnen, meist cylinderförmigen Epithelzellen abgesonderten Sekretfäden mit einander verschmelzen“. — HORST, der den Befund REICHEL's in Frage zieht, konnte „auf dem Boden der Rinne . . . keine Zellen, sondern nur mehrere Reihen von dicht nebeneinander liegenden Kernen unterscheiden. Dennoch wird die Epidermschicht auch hier durch eine deutliche Membran begrenzt, welche Flimmerhaare trägt“. Daß es sich wirklich um „Flimmerhaare“ handelt, dafür gibt er nicht einen einzigen Beweis, was um so notwendiger gewesen wäre, als er glaubt, daß in der Byssushöhle „die Epithelzellen als Drüsenzellen fungieren und zur Bildung der Byssuslamellen beitragen. Es war an dem freien Ende dieser Epithelzellen keine deutliche Membran wahrzunehmen und Flimmerhaare fehlen ohne Zweifel. Öfters meinte ich aber in dem obern Teile dieser Zellen eine kleine Masse Secret zu beobachten.“ — Ich werde daher auf die Epithelverhältnisse nochmals kurz einzugehen haben.

Im innern Teile der Rinne, besonders auf dem Grunde derselben, zeigt das Epithel nicht die regelmäßige Ausbildung wie im äußern

Teile und auf der übrigen Fußoberfläche. Die rundlichen oder länglich ovalen Kerne liegen nicht in gleicher Höhe und in gleichen Abständen, doch läßt sich zu jedem Kern die Epithelzelle ohne große Schwierigkeit bestimmen. Die einzelnen Zellen sind hoch und schmal und durch Intercellularen voneinander getrennt. Dadurch läßt sich ihre seitliche Begrenzung meist feststellen, dagegen fehlt eine deutliche Basalmembran. Oberflächlich besitzen sie, worauf REICHEL großen Wert legte, keine doppelte, sondern nur eine einfache Kontur. Diese läßt sich aber bei genügend starker Vergrößerung und durch Anwendung von Eisenhämatoxylin in Gruppen von Körnchen auflösen, welche nichts anderes als die Basalkörperchen der den Epithelzellen aufsitzenden Wimperbüschel darstellen. Jede Epithelzelle trägt nur wenig Wimpern, die dicht zusammenstehen, so daß es scheint, als ob die Zellen je nur „einen Fortsatz“ hätten, wie REICHEL annahm; aber daß sich die Wimpergruppen „häufig zu einer zusammenhängenden Schicht vereinigen“, wie er weiter angibt, konnte ich nie beobachten. — Volle Sicherheit, daß es sich nur um Wimpern handeln kann, erhält man durch Beobachtung von Schnitten durch lebende Tiere, auf welchen die Wimpern stets in lebhafter Bewegung sind. Das Plasma der Epithelzellen ist längsfasrig; es enthält nie Einschlüsse, die an eine secretorische Funktion denken ließen.

Daß ferner die Wand der Höhle und die Oberfläche der Falten mit Wimperepithel bekleidet sind, läßt sich am einfachsten an lebendem Material feststellen. Betrachtet man eine abgeschnittene Falte von der Fläche, so erscheinen auf ihr die Epithelzellen polygonal umgrenzt und mit einem rundlichen Kern in der Mitte versehen. Auf Querschnitten erscheinen sie niedrig. Die Basalkörperchenreihe fehlt wie die ihnen aufsitzenden Wimpern niemals. Die Wimpern sind kurz, meist nur $2\ \mu$ hoch. Das Zellplasma erscheint in der Regel längsfasrig; Anzeichen einer secernierenden Tätigkeit fand ich nicht. — In der Byssusscheide besteht das Epithel aus höhern, prismatischen Wimperzellen mit doppelter Kontur.

Der Byssus. Er stellt in der Regel ein dichtes Büschel grober Fäden dar, das durch einen Schlitz des geschlossenen Mantels und durch eine Spalte auf der flachen Ventralseite der dreikantigen Schalen austritt. Frische Fäden sehen hellbraun aus, ältere dunkelbraun. Vorn enden sie mit einer kleinen, unregelmäßig gebildeten Haftplatte; hinten gehen sie allmählich in die breite Wurzel über. Die Wurzel ist nicht flach, sondern wellig gekrümmt und randlich

ausgefranst. Durch Aufeinanderlagerung zahlreicher Wurzeln kommt ein kräftiger Stamm zustande, der mit seinem untern Ende aus der Höhle hervorragen kann, aber nur selten zwischen den Schalenklappen hervortritt, da er von ihnen abgequetscht wird. Von unten nach oben nimmt er, wie sich aus seiner Entstehung verstehen läßt, an Umfang zu. In der Regel ist er nicht gerade, sondern gebogen, und die Fäden gehen nur von seiner vordern, konvexen Seite aus. Sie sitzen sehr dicht aufeinander und lassen sich ohne Mühe mit ihren Wurzeln voneinander trennen. Dabei findet man, daß der ganze Stamm nur aus den Fadenwurzeln besteht. — Im Gegensatz zu den dunkeln Fäden erscheint der Stamm stets hell. — Seine Wurzellamellen sind weit auseinandergespreizt und häufig noch in sekundäre Lamellen aufgeteilt. Infolge dieser Gestalt der Wurzel und der ihr entsprechenden der Höhle bleibt der Byssus ohne jede sonstige Befestigung in derselben hängen. Außerdem kann er von den die Höhle umgebenden und in ihre Falten reichlich eindringenden Muskeln sehr fest eingeklemmt werden.

Bildung des Byssus. Der ganze Byssus wird nur aus acidophilem Secret gebildet: Die Fäden in dem innern Teile der Rinne, der bei ihrer Bildung röhrenförmig abgeschlossen wird, aus den acidophilen Rinnendrüsen; ihre Haftplatten aus dem grobkörnigern Secret der in die Rinnengrube mündenden Drüsen und ihre Wurzeln in der Höhle aus den acidophilen Höhlendrüsen. Da sich letztere im vordern Teile der Höhle nicht nur in die Winkel zwischen den Falten ergießen, sondern auch auf der ganzen Oberfläche der Falten ausmünden, so entsteht eine wellig gebogene Wurzellamelle; erst im hintern Teile der Höhle spaltet sie sich in Fasern auf.

Nach A. MÜLLER (1837) ist am Byssusstamm von *Dreissensia* eine einseitig ausgebildete Rinde zu unterscheiden. Die Schichten derselben werden von dem breiten, lamellenartigen Teile der einzelnen Fadenwurzeln gebildet.

Außerdem unterscheidet A. MÜLLER am Stamme sehr scharf seine „Verbindungsmaterie“ von der „Byssusmaterie“. Erstere soll auf Stammquerschnitten in Form dunkler, schmaler Streifen, die bisweilen darmähnliche Windungen machen, erscheinen. Nun fehlen aber bei *Dreissensia* die basophilen Höhlendrüsen, die bei andern Byssiferen ein der Verbindungsmaterie MÜLLER's entsprechendes Secret liefern, und in der Höhle münden nur acidophile Drüsen aus. Der Stamm kann also nur aus einerlei Secret bestehen. Wenn sich trotzdem dunklere und hellere Schichten folgen, die zudem noch ver-

schiedene Färbbarkeit besitzen, so ist dies dadurch zu erklären, daß das Secret unregelmäßig abgelagert worden und verquollen ist und daß die Oberfläche jeder Lage durch das sie bespülende Seewasser stärker verändert wurde als ihr innerer Teil. Durch Vergleich der fig. 4 von MÜLLER mit meinen Schnitten kann ich ziemlich sicher sagen, daß seine „dunklen Streifen“ ebenso wie ihre „hellern Einfassungen“ nur acidophile Byssussubstanz sind.

Dagegen läßt sich zwischen den vom Stamme abgehenden Faden-teilen mit Hilfe von Thionin fast immer mucinhaltiges Secret nachweisen. Dasselbe stammt von den in der Wand der Byssusscheide und im äußern Teile der Rinne liegenden Drüsenzellen her. Aber innerhalb der Schichten des Stammes fehlt solches mucinhaltiges Secret vollkommen.

Biologisches. Eine festsitzende *Dreissensia* ist imstande, sich zu befreien und ortsverändernde Bewegungen auszuführen, bei denen im wesentlichen die Spitze des Fußes mit den in ihr liegenden Schleimdrüsen beteiligt ist.

„GASSIES (1868) observed, that the animal voluntarily breaks the threads by which it has attached“ (ref. aus Zool. Record). REICHEL (1890) beobachtete dagegen, daß der Byssus vollständig abgestoßen wird, und er vergleicht seine Ablösung mit der Häutung bei Arthropoden. Er gibt an, daß im Freien bei den im Süßwasser lebenden Tieren alljährlich eine zweimalige Abstoßung stattfindet, „da die Tiere in der wärmeren Jahreszeit an der Oberfläche leben und erst mit Eintritt des Winters in die Tiefe wandern“, und nimmt an, daß die Temperatur die Ablösung bedinge. Auch durch Wasserentzug konnte REICHEL seine Exemplare im Aquarium zur Ablösung zwingen, während mir dies, wie bei *Mytilus*, nicht gelang. Erst wenn die Tiere in Fäulnis übergegangen waren, fielen sie ab. Aber vor jeder Ortsveränderung wird der Byssus einfach aus der Höhle gezogen und bleibt an der Aquariumswand befestigt zurück. Es findet also, wie auch REICHEL angibt, ein Zerreißen der Fäden nicht statt, und die spätern widersprechenden Angaben von BOUTAN (p. 305): „dans les Dreysènes, le procédé peut être mixte; les jeunes changent de place tantôt en détruisant les filaments, tantôt en expulsant le byssus tout entier“ kann ich nicht bestätigen. — Bei der Ablösung des Byssus findet eine Verletzung der Höhlenwand und der Falten nicht statt. REICHEL gibt an, daß mit der Abstoßung „eine sonderbare Veränderung“ der Byssushöhle verbunden sei, indem die Falten eine Reduktion erfahren sollen und damit die Fächerung

der Höhle verschwinden soll. Nach eingehender Prüfung muß ich dies für unrichtig erklären; die Falten bleiben stets vollkommen erhalten, und die Höhle wird auf keine Weise vereinfacht. Dies gilt übrigens für alle von mir untersuchten Byssiferen.

Die Befestigung des Byssus in der Höhle habe ich bereits erwähnt; doch möchte ich im Gegensatz zu REICHEL noch betonen, daß der Unterschied zwischen der großen, stark divergierenden Wurzel eines kräftig entwickelten Byssusstammes, welchen Tiere in natürlichen Verhältnissen fast ausnahmslos besitzen, und zwischen der Weite der Byssusscheide ziemlich beträchtlich ist. Wenn REICHEL glaubt, daß die „Sekretionstheorie gar keine Erklärung für diese Festigkeit, mit welcher der Byssus fest sitzt“ habe, so scheint er sich um die Aufgabe der kräftigen Byssusmuskeln gar nicht gekümmert zu haben, und daß ferner nach der Ablösung eines umfangreichen Byssus der neugebildete, aus nur wenig Fäden zusammengesetzte Byssus „bei weitem nicht so fest in der Höhle sitzen“ soll, spricht doch eher gegen als für eine cuticularen Gebilden zukommende Befestigung. Übrigens ist mir nie aufgefallen, daß ein wenig entwickelter Byssus viel weniger fest in der Höhle säße.

Auf ähnliche Weise wie bei *Arca barbata* (S. 486) habe ich bei *Dreissensia* festgestellt, daß überraschten Tieren der Byssus ausgezogen werden kann, während dies sonst nicht gelingt, da er von den Retractoren, welche an die Höhle ansetzen und in die Falten eindringen, und ferner von den in der Byssusscheide verlaufenden Muskelfasern festgehalten wird.

Meine Beobachtungen über das Anheften der Fäden stimmen mit denjenigen von CATTIE überein und weichen nicht von den von mir für *Mytilus* beschriebenen ab.

Vergleichender Teil.

I. Morphologie.

Die Aufgabe, die mannigfaltigen Byssusgebilde zu bilden und zu tragen, hat verschiedene, weitgehende Abänderungen der charakteristischen Beilform des Fußes der „Pelecypoden“ hervorgerufen. — Ursprünglich wird der Fuß eine einheitliche muskulöse Masse mit flacher Sohle dargestellt haben. — Bei den sehr alten, tiefstehenden Arciden bildet er eine plumpe Masse, deren Sohle höhlenartig eingestülpt ist. Auch sind Anfänge zu einer weitem Gliederung bereits

vorhanden; von dem die Höhle bergenden Hauptteil des Fußes erstreckt sich nach vorn ein Fortsatz, der eine kurze, tief eingeschnittene Rinne trägt. Dieser Fortsatz tritt im Laufe der Entwicklung mehr und mehr in den Dienst der Byssusbildung und gewinnt schließlich eine große Bedeutung. Er zieht sich lang aus, wird finger- oder zungenförmig und setzt sich von dem hintern Teile ab (Mytiliden); bei den Anomiaceen ist die Trennung in einen vordern und hintern Teil am weitesten gegangen (s. S. 517). Bei *Pecten varius*, *Pinna*, *Lima* übertrifft der vordere, rinnentragende Teil den hintern an Umfang, ist aber nicht deutlich von ihm abgesetzt; die Grenze zwischen beiden Teilen bildet die Höhlenöffnung.

In der Fußspitze finden sich in der Regel Vertiefungen, die ich durchweg als Trichter bezeichnet habe. Sie spielen alle bei der Locomotion eine Rolle. Bei den Arciden ist der Trichter einfach löffelförmig, ebenso bei den Mytiliden. Bei *Pecten* bildet er eine tiefe, konische Höhle, deren Wände bei *P. varius* gefaltet sind. Dieselbe feine Gliederung zeigt er bei *Anomia*. Bei *Lima* ist er reduziert und bildet nur noch einen seichten Spalt. Bei *Dreissensia* findet sich nur eine leichte Einbuchtung und bei *Pinna* fehlt jegliche Einsenkung.

Die Rinne durchzieht stets die ursprüngliche Ventralseite des Vorderfußes. Bei den meisten symmetrischen Muscheln liegt sie auf der morphologischen Unterseite; bei *Pecten* und *Anomia* ist sie infolge der pleurothetischen Lebensweise nach rechts verschoben, und bei den *Limidae* liegt sie sogar auf der Oberseite. Bei letztern hat der Fuß die bei *Pecten* begonnene Drehung vollständig ausgeführt; *Lima* ist eine sekundär symmetrische Muschel! — Die Rinne läßt einen innern, meist weitem von einem äußern Teile unterscheiden; beide Teile sind durch mehr oder weniger gut entwickelte Vorsprünge voneinander getrennt. Die Form wechselt bei den einzelnen Arten stark.

Vorn endet die Rinne entweder einfach spaltförmig (*Pecten* u. a.) oder mit einer Grube, die durch eine Querspalte nach außen geöffnet ist. In der Grube sammelt sich das Secret für die Haftplatte der Byssusfäden. In sehr hochentwickelten Byssusapparaten erfährt diese Grube eine Oberflächenvergrößerung, indem sich ihr Grund in lange zylindrische Schläuche ausstülpt, welche in die Drüsenmassen des Fußes eindringen. Bei *Modiola* finden sich zwei, bei *Mytilus* zahlreiche solcher Schläuche oder Kanäle. — Die Rinne führt in die Höhle, nur bei *Anomia*, bei welcher sie rudimentär ist, steht

sie nicht mehr mit der Höhle in Verbindung. Beim Eintritt in die Höhle fällt sie meist steil ab.

Die Höhle nimmt stets den hintern Teil des Fußes ein, auch bei *Anomia*. Je höher ein Byssusapparat entwickelt ist, desto reicher ist die Höhle durch Falten gefächert. Die Zahl der Falten gibt ein Maß für die Entwicklungshöhe des Organs. Bei beginnender Rückbildung des Apparats fallen zunächst die Falten einer Reduktion anheim. Sie stehen im allgemeinen in der Längsrichtung des Fußes und konvergieren gegen die Höhlenöffnung. Bei *Arca barbata*, *A. noae*, *A. lactea* und auch bei *Modiolaria* zeigen die Falten eine besondere Anordnung. — Bei den Arciden ist die Höhle weit nach außen geöffnet; bei den übrigen Formen hat sie sich bis auf eine enge Öffnung geschlossen. Bei Formen mit starkem, umfangreichem Byssus bildet sich ihre Mündung zu einer Byssusscheide aus. Am besten entwickelt ist eine solche bei *Pinna*, dann bei *Pecten varius*; auch bei den Mytiliden spielt sie noch eine wichtige Rolle. Bei *Anomia* ist sie flach ausgebreitet und bildet die „Ringmembran“.

II. Muskulatur.

Die Muskeln des Byssusapparats sind in morphologischem Sinne Fußmuskeln. Im einfachsten Falle finden sich zwei Paar symmetrisch gelegener Muskelbündel, ein vorderes schwächeres und ein hinteres kräftigeres Paar (Arciden, *Dreissensia*, *Pinna* u. a.). Die hintern inserieren sich gewöhnlich vor dem hintern Adductor, nur bei den Limiden hinter demselben (Zusammenhang mit der Drehung des Fußes?). — Bei *Pinna* finden sich ferner noch zwei dünne Muskeln, welche von der Ansatzstelle der hintern Retractoren aus in die Byssusscheide verlaufen und mit deren kräftiger Ausbildung in genetischen Zusammenhang zu bringen sind. — Bei den Mytiliden erfahren die hintern Retractoren eine fortschreitende Differenzierung: bei *Lithophagus* sind sie einfach (wohl sekundär), bei *Modiola* haben sie sich in mehrere Bündel gespalten, die in zwei bis drei Gruppen zusammenliegen; bei *Mytilus* bilden die Bündel zwei Gruppen, eine hintere (Musc. byssus posteriores) und eine obere (Musc. byssus posteriores); diese Trennung ist bei *Modiolaria* noch weiter gegangen: der Musculus byssus posterior ist nur ein dünnes Bündelpaar, das weit getrennt ist von dem mehrere Bündel umfassenden Musc. byss. superior.

Außerdem erhält bei den Mytiliden der mehr und mehr an Selbständigkeit gewinnende Vorderfuß (Propodium) zu ausgiebiger

Bewegung eigne Muskeln: die *Retractoires propedis*. Bei *Modiola* sind sie zarte, zerschlissene Bündel, die nicht bis zur Schale ziehen wie bei den andern Mytiliden. Bei *Lithophagus* sind sie einfach und zeigen einen nach vorn geschwungenen Verlauf, bei *Modiolaria* einen geraden wie bei *Mytilus*, bei welcher sie am kräftigsten ausgebildet sind. — Bei den übrigen Byssiferen, bei welchen der vordere Teil des Fußes keine eignen, gesonderten Muskeln besitzt, gehen von der vordern oder von den hintern oder von beiderlei Retractoren Muskelfasern in ihn ab.

Die vordern und die hintern Fußretractoren dienen bei fest-sitzender Lebensweise als Byssusmuskeln, indem sie im wesentlichen das Tier am Byssus festhalten, insbesondere die hintern, die um so kräftiger entwickelt sind, je mehr der Byssus zur Festheftung benutzt wird. Bei *Lima hians* und *L. inflata* sind die hintern ebenso zart wie die vordern, da der Byssus nur noch wenig zur Anheftung, dagegen zum Bau eines Versteckes benutzt wird.

Bei pleurothetischer Lebensweise treten Reduktionen ein. Zunächst verschwinden aus Mangel an Wirksamkeit die Muskeln, welche sich auf der dem Untergrunde aufliegenden Schale inserieren, und auch von den an die Oberschale ansetzenden Muskeln kann der vordere Retractor verschwinden. So findet sich bei *Pecten varius* nur noch der rechte hintere Fußretractor. Bei *Anomia* sind noch beide linken Retractoren vorhanden, der vordere und der hintere; letzterer zeigt bei ältern, mit Hilfe eines verkalkten Byssus dauernd fest-sitzenden Exemplaren eine sehr kräftige Ausbildung und meist eine Spaltung in 2 Bündel.

III. Drüsen.

Nach Lage, Struktur und Färbbarkeit des Inhalts lassen sich verschiedene Drüsengruppen unterscheiden:

1. Bei allen byssiferen Muscheln finden sich auf der Oberfläche des Fußes ausmündende, subepithelial gelegene Mucindrüsen. Ihre Verbreitung ist im wesentlichen auf die Stellen beschränkt, welche bei der Bewegung des Fußes einer Reibung ausgesetzt sind. Bei den Arciden nehmen sie fast die ganze Oberfläche des Fußes ein; bei den übrigen Formen sind sie auf die Fußspitze und die Rinnenseite des vordern Fußteiles beschränkt. — Bei *Pinna* finden sich auf der Oberfläche der Byssusscheide intraepithelial liegende Mucindrüsen. — Bei den Mytiliden finden sich im vordern Teile des Fußes außerdem acidophile peripher ausmündende Drüsen; bei *Modiola* sind

sie auf den Trichter beschränkt. — Von letztern lassen sich bei *Lithophagus* noch zwei in den Seitenwänden des Vorderfußes liegende acidophile Drüsenhaufen abgrenzen.

Die Trichterdrüsen stimmen bei den Arciden und Mytiliden mit den peripheren Mucindrüsen überein; bei *Pecten* und *Lima* finden sich nach Form und Inhalt von den peripheren Mucindrüsen verschiedene, aber wohl aus ihnen hervorgegangene Trichterdrüsen.

Die basophilen Rinnendrüsen, welche im äußern Teile der Seitenwand der Rinne liegen und vor allem auf den Vorsprüngen ausmünden, welche den innern von dem äußern Teile der Rinne trennen, weichen meist von den peripheren Mucindrüsen ab, dürften aber auch aus ihnen hervorgegangen sein. — Hierher gehören auch die bei den Arciden auf der Innenwand der Höhle unterhalb den acidophilen Höhlendrüsen ausmündenden Drüsenzellen und die bei *Anomia* in der „Ringmembran“ liegenden basophilen Drüsen.

Alle seither genannten Drüsen nehmen keinen Anteil am Aufbau des Byssus.

Für die Byssusbildung am wichtigsten sind die acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen, welche eine große zusammenhängende Drüsenmasse bilden. Die Höhlendrüsen sind mit Ausnahme von *Arca* feinkörniger als die Rinnendrüsen, und letztere lassen bei *Pecten* und den Mytiliden noch weiter einen grobkörnigen und einen feinkörnigen Teil unterscheiden.

Die Rinnendrüsen münden stets nur in den innern Teil der Rinne ein und bilden allein den fadenförmigen Teil des Byssus.

Die zu Beginn der Rinne gelegenen, die Haftplatte der Fäden bildenden acidophilen Drüsen zeigen ausnahmslos gewisse Unterschiede von den übrigen acidophilen Rinnendrüsen, sind aber bei *Pecten*, *Lima*, *Dreissensia*, *Lithophagus* nicht scharf von ihnen zu sondern. Dies ist bei *Mytilus* und *Modiola* leicht möglich (Kanaldrüsen); bei *Modiola* hat sogar eine örtliche Trennung stattgefunden.

Die acidophilen Höhlendrüsen finden sich in recht verschiedener Ausdehnung im Bereich der Höhle. Bei *Arca* liegen sie in den Seitenwänden und münden nur in die äußern Winkel der Fächer ein, ebenso bei *Modiolaria*. Bei *Pecten* ziehen sie über die Höhle hin und münden nur in die oberen Winkel der Fächer. Bei *Lima* treten sie nur von vorn an die Höhle heran, umgeben diese also nicht. Bei *Pinna* verlaufen sie am Grunde der 4 Fächer bis ans Ende der Höhle. Bei den Mytiliden umgeben sie zunächst die Byssusscheide stets im ganzen Umfange, ferner die Höhle entweder

vollständig (*Mytilus*) oder nur teilweise; bei *Dreissensia* finden sie sich fast im ganzen Bereich der Höhle. — Hierher gehören auch die bei jungen Anomien fast die ganze Innenwand der Höhle einnehmenden, bei erwachsenen Anomien auf eine schmale, ringförmige Zone beschränkten, in der Nähe des Randes der Ringmembran liegenden acidophilen Drüsen.

Nur bei den Arciden und Mytiliden finden sich besondere, kleine, feinkörnige, acidophile Faltendrüsen. Vielleicht sind sie nur modifizierte acidophile Höhlendrüsen; bei *Dreissensia* ist dies sicher der Fall. Bei jungen Anomien spielen sie eine wichtige Rolle und sind in großer Menge vorhanden, bei erwachsenen sind sie auf spärliche Reste reduziert. — Bei den übrigen Byssiferen fehlen besondere Faltendrüsen. Bei *Pecten* und *Lima* liegen in den Falten nur basophile Drüsen.

Die basophilen Höhlendrüsen kommen in verschiedener Ausbildung und Verbreitung vor. Zahlreich sind sie bei *Arca*, *Pinna*, *Pecten* und besonders bei *Lima*. Bei *Modiolaria* münden sie wie bei *Arca* nur in die innern Winkel der Byssusfächer ein, bei *Pecten* nur in die untern, nicht in die obern wie bei *Lima*. — Bei den übrigen Mytiliden finden sie sich auf verschiedenen Stufen der Rückbildung. Noch zahlreich erscheinen sie bei *Mytilus* hinter und über der Höhle; bei *Modiola* sind sie spärlich im untern Teile der Höhle vorhanden, und bei *Lithophagus* fehlen sie fast vollständig. — Bei *Dreissensia* finden sich keine basophilen Höhlendrüsen. — Bei *Anomia* finden sie sich in geringer Zahl; sie werden bei erwachsenen Anomien von besonders basophilen Faltendrüsen, die in großer Zahl auftreten, ersetzt.

Bei *Modiolaria* findet sich noch eine eigenartige, vor und über der Höhle gelegene, große, basophile Drüsengruppe.

Die acidophilen, als Rinnen-, Höhlen-, Kanal- und Faltendrüsen unterschiedenen Drüsengruppen liefern die eigentliche Byssussubstanz; die basophilen Höhlendrüsen liefern ein Secret, welches einzelne Byssusteile nur überzieht oder sie auch verkittet, wie bei *Pinna*, *Pecten* u. a.

IV. Epithel.

Die ganze innere Oberfläche des Byssusapparats: der innere Teil der Rinne, die Rinnengrube und die von ihr ausgehenden Kanäle, ferner die Byssusscheide, die Höhle und die ganze Oberfläche der Höhlenfalten, ist mit einem einschichtigen Wimperepithel bekleidet. Die Wimpern sind sämtlich beweglich. Im einzelnen unterliegt die

Ausbildung des Epithels verschiedenen Veränderungen. Es sei hier nur erwähnt, daß im Ausmündungsbereich der acidophilen Rinnen- und Höhlendrüsen das Epithel eine Umbildung erfährt, die mit der besondern Art seiner Leistung an diesen Stellen zusammenhängt. Ein anderes Verhalten zeigt es im Ausmündungsbezirk der basophilen Höhlendrüsen, auf den Falten, usw.

Nie weist das Epithel einen secretorischen Charakter auf, und nie liefert es cuticulare Bildungen, die am Aufbau des Byssus oder auch nur an seiner Befestigung in der Höhle beteiligt sind. — Eine einzige Ausnahme machen erwachsene Anomien, bei welchen das Epithel der Ringmembran, soweit es dem verkalkten Byssus anliegt, der Wimpern entbehrt und die Kalkkörnerzellen enthält.

V. Der Byssus.

Er ist in der Regel kein einfaches, sondern ein zusammengesetztes Gebilde; er entsteht nicht durch einmalige Secretion, sondern ist das Ergebnis mehrerer nacheinander erfolgender Secretionen. Mit Ausnahme der Arciden und Anomien bildet er ein Kompositum getrennt gebildeter „Fäden“, die vorn eine Haftplatte tragen und hinten zu der in der Byssusscheide und Höhle steckenden „Wurzel“ verbreitert sind.

Die Byssusfäden weisen nur selten Fadenform auf; sie sind meist abgeplattet, häufig bandförmig. Ihre Länge und Dicke wechselt stark; die längsten besitzt *Pinna*, die kürzesten *Lithophagus*. — Ihre Gestalt entspricht derjenigen des innern Teiles der Rinne, in welchem sie gebildet werden und zwar allein aus dem Secret der (grobkörnigen und feinkörnigen) acidophilen Rinnendrüsen. Bei ihrer Bildung wird die Rinne nach außen abgeschlossen.

Gegen ihre Anheftungsstelle verbreitern sich die Fäden meist und gehen allmählich in die verschieden geformte Haftplatte über. Diese wird nur aus dem Secret der zu Beginn der Rinne gelegenen modifizierten acidophilen Rinnendrüsen (Kanaldrüsen bei *Modiola* und *Mytilus*) gebildet. Die breiten Fäden von *Pecten varius* besitzen eine große, lange Haftplatte, denn *Pecten* fehlt eine Querspalte, und die betreffenden Drüsen münden auf einer längern Strecke auf der ganzen Seitenwand des vordern, spaltförmigen Teiles der Rinne aus.

Wurzel. Mit dem Eintritt in die Höhle teilen sich die Fäden entweder wie die Rinne sofort in die Wurzelfasern auf (*Pinna*), oder

sie verbreitern sich, ehe sie sich in die feinen, in die Fächer der Byssushöhle eingreifenden Wurzelfasern spalten, blattförmig (*Dreissensia*, *Lima*, *Pecten*), oder sie gehen zunächst in einen röhrenförmigen Teil über (Mytiliden). Die Gestalt der Wurzel ergibt sich aus der Form der Byssusscheide und -höhle und aus der Verteilung der sie im wesentlichen secernierenden acidophilen Höhlendrüsen. Der untere blattförmige oder röhrenförmige Teil der einzelnen Fadenwurzeln wird in der Byssusscheide gebildet, und da bei *Mytilus* die acidophilen Höhlendrüsen auf dem ganzen Umfange derselben ausmünden, entsteht eine Röhre. Aus ähnlichem Grunde kommt bei *Pecten* ein flaches, bei *Dreissensia* ein wellig gekrümmtes Blatt zustande. Die Wurzelfasern, welche dem blatt- oder röhrenförmigen Wurzelteile aufsitzen, werden in den Winkeln der Fächer gebildet, entweder nur in den obern oder vordern (*Pecten*, *Lima*) oder in allen (Mytiliden).

Jeder Faden mit Haftplatte und Wurzel entsteht durch eine einzige, gleichzeitig in der Rinne und in der Höhle stattfindende Secretion, also aus einem Guß.

Bei den Arciden und bei *Anomia* vertreten die Stelle der Fäden breite Schichten, die auch, wie die Fäden, oben einen Kranz von Wurzelfasern, welche in den Fächern der Höhle gebildet werden, tragen. Bei *Arca* überlagern sich die winklig gebogenen Schichten innig von vorn, umfassen sich aber nicht vollständig wie bei jungen Anomien. Bei Anomien geht später die Schichtung mit der Verkalkung verloren. — Gegenüber den Fäden stellen die Schichten einen primitivern Zustand dar.

Wurzel, Stamm und Rinde des Byssus. Durch Vereinigung der Fadenwurzeln entsteht die Wurzel des Byssus; diese besteht in der Regel aus dünnen Lamellen, welche durch Zusammenlagerung der in je einem Fache der Höhle liegenden Wurzelfasern zustande kommen. Wurzellamellen finden sich auch bei *Arca* und *Anomia*, nur bei *Pinna* bleiben die Wurzelfasern isoliert. — Von der Menge der einen Byssus zusammensetzenden Fäden und von der Gestalt ihrer Wurzel hängt es ab, ob sich ein „Stamm“ unterscheiden läßt. Am ausgeprägtesten findet sich ein solcher bei den Mytiliden, und er besteht hier entweder nur aus den röhrenförmigen, sich konzentrisch umschichtenden Teilen der Fadenwurzeln (*Lithophagus*) oder aus diesen und den zu den Wurzellamellen vereinigten Wurzelfasern, welche dann das Innere des Stammes einnehmen (*Mytilus*, *Modiola*). Bei *Dreissensia*, *Pecten* u. a. wird er aus den sich nur

einseitig umfassenden, verbreiterten Wurzelteilen gebildet. — Der Stamm von *Arca* und *Anomia* ist sehr kräftig entwickelt, entspricht aber nicht ganz demjenigen der zuvor genannten Byssiferen. — *Pinna* fehlt ein Stamm; die Fadenwurzeln werden auf andere Weise vereinigt.

Am Stamme hat nun MÜLLER noch eine „Rinde“ unterschieden, und er versteht darunter, wenn von *Arca* abgesehen wird, die sich überdeckenden blatt- oder röhrenförmigen Wurzelteile. Man kann demnach eine einseitig und eine allseitig den Stamm umgebende Rinde unterscheiden. Erstere findet sich bei *Dreissensia*, *Pecten*, (*Arca*), letztere bei *Modiola*, *Mytilus*.

An der Vereinigung der einzelnen Byssusteile kann sich ferner das Secret der basophilen Höhlendrüsen beteiligen. Bei *Pinna* spielt es ohne Zweifel eine wichtige Rolle. Ebenfalls in reichlicher Menge findet es sich bei *Pecten* und *Lima*; auch bei *Arca* ist es vorhanden und leicht zu erkennen, spielt aber schon eine geringere Rolle. Noch mehr gilt dies für die Mytiliden: bei *Mytilus* und *Modiolaria* noch deutlich wahrnehmbar; ist es bei *Modiola* und *Lithophagus* im Byssus nicht mehr festzustellen; doch weisen im hintern Teile der Höhle, allerdings in geringer Zahl, liegende basophile Drüsen noch auf eine spärliche Abscheidung hin.

Sieht man von dem Secret der acidophilen Faltendrüsen ab, das nur eine untergeordnete Rolle spielt (*Anomia* ausgenommen), so finden sich im Byssus meist zwei verschiedene Substanzen, eine acidophile, welche die Byssussubstanz im eigentlichen Sinne bildet, und eine basophile, welche in mehreren Fällen an der Verbindung der aus ersterer gebildeten Byssusteilen beteiligt ist, also als Kittsubstanz dient. Außerdem wird sie zur Vermeidung schädlicher Reibung zwischen dem Byssus und dem Epithel der Höhle dienen. Nach A. MÜLLER (1837) muß „der Physiolog das Dasein einer solchen Substanz schon a priori vermuten“; er hat sie auch bei einigen Formen beobachtet und bezeichnet sie im Gegensatz zu der „Byssusmaterie“ als „Verbindungsmaterie“. Doch schreibt er ihr eine andere Aufgabe zu, nämlich (p. 14), „daß sie die Verbindung mit dem Körper des Tieres vermittele“ und (p. 33) „die Byssusmaterie . . . einhüllt, und ihr zum festen Ansatzpunkte dient“. Auf die Befestigungsweise des Byssus in der Höhle werde ich im folgenden Abschnitt eingehen, und es sei nur erwähnt, daß von einer Verwendung des Secrets der basophilen Höhlendrüsen im Sinne MÜLLER'S streng genommen nicht die Rede sein kann. Außerdem faßt A. MÜLLER

unter der Bezeichnung „Verbindungsmaterie“ Produkte recht verschiedener Entstehung zusammen (*Dreissensia*, *Arca* usw.).

VI. Biologie.

Der Byssus dient meist zu vorübergehender, selten zu dauernder Festheftung. Bei *Lima hians* und *L. inflata* wird er außerdem zur Anfertigung eines Versteckes (Nestes) verwendet.

Die Anheftung am Untergrunde geschieht bei fädigem Byssus mit Hilfe von Secret, das durch den vordern Teil der Rinne, meist durch eine Querspalte, in weichem, klebrigem Zustande austritt, durch den Spinnfinger platt gedrückt wird und bei Berührung mit dem Seewasser sich verfestigt und dabei die Fäden mit dem Untergrunde fest verkittet. — Der massige Byssus der Arciden und Anomien sitzt mit seiner ganzen untern breiten Fläche auf.

Das Festhalten am Tierkörper ist im wesentlichen eine Wirkung der Gestalt sowohl des Byssus als der ihn aufnehmenden Höhle und besonders der kräftigen Muskulatur, in welche die Höhle eingesenkt ist. Ferner kommt die Schwellbarkeit einzelner Teile in Betracht. Der Byssus hängt frei in der Höhle, eine Anheftung mit Hilfe von Muskelfasern, von cuticularen Bildungen oder von Secret besteht in keinem Falle. Da der Innenraum der Höhle und die in ihm steckende Byssuswurzel stets umfangreicher ist als die Höhlenöffnung und der durch sie austretende Teil des Byssus, hält derselbe ohne ein Anheftungsmittel in der Höhle, und durch Kontraktion der Byssusmuskeln und Schwellung der Höhlenfalten kann er sehr stark eingeklemmt werden. — Die Schalen wirken, wie Versuche zeigen, beim Festhalten des Byssus in der Regel nicht mit; sie besitzen einen Ausschnitt, der häufig zu weit ist, um den Byssus einklemmen zu können, oder auch zu eng sein kann (*Mytilus*, *Modiola*), um den Byssusstamm zwischen den Schalenklappen überhaupt hervortreten zu lassen. Der Stamm wird dann meist abgequetscht, und nur die Fäden treten durch (s. dagegen *Pinna*, *Pecten* usw.).

Die Byssiferen behalten zeitlebens die Fähigkeit der Ortsveränderung. Ältere Anomien und *Pinna* üben sie zwar nicht mehr aus, doch kann auch bei ihnen wie bei allen Byssiferen der Fuß noch zur Locomotion benützt werden. Bei derselben spielt der Trichter eine wichtige Rolle, und sie erfolgt allgemein so, daß der Fuß weit ausgestreckt, dann der Trichter an den Fremdkörper angelegt und das Tier durch Kontraktion der Fußmuskeln nachgezogen wird. Dabei berührt nur die Fußspitze (*Pecten*, *Lima* u. a.) oder auch

noch andere Teile des Fußes (*Arca*) den Boden, aber nie wird die Rinnenseite des Fußes flach ausgebreitet und als Kriechsohle benützt.

Beim Emporziehen an steilen Wänden (Klettern) greift der Byssus unterstützend ein, indem er dem Tiere Halt und Ruhe auf der Wanderung bietet; nie dient aber der Byssus selbst als Mittel zur Locomotion, etwa durch Verkürzung und Verlängerung der Fäden u. a. (s. Anm. 495).

Vor jeder Ortsveränderung muß der Byssus abgelöst werden. Es handelt sich dabei um keine Ablösung vom Untergrunde, auch um kein Zerreißen der Fäden oder Byssuslamellen, sondern um ein vollständiges Entfernen des ganzen, jeweils vorhandenen Byssus aus der Höhle, ohne daß dabei Verletzungen oder irgend welche Veränderungen in der Höhle stattfänden. Sie wird ermöglicht durch Erschlaffung der ihn einklemmenden Muskulatur, durch Erweiterbarkeit des Höhlenausgangs und Nachgiebigkeit der Byssuswurzel, die beim Herausziehen leicht gefaltet werden kann. Ferner mag die Abscheidung schleimigen Secrets durch die basophilen Höhlendrüsen, wenigstens in einigen Fällen, und der Wimperschlag des Höhlenepithels fördernd mitwirken.

(Abgeschlossen am 30. April 1908.)

Literaturverzeichnis.

Die mit * bezeichneten Arbeiten sind mir nur durch Referate zugänglich gewesen.

1. ANTHONY, R., Influence de la fixation pleurothétique sur la morphologie des Mollusques acéphales dimyaires, in: Ann. Sc. nat. (9), Zool., Vol. 1, 1905.
2. BARROIS, TH., Les glandes du pied et les pores aquifères chez les Lamellibranches, Lille 1885.
- *3. —, (Verschiedene Mitteilungen über Byssusdrüsen bei Lamellibranchiaten), in: Bull. sc. Dép. Nord (2), année 2 (1879), No. 1, 7, 8, 9, 10 u. (2), année 3 (1880), No. 5.
- *4. DE BLAINVILLE, H. M. D., Manuel de Malacologie et de Conchyliologie, contenant etc., Paris, p. 115—116, 1825.
5. BOURNE, G. C., On the structure of Aenigma aenigmatica CHEMNITZ, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 51, p. 253—295, 1907.
6. —, On Jousseaumia, in: Report Pearl Oyster Fisheries and mar. Biol. Gulf of Manaar, Vol. 5, p. 243—266, 1906.
7. BOUTAN, L., Zoologie descriptive, Vol. 2, Acéphales: Mytilus edulis, Paris 1900.
8. —, Recherches sur le byssus des Lamellibranches, in: Arch. Zool. expér. (3), Vol. 3, p. 297—338, 1895.
- *9. —, Sur le mode de fixation des Acéphales à l'aide du Byssus, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 120, p. 208—210, 1895.
10. BRONN, H. G., Die Klassen und Ordnungen der Weichthiere, Vol. 3, Abt. 1, Leipzig 1862.
11. CARRIÈRE, J., Die Drüsen im Fusse der Lamellibranchiaten, in: Arb. zool.-zoot. Inst. Würzburg, Vol. 5, p. 56—93, 1882.

12. CATTIE, J. TH., Les Lamellibranches recueillis dans les courses du „Willem Barrents“, durant les mois de Mai à Septembre 1880 et 1881, in: Bijdr. Dierk. Nat. Artis Mag., Afl. 13, 1886.
13. —, De la manière dont les Lamellibranches s'attachent à des corps étrangers, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver., Vol. 6, p. 56—63, 1885.
14. CUVIER, G., Leçons d'Anatomie comparée, Paris, Vol. 4, 5, 1805.
- * 15. FISCHER, P., Sur le byssus de *Pecten varius*, in: Journ. Conchyliol., Vol. 15 (Sér. 3, Vol. 7), p. 107—108, 1867.
- * 16. GASSIES, (Beitrag zur Biologie von Dreissena), *ibid.*, Vol. 16, p. 17, 1868.
17. v. HEIDE, A., Anatomie Mytuli. Belgicé Mossel etc. Amstelodami 1683.
18. HERDMAN, W. A., Anatomy of the Pearl Oyster (*Margaritifera vulg. SCHUM.*), in: Rep. Pearl Oyster Fisheries and mar. Biol. Gulf of Manaar, Vol. 2, p. 36—37, 1904.
19. HORST, R., Ist der Byssus eine Cuticularbildung?, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 2, p. 248—259, 1889.
20. v. IHERING, H., Ueber Anomia, nebst Bemerkungen zur vergl. Anatomie der Muskulatur bei den Muscheln, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30, Suppl., p. 13—27, 1878.
- * 21. JOBERT, De la formation du byssus chez quelques Mollusques acéphales, in: Rev. Trav. sc., Vol. 12, p. 396—398, 1892.
- * 22. —, Recherches sur le byssus des Mollusques bivalves, in: CR. Soc. Biol. (7), Vol. 3, p. 75, 1882.
- * 23. KELLOGG, J. L., Some notes from a study in the morphology of the Lamellibranchiata, in: Johns Hopkins Univ. Circ., Vol. 11, p. 80—83, 1892.
- * 24. DE LACAZE-DUTHIERS, H., Cours professés à la Sorbonne, Paris 1879.
25. —, Mémoire sur l'organisation de l'Anomie (*Anomia ephippium*), in: Ann. Sc. nat. (4), Zool., Vol. 2, p. 5—35, 1854.
26. —, Description du gîte des Limes, *ibid.* (5), Zool., Vol. 4, p. 347—352, 1865.
27. LANG, A., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Tiere, Mollusca, 2. Aufl., bearb. v. K. HESCHELER, p. 175—178, 1900.
- * 28. LESSER, F. C., Testaceo-theologia, Leipzig 1744.
29. LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt 1857.
30. —, Kleine Mittheilungen zur thierischen Gewebelehre, in: Arch. Anat. Physiol., p. 302—303, 1854.
31. LIST, TH., Die Mytiliden des Golfes von Neapel, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 27, 1902.

32. MÜLLER, A., Ueber die Byssus der Acephalen usw., in: Arch. Naturg., Jg. 3, Bd. 1, p. 1—39, 1837.
33. MÜLLER, F., Untersuchungen über die Bildung und Structur der Schalen bei den Lamellibranchiaten, 1885.
34. MÜLLER, JOH., De glandularum structura, Lipsiae 1830.
35. v. NATHUSIUS-KÖNIGSBORN, Untersuchungen über nichtcelluläre Organismen, Berlin 1877.
- * 36. OSBORN, H. L., The byssal organ in Lamellibranchs, in: Amer. Naturalist, Vol. 20, 1882.
37. PAGENSTECHER, H., Allgemeine Zoologie, Vol. 4, 1881.
38. PELSENEER, P., Contribution à l'étude des Lamellibranches, in: Arch. Biol., Vol. 11, p. 147—312, 1891.
39. POLI, J. X., Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatomico, Parmae, Vol. 1, 2, 1791—1825.
40. DE PROCÉ, M., Observations sur la Moule commune, in: Ann. Sc. nat. (2), Zool., Vol. 18, 1842.
- * 41. PURDIE, A., Studies in biology for New Zealand Students, No. 3. The anatomy of the common Mussels, in: New. Zeal. colon. Mus. Geol. Surv. Dep., 1887.
42. DE RÉAUMUR, R. A. F., Des différentes manières dont plusieurs espèces d'animaux s'attachent au sable, aux pierres, et les uns aux autres, in: Histoire de l'Acad. royale des Sciences, Paris, p. 108, 1730.
43. REICHEL, L., Ueber die Bildung des Byssus der Lamellibranchiaten, in: Zool. Beiträge (A. SCHNEIDER), Vol. 2, p. 107—132, 1890, auch Inaug.-Diss., Breslau 1888.
44. —, Ueber das Byssusorgan der Lamellibranchiaten, in: Zool. Anz., Jg. 10, p. 488—490, 1887.
45. SABATIER, A., Études sur la Moule commune (*Mytilus edulis* L.), in: Mém. Acad. Sc. Lett. Montpellier, Vol. 8. Als: Anatomie de la Moule commune, in: Ann. Sc. nat. (6), Vol. 5, p. 1—132, tab. 1—9, 1877.
46. v. SIEBOLD, K. TH., Lehrbuch der vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere, Berlin 1848.
47. SLUITER, C. PH., Ueber die Bewegung einiger tropischer Mollusken und Ophiuren, in: Tijdschr. nederl. dierk. Ver. (2), Vol. 3, p. 170—184, 1892.
- * 48. STEENSTRUP, J., On Anomias Stilling til Muslingerne og Terebratulerne, in: Overs. vidensk. Selsk. Forhandl., p. 86—90, 1848.
49. THIELE, J., Beiträge zur Kenntnis der Mollusken. III. Ueber Hautdrüsen und ihre Derivate, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, p. 632—670, 1897.
50. —, Zur Phylogenie des Byssusapparates der Lamellibranchier, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., Vol. 2 (Berlin), p. 52—57, 1892.

51. TULLBERG, T., Ueber die Byssus des *Mytilus edulis*, in: *Nova Acta Soc. sc. Upsala* (3), Festschriftband zum Jubiläum, 1877.
52. VAILLANT, L., Recherches sur la famille des Tridacnides, in: *Ann. Sc. nat.* (5), Zool., Vol. 4, p. 110, 1865.
53. WAGNER, R., Lehrbuch der vergl. Anatomie, Leipzig, p. 270, 1834—1835.

Erklärung der Abbildungen.

Allgemein (auch für die Textfiguren) gültige Bezeichnungen.

<i>A</i> Adductor	<i>Ka</i> Kanal
<i>A. a</i> Adductor anterior	<i>K. Dr</i> Kanaldrüsen
<i>A. p</i> Adductor posterior	<i>Kie</i> Kiemen
<i>a. H</i> acidophile Höhlendrüsen	<i>l</i> Lacune
<i>a. F</i> acidophile Faltendrüsen	<i>li</i> Lippe
<i>a. R</i> acidophile Rinnendrüsen	<i>m</i> } Muskulatur
<i>a. S</i> acidophiles Secret	<i>M</i> } Muskulatur
<i>ä. R</i> äußerer Teil der Rinne	<i>n</i> Nerv
<i>B</i> Byssus	<i>n. p</i> Pedalnerven
<i>B. f</i> Byssusfaden	<i>o</i> oben
<i>B. w</i> Byssuswurzel	<i>ph</i> Phagocyte
<i>B. w. l</i> Byssuswurzellamellen	<i>p. M (p. Dr)</i> periphere Mucindrüsen
<i>B. S</i> Byssusscheide	<i>R</i> Rinne
<i>B. st</i> Byssusstamm	<i>R. g</i> Rinnengrund
<i>b. Dr</i> basophile Drüsen	<i>R. gr</i> Rinnengrube
<i>b. H</i> basophile Höhlendrüsen	<i>r. (b.) a</i> Retractor (byssus) anterior
<i>b. R</i> basophile Rinnendrüsen	<i>r. (b.) p</i> Retractor (byssus) posterior
<i>b. S</i> basophiles Secret	<i>r. pr</i> Retractor propedis
<i>F</i> Falte	<i>r. (b.) s</i> Retractor (byssus) superior
<i>f</i> Byssusfach	<i>S</i> Secret
<i>G</i> Grube	<i>T. Dr (J. Dr)</i> Trichterdrüse
<i>H</i> Höhle	<i>Tr</i> Trichter
<i>h</i> hinten	<i>u</i> unten
<i>Ho</i> Hoden	<i>v</i> vorn
<i>H. ö</i> Höhlenöffnung	<i>W</i> Wulst
<i>H. w</i> Höhlenwand	<i>Wi</i> Winkel
<i>i. R</i> innerer Teil der Rinne	<i>w. l</i> Wurzellamellen

Alle Schnitte wurden mit dem ABBE'schen Zeichenapparat auf Objektischhöhe bei den angegebenen Systemen entworfen. — Auf Tafel 33—36 sind durchgehends die peripheren Mucindrüsen blau, alle übrigen baso-

philen Drüsen und ihr Secret violett, die acidophilen Drüsen (und ihr Secret gelb und zwar die grobkörnigen Drüsen stärker gelb als die feinkörnigen angeben.

Tafel 31.

Fig. 1. *Arca barbata* L. Von der linken Seite. 3 : 2.

Fig. 2 und 3. *Arca barb.* L. 2 verschieden geformte Byssus. 2 : 1.

Fig. 4. *Arca barb.* L. Epithelzellen einer Falte, von der Fläche gesehen. ZENKER'sches Gemisch. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$ (420 : 1).

Fig. 5. *Arca tetragona* POLI. Frontalschnitt durch den mittlern Teil des Stammes eines 3schichtigen Byssus. LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 6. *Arca tetr.* POLI. Frontalschnitt durch den Ausgang der Byssushöhle mit Byssus. LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 7. *Pecten varius* L. Von der rechten Seite. Fußmuskel (*r. p. d*) freigelegt. 1 : 1.

Fig. 8. *Lima inflata* L. Vorderer Teil des Fußes. 3 : 2.

Fig. 9. *Pinna nobilis* L. Von der linken Seite. *f* die durch die hintern Fußretractoren hindurchscheinenden Fächer. Stark verkleinert.

Fig. 10. *Anomia ephippium* L. Von der untern (rechten) Seite. Byssus entfernt, so daß die Höhlenfalten und die Ringmembran (*R. M*) mit ihren Zapfen sichtbar sind. *r. a. s* vorderer linker Fußretractor, *r. p. s* hinterer linker Fußretractor, *lig* Ligament. Erwachsenes Exemplar. 5 : 2.

Fig. 11. *Anomia eph.* L. Verkalkter Byssus. *P* Poren der Byssusplatte. 3 : 1.

Fig. 12. *Anomia eph.* L. Querschnitt durch einen entkalkten Byssus (nach der in Fig. 11 angegebenen Durchschnittslinie). *B. w. l* Byssuswurzellamellen, *B. st* Byssusstamm, *B. pl* Byssusplatte, *P* Poren derselben. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 13. *Anomia eph.* L. Flächenschnitt durch einen entkalkten Byssus. Bezeichnung wie bei Fig. 12. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 14. *Anomia eph.* L. Epithelzapfen (*E*) in der Pore eines Byssus steckend und diese durch das Secret der Kalkkörnierzellen (*K. z*) schichtweise (*K. s*) anfüllend. Subl. ohne Eisess., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 15. *Anomia eph.* L. Querschnitt durch den in einer Pore eines verkalkten Byssus steckenden Epithelzapfens (*E*). *K. s* die schichtweise abgesetzte, die Pore allmählich erfüllende Kalksubstanz, *K. z* die das kalkhaltige Material führenden Zellen. CARNOY's Gemisch (ohne Eisessig), ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 16. *Anomia eph.* L. Tangentialschnitt durch einen noch nicht verkalkten, nur aus acidophilem Secret bestehenden Byssus, deutlich den geschichteten Aufbau zeigend. ZEISS Ok. 2, Obj. A. 56 : 1.

Fig. 17. *Mytilus edulis* L. Oberer Teil eines zusammengesetzten Byssus. Halbschematisch. 5 : 1.

Fig. 18. *Lithophagus lithophagus* L. Frontalschnitt durch die Byssushöhle. ZEISS Ok. 1, Obj. A. 56 : 1.

Tafel 32.

Fig. 19. *Arca barbata* L. Teil des untern Endes der mittlern Falte des Byssuswulstes. *a. F* acidophile Faltendrüsen, *gr* deren zwischen den Epithelzellen austretende feine Granula; *a* Teil eines noch nicht verfestigten Byssus mit großen, noch unverquollenen, aus den acidophilen Höhlenwanddrüsen (s. Fig. 20) stammenden Granula. Subl. + 5 % Eisess., T.-Tr., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 20. *Arca barb.* L. Teil der Seitenwand der Byssushöhle mit hier ausmündenden Höhlendrüsen (*a. H*), *gr* deren zwischen den Epithelzellen austretende große Granula. Subl. + 5 % Eisess., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 21. *Mytilus galloprovincialis* LAM. Querschnitt durch einen Kanal und seine Umgebung. Subl. + 5 % Eiseiss., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 22. *Anomia ephippium* L. Querschnitt durch den Rand der Ringmembran (s. Text S. 524). *b* basophile Drüsen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 23. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch ein Byssusfach der Höhle. Die aus acidophilem Secret bestehenden Fadenwurzeln (*a. S*) werden von basophilem Secret (*b. S*) eingehüllt. Subl. + 5 % Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. $17/_{12}$. 420 : 1.

Fig. 24. *Mytilus edulis* L. Teil einer Falte der Byssushöhle und 2 Byssuswurzellamellen (*B. w. l*) quergeschnitten. K_1 Kerne der die Falte bekleidenden Epithelzellen, K_2 Kern einer Bindegewebszelle. Subl. + 5 % Eisess., HEID. Eis.-Häm., ZEISS Komp. Ok. 8, Obj. 1,3.

Fig. 25. *Anomia ephippium* L. Partie aus der Höhle eines jungen Tieres mit noch unverkalktem Byssus. *a. F* die in großer Zahl zwischen den Epithelzellen ausmündenden acidophilen Faltendrüsen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. E. 270 : 1.

Fig. 26. *Lima hians* GMEL. Querschnitt durch eine Höhlenfalte mit Byssuswurzellamellen. Subl. + 5 % Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. E. 340 : 1.

Tafel 33.

Fig. 27. *Arca barbata* L. Frontalschnitt durch den untern Teil der Byssushöhle; der Byssuswulst (*W*) ist eben noch angeschnitten. Ohne Byssus. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. II, Obj. 1. 22 : 1.

Fig. 28. *Arca barb.* L. Frontalschnitt durch den obern Teil der Byssushöhle desselben Tieres wie in Fig. 27. Ohne Byssus. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 29. *Arca barb.* L. Acidophile Höhlendrüsen mit zusammengesetzten (?) Granula. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. $17\frac{1}{12}$. 530 : 1.

Fig. 30. *Arca barb.* L. Querschnitt durch den vordern Teil des Fußes. ZENKER'sches Gemisch. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 31. *Arca barb.* L. Querschnitt durch die Byssushöhle. Ohne Byssus. V Vorsprung, welcher den äußern Teil der Höhlenwand von dem innern, auf welchem die acidophilen Höhlendrüsen ausmünden, trennt. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 32. *Arca barb.* L. Teil eines Querschnitts durch den Byssus zur Demonstration seiner Schichtung und des Anteils der basophilen Höhlendrüsen (*b. S*) und der acidophilen Faltendrüsen (*F. S*). CARNOY, Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. C. 180 : 1.

Fig. 33. *Arca lactea* L. Querschnitt durch die Byssushöhle mit frisch gebildetem, einfachem Byssus. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 34. *Arca lactea* L. Querschnitt durch den untern Teil der Byssushöhle, sonst wie Fig. 35.

Fig. 35. *Arca lactea* L. Querschnitt durch den obern Teil der Byssushöhle. Ohne Byssus; kurz vor der Secretion eines Byssus konserviert mit Subl. + 5% Eisess.; Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 36. *Arca tetragona* L. Querschnitt durch die Byssushöhle mit 3schichtigem Byssus (*I, II, III*). *b. S* basophiles Secret, in geringer Menge zwischen dem von den Faltendrüsen (*a. F*) abgeschiedenen acidophilen Secret. Subl. + 5% Eis., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Tafel 34.

Fig. 37. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den Trichter.

Fig. 38. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den vordern spaltförmigen Teil der Rinne.

Fig. 39. *Pecten varius* L. Querschnitt durch den mittlern Teil der Rinne.

Fig. 40. *Pecten varius* L. Querschnitt durch die Byssusscheide und den Anfang der Höhle.

Fig. 41. *Pecten varius* L. Querschnitt durch die Mitte der Höhle.

Fig. 37—40. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

gr. a. R grobkörnige, *f. a. R* feinkörnige acidophile Rinnendrüsen, *gr. a. H* grobkörnige, *f. a. H* feinkörnige acidophile Höhlendrüsen.

drüsen, *b. Dr.* basophile Drüsen der Byssusscheide, *o. Wi* obere Winkel der Fächer.

Fig. 42. *Pecten varius* L. Die untern Enden zweier Fächer der Byssushöhle, mit Byssus.

Fig. 43. *Pecten varius* L. Die mittlern Teile zweier Fächer der Byssushöhle, mit Byssus.

Fig. 42—43. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. I, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420 : 1.

Fig. 44. *Pecten varius* L. Teil eines in der Byssusscheide steckenden alten Byssus. Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. I, Obj. C. 100 : 1.

Fig. 45. *Pecten varius* L. Epithel aus dem innern Teile der Rinne. *b. K* Basalkörperchen der kräftigen Wimpern, *K* Kern einer Epithelzelle, *gr* Drüsengranula. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eis.-Häm., ZEISS Ok. I, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420 : 1.

Fig. 46. *Lima inflata* LAM. Fuß in kontrahiertem Zustande; Drüsen, mit Ausnahme der peripheren Mucindrüsen, eingezeichnet. 4 : 1.

Fig. 47. *Lima infl.* LAM. Frontalschnitt durch den vordern Teil des Fußes.

Fig. 48. *Lima infl.* LAM. Frontalschnitt durch den hintern Teil des Fußes.

Fig. 49. *Lima infl.* LAM. Querschnitt durch den Fuß, zu Beginn der Rinne.

Fig. 50. *Lima infl.* LAM. Querschnitt durch den Fuß, mittlerer Teil der Rinne. *R. m* Längs-, *L. m* Ringmuskulatur.

Fig. 47—50. Subl. $\pm 5\%$ Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 51. *Lima infl.* LAM. Acidophile Rinnendrüsen: *a* mit reifem, aus spindelförmigen Granula bestehendem Inhalt, *b* „in Regeneration“. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., ZEISS Ok. I, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420 : 1.

Fig. 52. *Lima infl.* LAM. Teil eines unregelmäßig gebildeten Fadens. 20 : 1.

Fig. 53. *Lima squamata* LAM. Querschnitt durch den Anfang der Höhle; die Falten beginnen aufzutreten. Die weit nach vorn reichenden Teile der Fächer sind angeschnitten. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. I, Obj. 1. 18 : 1.

Fig. 54. *Dreissensia polymorpha* P. Querschnitt durch die Rinnegrube (*G*) des Fußes. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Tafel 35.

Fig. 55. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Beginn der Rinne.

Fig. 56. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch die Rinne: Form der Rinne und ihrer Lippen (*li*) bei der Secretion.

Fig. 57. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Fuß im mittlern Teile der Rinne.

Fig. 58. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den Beginn der Byssus-scheide und Höhle.

Fig. 59. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch Byssusscheide und Höhle, mittlerer Teil.

Fig. 60. *Pinna nobilis* L. Querschnitt durch den linken hintern Fußretractor mit den in ihm gelegenen 2 Byssusfächern (*f*).

Fig. 55—60. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44:1.

In Fig. 59 ist nur ein Teil des die Byssusscheide und die Höhle ausfüllenden und die Byssusfäden (*B. f*) einschließenden basophilen Secrets (*b. S*) eingezeichnet.

Fig. 61. *Anomia ephippium* L. Erwachsenes Tier (mit verkalktem Byssus). Partie aus der Höhle. *b. L* basophile Byssuswurzellamellen. Subl., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. $1\frac{1}{12}$. 530:1.

Fig. 62. *Anomia ephippium* L. Flächenansicht des Epithels im untern Teile einer Höhlenfalte. *b. F* die zwischen den Epithelzellen ausmündenden und dicht unter diesen liegenden basophilen Faltendrüsen. ZENKER'sches Gemisch, Thionin, ZEISS Ok. 1, Obj. $1\frac{1}{12}$. 420:1.

Fig. 63. *Anomia ephippium* L. Schnitt, entsprechend der in Fig. 10, Taf. 31 angegebenen Richtung (I—I). Mit Byssus, *P* Poren in demselben, *r. p. s* hinterer (linker) Fußretractor. LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Fig. 64. *Anomia ephippium* L. Frontalschnitt durch ein junges Exemplar; Byssus entfernt. *R. M* die sich eben ausbreitende Ringmembran, *P. G* Pedalganglien, *V. G* Visceralganglien. CARNOY, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. IV, Obj. 1. 30:1.

Fig. 65. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß hinter dem Trichter.

Fig. 66. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß, zu Beginn der Rinne. *K* Durchschnitte durch die Kanäle.

Fig. 67. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch den Vorderfuß, mittlerer Teil der Rinne. *f. a. R* feinkörnige, *gr. a. R* grobkörnige ac. Rinnendrüsen.

Fig. 65—67. Subl. + 5% Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26:1.

Tafel 36.

Fig. 68. *Mytilus edulis* L. Frontalschnitt durch die Byssusscheide. *c. m* circuläre Muskelfasern.

Fig. 69. *Mytilus edulis* L. Frontalschnitt durch die Byssushöhle, mittlerer Teil. *r. W* vordere, *h. W* hintere Winkel der Fächer.

Fig. 70. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch die Byssushöhle, hinterer Teil.

Fig. 71. *Mytilus edulis* L. Querschnitt durch die Byssushöhle, mittlerer Teil.

Fig. 68—71. ZENKER'sches Gemisch, Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1. (In Fig. 69 und 71 sind die Falten nur als einfache Linien gezeichnet; die zwischen sie eingreifenden Byssuswurzellamellen sind ganz weggelassen.)

Fig. 72. *Mytilus edulis* L. Vorderer Winkel eines Byssusfaches der Höhle, der Ausmündungsbezirk der acidophilen Höhlendrüsen (*a. II*). Epithel! Subl. + 5⁰/₁₀ Eisess., T.-Tr., ZEISS Ok. 1, Obj. ¹¹/₁₂. 420 : 1.

Fig. 73. *Mytilus edulis* L. Epithel im innern Teile der Rinne. Die Granula gehören den grobkörnigen acidophilen Rinnendrüsen an. *K* Kerne der Epithelzellen. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., ZEISS Ok. 1, Obj. ¹¹/₁₂. 420 : 1.

Fig. 74. *Mytilus edulis* L. Flächenansicht des Epithels einer Höhlenfalte. ZENKER'sches Gemisch, HEID. Eisenhäm., LEITZ Ok. I, Obj. 6. 255 : 1.

Fig. 75. *Modiola barbata* L. Querschnitt durch die Rinnengrube.

Fig. 76. *Modiola barbata* L. Querschnitt durch den Fuß kurz vor Anfang der Höhle. Subl. + 5⁰/₁₀ Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 77. *Lithophagus lithophagus* L. Querschnitt durch den Vorderfuß. *S. Dr* in den Seitenwänden gelegene besondere Drüsengruppe, *a. R₁* und *a. R₂* s. Text. Subl. + 5⁰/₁₀ Eisess., Orange G-D. Häm., LEITZ Ok. III, Obj. 1. 26 : 1.

Fig. 78. *Lithophagus lithophagus* L. Querschnitt durch die Byssus-scheide mit Byssusstamm (*B. st*). *c. M* circuläre Muskelfasern. Subl. 5⁰/₁₀ Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 1, Obj. A. 44 : 1.

Fig. 79—82. *Modiolaria marmorata* FORBES. Frontalschnitte durch die Byssushöhle in verschiedener Höhe von unten nach oben folgend. *v. b. Dr* vordere basophile Drüsenmassen, s. Text. *P. G* Pedalganglien. Subl. + 5⁰/₁₀ Eisess., Orange G-D. Häm., ZEISS Ok. 2, Obj. A. 56 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Histologie der Respirationsorgane bei Crustaceen.

Von

A. Bernecker.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 37—40 und 1 Abbildung im Text.

Da unsere Kenntnis der Atmungsorgane bei den Crustaceen sehr mangelhaft ist, so hat mir Herr Prof. Dr. F. BLOCHMANN vorgeschlagen, dieselben einer histologischen Untersuchung zu unterziehen.

An dieser Stelle möchte ich Herrn Prof. Dr. F. BLOCHMANN meinen verbindlichsten Dank aussprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und für das Interesse, das er derselben stets entgegengebracht hat.

Die bei den Crustaceen als Kiemen bezeichneten Organe zeigen im einzelnen einen außerordentlich verschiedenen Bau und sind auch in morphologischer Hinsicht verschiedenartig. Über die histologischen Verhältnisse dieser Organe finden sich in der Literatur zahlreiche Angaben. Eine zusammenfassende Darstellung in dieser Hinsicht fehlt bis jetzt noch, und so schien es zweckmäßig, einmal zu untersuchen, ob und inwieweit bei diesen in ihrem Allgemeinaufbau so verschiedenen Organen dieselbe Funktion — der Gasaustausch — auch gleiche histologische Strukturen bedingt, wie das z. B. sich bei

den Respirationsorganen der Wirbeltiere, den Lungen einerseits, den Kiemen andererseits, findet, ferner, ob die reich entfalteteten Respirationsorgane der höhern Formen lediglich im allgemeinen Aufbau größere Komplikationen zeigen, oder ob damit Hand in Hand auch eine weitere Ausbildung in histologischer Hinsicht geht.

Der Gasaustausch wird um so leichter vor sich gehen, je dünner die Gewebeschicht ist, die das respirande Blut von dem den Sauerstoff liefernden umgebenden Medium trennt. Daraus verstehen sich die eigentümlichen charakteristischen Veränderungen, besonders des Epithels, die von den Kiemen und Lungen der Wirbeltiere bekannt sind. Abgesehen von der Dicke muß natürlich auch der stofflichen Beschaffenheit der Membranen eine Bedeutung zukommen.

Um an den als Respirationsorgane gedeuteten Organen vorkommende Besonderheiten der Struktur zu erkennen, war es nötig, auch andere Teile zum Vergleich heranzuziehen, denn „die Funktionen der Athmung und der Ortsbewegung sind häufig so innig miteinander verbunden, daß es schwer ist zu entscheiden, ob gewisse Formen dieser Körperanhänge als Kiemen oder als Füße oder als beides zugleich gelten können“ (GEGENBAUR, Grundriß d. vergl. Anat., 2. Aufl., 1878, p. 255 und Vergl. Anat. der Wirbeltiere, Vol. 2, 1901, p. 209).

Genauere Untersuchungen über die physiologische Bedeutung der als Kiemen gedeuteten Organe, besonders der niedern Krebse, fehlen noch. Zweifellos beteiligt sich in vielen Fällen das allgemeine Integument an der Respiration und besorgt sie jedenfalls nicht selten ausschließlich. Immerhin kann ich im Folgenden zeigen, daß in manchen Fällen, wo besonders als Kiemen zu betrachtende Anhänge fehlen, bestimmte Gebiete des allgemeinen Integuments durch den Bau des Epithels und die Art der Blutversorgung sich als respiratorische Bezirke der Haut erkennen lassen, so daß auch in diesen Fällen (Ostracoden, Arguliden, Mysideen) von einer lokalisierten Atmung gesprochen werden kann.

Soweit ich das Material erhalten konnte, untersuchte ich Vertreter aus allen wichtigern Gruppen der Crustaceen.

Meist wurde in Sublimat oder in ZENKER'scher Flüssigkeit konserviertes Material verwendet. Der Hauptsache nach wurde die Untersuchung auf Schnitten ausgeführt, wobei die gebräuchlichen Doppelfärbungen mit Hämatoxylin und Eosin bzw. Orange G, in ausgedehntem Maße auch die VAN GIESON'sche Bindegewebsfärbung benutzt wurde.

I. Abschnitt.

Der feinere Bau der Kiemen bei Vertretern verschiedener Abteilungen.

Branchipus stagnalis L.

(Fig. 1—7.)

Als Kiemen betrachtet man einen Anhang an der äußern Seite der Extremität. GRUBE (1853, p. 96) gibt an, daß diese Anhänge bei *Limnetis brachyurus* durch Zusatz von wenig Salpetersäure sich rot färben und aufblähen; er fügt hinzu, daß nach und nach auch die übrigen Teile des Beines sich rot färben, was auf eine durch die Säure bewirkte Veränderung des bei Crustaceen weit verbreiteten blauen Pigments zurückgeführt wird.

CLAUS (1886, p. 67) teilt mit, daß diese Organe in Osmiumsäure sich rasch bräunen.

Aus beiden Versuchen ist zu schließen, daß hier das Integument besonders durchlässig ist, was für eine erleichterte Diffusion und so zugunsten der respiratorischen Funktion spricht. Dasselbe ergeben neuere Versuche von FISCHER (1908, p. 52 ff.) an Cladoceren, wobei sich noch weiter zeigte, daß verschiedene Regionen der Kiemen sich gegen verschiedene Farbstoffe different verhalten, ohne daß jedoch diesen Unterschieden zugrunde liegende histologische Verschiedenheiten festgestellt werden konnten. Von der an den Kiemen gegenüber andern Teilen der Beine leichter stattfindenden Diffusion kann man sich auch an konserviertem Material leicht überzeugen. Beim Einlegen eines ganzen Beines von *Branchipus* oder *Apus* in Alaunkarmin oder Hämatoxylin färben sich die Kiemen viel rascher und intensiver als andere Teile.

CLAUS (1873 und 1886) beschreibt auch die von andern Anhängen etwas abweichende histologische Struktur dieser Organe.

Meine eignen Untersuchungen ergaben für das Kiemensäckchen Folgendes (vgl. Fig. 3—5).

Am Kiemenanhang fehlen die sonst allgemein vorkommenden Haare vollkommen. Er stellt ein dünnwandiges Säckchen mit großem Hohlräume vor, der der Länge nach durch eine nicht ganz bis zum freien Ende reichende Scheidewand durchsetzt wird.

Die Cuticula ist sehr dünn und zart, dünner als an dem proximalen Anhang der Branchialplatte. Das Epithel bietet Besonder-

heiten, auf die schon frühere Beobachter aufmerksam machten. Es setzt sich aus großen flachen, mit ansehnlichem Kerne versehenen Zellen zusammen (Fig. 3 u. 4). Neben den Kernen bemerkt man in den Zellen noch (besonders bei Hämatoxylinfärbung) dunkel erscheinende strahlige Flecke, auf die schon CLAUS (1873, fig. 17 *Br*) hingewiesen hat. Sie werden durch besondere Anordnung von fibrillären Differenzierungen des Plasmas bedingt.

Der Hohlraum des Kiemenblattes wird, abgesehen von der schon erwähnten Längsscheidewand, noch von zahlreichen Stütz- oder Verbindungspfeilern durchsetzt (Fig. 3 u. a.), die wie die Scheidewand bindegewebiger Natur sind. Von ihnen wird später die Rede sein.

Die Dicke der plattenförmigen Epithelzellen ist nicht unbedeutend (10—20 μ); sie übertrifft die des Epithels an den Branchialplatten.

Das Plasma der Epithelzellen erscheint fibrillär strukturiert. Die genauere Untersuchung zeigt Folgendes: Wo die Pfeiler an den Zellen inserieren, sind in dem Plasma deutliche Fibrillen vorhanden, die gegen den Ursprung des Pfeilers konvergierend ein Stück weit in den bindegewebigen Abschnitt des Pfeilers hinein zu verfolgen sind.

An andern Stellen, d. h. also zwischen diesen zu den Pfeilern gehörigen Fibrillengruppen, wird das fibrilläre Aussehen dadurch bedingt, daß das Plasma eine gestreckt wabige Struktur besitzt. Bei den Landasseln sind diese Verhältnisse, wie vorgreifend bemerkt werden kann, derber und leichter zu erkennen. Präparate, die mit Eisenhämatoxylin gefärbt sind, lassen diese Dinge mit besonderer Schärfe erkennen.

Kiemensäckchen.

Fig. 4 zeigt eine Zelle, bei Einstellung auf die Zelloberfläche. Es ist Eosin-Hämatoxylinfärbung angewandt. Die Strahlenbündel, die man an 3 Stellen von Punkten in der Nähe der Zellgrenze ausgehen sieht, repräsentieren die Wabenwände des intracellulären Teiles der Pfeiler. Innerhalb der Wände verlaufen die Fibrillen, die erst durch Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin sichtbar bzw. deutlich werden würden. Links oben bei *Pf* fällt der Mittelpunkt einer solchen, sich an die Cuticula anheftenden Pfeilerausstrahlung in den Zellkörper herein.

Die Vacuolen oder Wabenräume, d. h. die von den festen Teilen des Plasmas eingeschlossenen Räume, sind sehr verschieden

in Form und Größe. Manche, besonders die kugelförmigen (Fig. 4), zeigen im optischen Querschnitte eine viel schärfere Konturierung als die übrigen (Fig. 4). Die kugligen Vacuolen zeigen eine leicht in die Augen fallende ringförmige Anordnung um die Zentren der Pfeiler (Fig. 4) mit größern oder geringern Abständen von diesen und voneinander. Große längliche Vacuolen finden sich zwischen den Zügen der von derbern Fibrillen durchzogenen Wände. Im Querschnittsbilde (Fig. 3) sind diese feinem Verhältnisse wegen des kleinern Maßstabes nicht zum Ausdruck gekommen. Die dort gezeichneten, das Plasma durchsetzenden Linien stellen den optischen Schnitt der derbern Wabenwände bei Eosin-Hämatoxilinfärbung dar. Ihre Begrenzung finden die eingeschlossenen länglichen Räume nach außen zu durch die Zellwandung (Cuticula), bzw. durch eine minimal dünne, sich dazwischen befindende Plasmaschicht.

In Flächenbildern erkennt man in den hellen Höfen um die Kerne herum einen Strahlenkranz von außerordentlich zarten Fibrillen, die feiner sind als die übrigen. Der Hof um den Kern herum mag Kunstprodukt sein, die Fibrillen sind es wohl kaum. Manchmal schienen mir die derbern Fibrillen eine Art feinsten Längsstreifung zu besitzen, und da die Fibrillen in der Dicke fast alle Übergänge aufweisen, so ist es nicht unmöglich, daß die dickern aus parallel aneinander gelagerten feinsten entstanden sind.

Einen auffallenden Bau besitzen die Kerne der Epithelzellen. Ihre auffallende Größe wurde schon erwähnt. Ihr Umriß ist sehr mannigfaltig, fast kreisrund in der Jugend (Fig. 5), nehmen die Kerne später längliche bis wurstförmige Gestalt an und zeigen dann und wann auch plumpe Fortsätze. Besonders auffallend ist beim erwachsenen Tier die Modellierung der Außenfläche dieser Kerne (Fig. 4). Sie ist von Rillen durchfurcht. Solche Rinnen fehlen bei erwachsenen Exemplaren keinem Kerne in diesem, in jeder Beziehung durch sein Epithel gegen den übrigen Körper scharf begrenzten Anhang. Die Unterseite der Kerne ist vollständig frei davon, nur ausnahmsweise kommt es vor, daß eine Rinne von der Außenseite sich etwas herüberkrümmt auf die Innenseite, die Blutseite. Daß diesen hellen Zügen wirkliche Rinnen entsprechen, mit scharfen Kanten, und das Bild nicht nur durch eigenartige Verteilung des Chromatins zustande kommt, erkennt man an den Querschnitten (Fig. 3). Die Form der Rinnen schwankt zwischen einfachen und ein- bis mehrmal gegabelten (Fig. 4). In den größern Furchen läßt sich manchmal von der Fläche und im Querschnitte

eine Art Kamm erkennen, der an der Stelle ansetzt, wo die beiden Enden der Gabel zusammenlaufen. Das Rinnensystem bildet sich mit dem Alter des Tieres immer weiter aus. Der Anfang ist der, daß zuerst eine Rinne auftritt, die ziemlich mitten über den ganzen Kern wegzieht; dann schalten sich immer weitere ein, und bei alten Tieren sind die Kerne manchmal sehr fein modelliert, so daß eine Rinne nur noch ungefähr $\frac{1}{12}$ der Länge des Kernes betrug. Bei einzelnen Präparaten bekam ich den Eindruck, daß Züge jener feinsten Fibrillen an den Kern sich anheften, jedoch nicht gleichmäßig über die ganze Oberfläche, sondern an den Kämmen resp. Rändern der Rinnen und an den diesen gleichwertigen niedern Kämmen in den Rinnen. Die Fibrillen verlaufen dünn geschichtet, aber deutlich in ganz bestimmter Anordnung, nicht entlang den Rinnen, sondern senkrecht zu ihnen. Auch wo diese Verhältnisse am deutlichsten erschienen, an Kernen mit recht großen Rinnen, waren sie so zart, daß ich über die Anheftung am Kerne nicht klar wurde.

Auf den beiden verschiedenen Außen- und Innenseiten der Kerne zeigt auch das sie umgebende Plasma verschiedene tinktorielle Beschaffenheit. Zwar entbehrt es auf beiden Seiten der stärkern Fibrillen, die rings am Kerne vorbeiziehen, und es scheint also den Kern ein Rest undifferenzierten Plasma^s zu umgeben, dagegen hat es die Besonderheit, daß die Portion, welche zwischen der Cuticula und dem ihr sehr genäherten Kerne noch Platz hat, eosinophil ist (in Fig. 3 heller erscheinend), während die größere Portion, zwischen der glatten Innenseite des Kernes und dem Blutraume oder Pfeileransatze, vom Hämatoxylin einen bläulichen Ton annimmt. Dieser zweite Teil stimmt in der Färbung mit den übrigen, speziell mit denjenigen Plasmateilen überein, welche die Wände der röhrenförmigen dick gepackten, meist die ganze Zelle senkrecht durchsetzenden Waben bilden und in welche die Fibrillen eingelagert sind.

Besonderheiten zeigt auch die innere Struktur des Kernes. Das reichlich vorhandene Chromatin ist ziemlich gleichmäßig in Form von Flocken — wenn man diesen Ausdruck benützen darf, für kleine Massen von unbestimmtem Umriß — im Kernraume verteilt; ein großer Teil liegt der Kernmembran an. Über die Verteilung und Anordnung derselben geben Flächenbilder am besten Aufschluß. Man sieht entlang den Kämmen oder Rinnen das Chromatin wie in Perlschnüren angeordnet (Fig. 4) derart, daß zwischen zwei aufeinanderfolgenden Flocken etwa eine dritte Platz fände. Es liegt viel

dichter als in den Kernen des proximalen Anhangs, wo die Chromatinkörner viel größere Abstände und recht verschiedene Größen besitzen.

Die Zahl der Nucleolen in einem Kerne schwankt bedeutend; sie nimmt mit dem Alter zu. Lage und Größe derselben stehen vielleicht in Beziehung zueinander. Gewöhnlich sind die Nucleolen ziemlich groß, sie liegen meist unterhalb der Rinnen und Kämme, deren Lumen bei ältern Individuen mit stark gefurchten Kernen zu eng wären, um einen Nucleolus der gewöhnlichen Größe in sich aufzunehmen (Fig. 3). Die Nucleolen liegen nicht unmittelbar unter der Kernmembran; selten ist einer, bei Betrachtung des Kernes von der Fläche, dem Rande genähert. Bei Kernen mit wenigen Rinnen sind die Nucleolen manchmal in Reihen gelegen, die jedoch nur selten mit jenen gleich gerichtet sind (Fig. 4).

Die Nucleolen nehmen bei Eos.-Häm.-Färbung einen roten Ton an, der gegen den durch Hämatoxylintinktion entstehenden blauen der Chromatinkörner kontrastiert. Der ziemlich kuglige Nucleolus ist häufig in optischen Schnitt eingeschlossen von einer ringförmigen ungefärbten Zone und diese wieder von einem Ringe von Chromatinkörnern (Fig. 4). Das gewöhnliche ist jedoch, daß der Nucleolarkörper in eine enganliegende Hülle von Chromatinsubstanz eingeschlossen ist.

Die Zellgrenzen sind an dem Branchialanhang viel leichter zu erkennen als an der Branchialplatte. Querschnitte zeigen, daß dieselben nicht senkrecht zur Oberfläche, wie sonst gewöhnlich bei Epithelien, sondern schief verlaufen, daß also die Zellränder übereinandergreifen (Fig. 3). Eigentliche Interzellularbrücken habe ich nirgends beobachtet, dagegen scheint an den Stellen, wo sich an der Bildung eines Pfeilers bzw. einer Brücke zwei oder mehr Zellen beteiligen (Fig. 4; die Strahlenbüschel sind von oben gesehene Brücken), eine Art Kommunikationstor zwischen benachbarten Zellen vorhanden zu sein.

Dieses eigentümliche Epithel, was von dem Epithel anderer Körperstellen durch seine auffallend großen Zellen und deren bedeutende Dicke, dann auch durch die ausgesprochen streifige, gestrecktwabige Struktur verschieden ist, setzt sich auch ganz scharf gegen das Epithel des Extremitätenstammes ab. Ähnliches gilt auch für die noch zu besprechenden Formen. Ich werde derartige Epithel der Kürze wegen „respiratorisches Epithel“ nennen.

Um über den Anteil, den das Bindegewebe am Aufbau des

Kiemensäckchens nimmt, ins klare zu kommen, habe ich mich mit großem Vorteile der VAN GIESON'schen Methode bedient und zwar mit Vorfärbung durch Eosin und Ersatz des Säurefuchsin durch Wasserblau, da auf diese Weise größere Kontraste und so größere Deutlichkeit erreicht werden als mit der ursprünglichen Methode. Dabei ergibt sich, daß an der basalen Seite des Epithels, nach dem Blutraume zu, eine äußerst feine, sich blau färbende Lamelle liegt, eine dem Bindegewebe angehörige, aus dessen Grundsubstanz bestehende Basalmembran. Kerne sind in ihr nicht zu finden, ebenso erweisen sich die Pfeiler als Grundsubstanz des Bindegewebes, und ebenso die schon erwähnte, das Kiemensäckchen der Länge nach durziehende Scheidewand. Auch in den Pfeilern fehlen Kerne vollständig. Dagegen liegt ganz konstant in der Scheidewand und zwar an der Grenze des basalen und mittlern Drittels der Gesamtlänge des Kiemensäckchens ein großer Kern (Fig. 3 u. 5 B K). Es wird also offenbar das ganze Bindegewebe des Branchialanhanges von einer einzigen Zelle geliefert, deren Plasma und Kern gegenüber der produzierten Grundsubstanz stark zurücktritt, wie dies ja im allgemeinen für *Branchipus* gilt (vgl. SCHNEIDER, p. 465 u. 66).

CLAUS nimmt an, daß die Grenzlamellen (und Sehnen) mindestens zum Teil von dem Epithel geliefert werden. SCHNEIDER bezweifelt das, und ich stimme ihm zu. Die durch die VAN GIESON'sche Methode sich ergebende scharfe, mit der Grundsubstanz unzweifelhaft bindegewebiger Teile vollkommen übereinstimmende Färbung der Basalmembran läßt diese hier wie auch sonst als Produkt des Bindegewebes erscheinen. Der Hohlraum des Kiemensäckchens ist also ein Lückenraum im Bindegewebe, und das Blut kommt nirgends mit den Epithelzellen in direkte Berührung. Die dünnern Pfeiler und wohl auch die Mittelscheidewand sind nur wenig resistent. Darauf ist es jedenfalls zurückzuführen, daß, wie von verschiedenen Beobachtern angegeben wird, nach dem Absterben der Tiere die Branchialsäckchen strotzend mit Blut gefüllt, stark anschwellen und ihre blattförmige Gestalt verlieren.

Branchialplatte.

Der geschilderte Bau des Kiemensäckchens stimmt abgesehen von gewissen Besonderheiten mit dem der Branchialplatte und der Lappen der Extremitäten überein. So mag hier noch kurz auf den Bau des Branchialanhanges eingegangen werden.

Zunächst ist bei diesem der freie Rand mit kräftigen cuticularen

Zähnen bewehrt. Die Cuticula ist auch hier sehr dünn und läßt keine Schichtung erkennen. Daß sie weniger durchlässig ist als an dem Kiemensäckchen, das geht, wie bemerkt, schon daraus hervor, daß Farbstofflösungen langsamer eindringen.

Das Epithel besteht aus stark abgeflachten Zellen. Die den beiden Flächen angehörigen Epithellagen sind wieder durch den Hohlraum durchsetzende Pfeiler miteinander verbunden, die aber in manchen Punkten von denen der Kiemensäckchen abweichen. Das Bindegewebe ist reichlicher entwickelt als in den Kiemen.

Die polygonalen Epithelzellen (Fig. 1 u. 2) sind ebenso wie ihre Kerne viel kleiner als an den Kiemensäckchen. Sie sind außerordentlich stark abgeflacht (Fig. 2).

Die Gestalt der flachen Kerne ist sehr wechselnd, öfter mit zum Teil unregelmäßigem Umriß, gelegentlich auch biskuitförmig, was aber kaum auf Amitose zu beziehen sein dürfte, da man bei wachsenden Tieren neben solchen Kernen auch normale Mitosen antrifft und da zwei- oder mehrkernige Zellen sich nicht finden. Der Bau der Kerne bietet nichts Besonderes. Meist enthalten sie Nucleolen in größerer Zahl. Wie der Querschnitt (Fig. 2) zeigt, sind die Kerne häufig in die etwas größere Plasmaansammlung am Ursprung eines Pfeilers eingelagert. Im übrigen sind die Epithelzellen viel dünner als an der Kieme. Wegen der geringen Dicke ist von einer deutlichen längswabigen Struktur kaum etwas zu erkennen. Bemerkenswerte Verschiedenheiten ergeben sich durch ganz andere Ausbildung der zu den Pfeilern gehörigen Fibrillen. Im Flächenbild erscheinen in ihnen zahlreiche größere oder kleinere schlank elliptische Flecke, die Köpfe der zahlreichen zu einer Zelle gehörigen Pfeiler. Diese sind in ihrem Verlaufe durch den Blutraum entweder einfach oder öfter auch gegabelt (Fig. 2). Wo die Pfeiler von den Epithelzellen entspringen, enthalten sie Garben von derben Fibrillen, die mit einer basalkornartigen Verdickung an der Cuticula beginnen, sich dann konvergierend in den bindegewebigen Anteil des Pfeilers einsenken. Dieser mittlere Teil des Pfeilers ergibt sich durch die charakteristische Färbung nach VAN GIESON deutlich als Grundsubstanz des Bindegewebes. Es läßt sich an gelungenen Präparaten klar erkennen, wie die zur Epithelzelle gehörigen Fibrillen sich in das Bindegewebe einsenken und wie die die Pfeilerenden bildenden Fibrillenbündel von einer zarten Schicht des Bindegewebes umschichtet werden, die sich dann in die auch hier wie bei den Kiemen vorhandene Basalmembran des Epithels fortsetzt, welche wieder als kontinuierliche

Schicht unter dem Epithel lagert und dieses von dem Blutraume scheidet.

Ganz verschieden von den bei den Branchialsäckchen sich findenden Verhältnissen zeigt sich das Bindegewebe.

An Flächenpräparaten (vgl. CLAUS, 1873) sieht man von der Basis der Branchialplatte zwischen den beiden Epithellamellen eine Lage von großen Zellen gegen den freien Rand zu vordringen; besonders nach dem Rande zu sind sie mehr und mehr verästelt, wobei sie mit ihren Fortsätzen anastomosieren und so ein Netzwerk bilden.

Auf Schnitten ergibt sich, daß diese Zellen der Hauptsache nach eine in der Mitte des Blutraumes liegende Schicht bilden, daß die Zellen aber vielfach auch durch mehr oder weniger ansehnliche Fortsätze sich mit der Innenfläche der Epithellamellen verbinden. Das Wichtigste ist aber Folgendes. Jede dieser Zellen ist vollkommen eingehüllt von einer sehr zarten homogenen Membran, die sich durch ihre intensive Färbung nach der VAN GIESON'schen Methode als Bindegewebsgrundsubstanz ergibt. So entsteht ein zartes Maschenwerk von Bindegewebsgrundsubstanz, in dessen Lückenräumen die großen Zellen liegen. Diese Zellen sind also echte Bindegewebszellen. Das Ganze ist ein Bindegewebe allerdings von besonderem Habitus, insofern als die Zellen gegenüber der Grundsubstanz bedeutend an Masse überwiegen. Die zwischen den Zellen liegende Grundsubstanz gelit an manchen Stellen in die Basalmembran des Epithels über, an andern verbindet sie sich mit den aus Grundsubstanz bestehenden Mittelstücken der Pfeiler (Fig. 2).

Bei *Artemia* liegen, wie ich aus einigen mit absolutem Alkohol fixierten Präparaten entnehmen konnte, die nämlichen Verhältnisse vor wie bei *Branchipus*.

Apus cancriformis SCHÄFFER.

(Fig. 8—10.)

Der bei *Apus* als Kiemensäckchen bezeichnete Anhang der Extremität ist das erste an der Außenseite auftretende selbständige Gebilde. Die bei *Branchipus* sich findende Branchialplatte fehlt. In dem feinern Bau ergibt sich aber, abgesehen von einigen Besonderheiten, eine weitgehende Übereinstimmung mit den für *Branchipus* dargestellten Verhältnissen.

Wie dort fehlen haar- oder borstenartige Anhänge auf der Oberfläche vollkommen. Der Rand ist dicker als die Mitte, was

durch den hier verlaufenden Blutkanal, von dem noch die Rede sein wird, herrührt.

Wie bei *Branchipus* ist das vacuoläre Plasma von zahlreichen Fibrillen durchsetzt, die wieder charakteristische Beziehungen zu den den Blutraum durchziehenden Bindegewebspfeilern bieten (Fig. 9). Die Kerne sind von verschiedenem Umriß und von den bei *Branchipus* beschriebenen Rillenbildungen auf der Oberfläche findet sich nur gelegentlich eine Andeutung.

Unterlagert wird das Epithel von der Basalmembran, die kontinuierlich in den bindegewebigen Anteil der Pfeiler übergeht.

Eine viel größere Rolle als bei *Branchipus* spielt bei dem Aufbau der Kieme von *Apus* das Bindegewebe, was mit der bedeutenden Größe des Organs zusammenhängen mag. Von der Basis aus dringt Bindegewebe als dicker Strang in das Kiemenblatt ein und breitet sich dann hauptsächlich in der Mitte der Ränder aus und formiert, indem es den Rand nicht ganz erreicht, einen besonders in der proximalen Hälfte der Kieme sehr deutlichen Randsinus. Nach dem distalen Rande zu löst sich die Bindegewebsmasse in eine Anzahl von einzelnen Inseln auf, und der randliche Sinus erscheint hier weniger selbständig. Querschnitte ergeben, daß das Bindegewebe wieder aus großen Zellen besteht, von denen jede in einer Kapsel aus Grundsubstanz liegt. So bildet diese dünne lamelläre Grundsubstanzmasse eine die Mitte des Kiemensäckchens durchziehende Platte von nicht unbedeutender Festigkeit.

Auch hier ist wieder die Grenze des im Kiemensäckchen sich findenden respiratorischen Epithels gegen das gewöhnliche Epithel der Extremität eine vollkommen scharfe.

Daphnia pulex DE GEER.

(Fig. 11.)

Bei den Cladoceren fehlen zum Teil Kiemenanhänge der Extremitäten vollkommen. Dann muß natürlich an andern Stellen respiriert werden. Davon später.

Bei *Daphnia pulex* konnte ich auf Schnitten feststellen (Fig. 11), daß wie bei den schon erwähnten Formen das Epithel der Branchialsäckchen sich scharf und unvermittelt vom übrigen Epithel absetzt. Es ist wieder wesentlich dicker als das normale Epithel und deutlich streifig, das heißt gestrecktwabig, stimmt in dieser Hinsicht also mit den für *Branchipus* und *Apus* geschilderten Verhältnissen

wohl überein. Die Zellen sind verhältnismäßig sehr groß, ebenso die Kerne. Unter dem Epithel liegt eine feine Basalmembran.

Dagegen fehlen Pfeilerbildungen hier vollkommen. Solche finden sich dagegen in den übrigen Abschnitten des Beines und in der Schalenduplikatur. Im Stamme der Extremität liegt eine mittlere, aus großen Zellen bestehende Bindegewebsplatte (Fig. 11).

Nach Abschluß meiner Untersuchung sind zwei Arbeiten erschienen von FISCHER und FIEDLER, die sich mit den Branchialanhängen der Daphniden beschäftigen.

Der erstere untersuchte ihr Verhalten bei vitaler Färbung mit verschiedenen Farbstoffen und konnte nachweisen, daß bei *Daphnia longispina* die Gestalt der Branchialanhänge mehr variiert und etwas komplizierter ist, als bisher bekannt war. Weiter gelang es ihm, zu zeigen, daß an den Kiemen bestimmte Regionen sich anders gegen bestimmte Farbstoffe verhalten als andere. Irgendwelche dem verschiedenen Färbevermögen entsprechende Verschiedenheiten im Epithel der Branchialsäckchen hat FISCHER nicht beobachtet.

Dagegen ist es FIEDLER gelungen, zu erkennen, daß sich das Epithel der Kiemensäckchen aus zwei verschiedenen Arten von Zellen aufbaut, die mit der Beschaffenheit des Protoplasmas und der Kerne different sind.

Ich habe diese Dinge übersehen, da ich an mit 1% Essigsäure behandelten Totalpräparaten nichts davon bemerkte. Ich habe mich aber jetzt bei *Daphnia pulex* an mit Sublimat konserviertem Material davon überzeugt, daß auch hier die von FIEDLER geschilderten Verhältnisse vorkommen. Ein genaueres Eingehen darauf unterlasse ich mit Rücksicht darauf, daß eine ausführlichere Mitteilung von FIEDLER in Aussicht steht.

Wie bemerkt, fehlen bei einer Anzahl Cladoceren die Kiemenanhänge vollkommen. Man hat dann die allgemeine Körperoberfläche für die Respiration verantwortlich gemacht.

Für *Leptodora* sucht WEISMANN (1874, p. 375) ausführlich das Vorhandensein von Darmatmung zu begründen und führt auch Zitate von LEYDIG u. A. an, von denen ähnliches angegeben wird. Für *Daphnia* gibt WEISMANN an, daß abwechselnd durch Mund und After Wasser eingeführt wird, und vermutet ähnliches für *Apus*, *Branchiopus* usw.

HERTEY (1880) gibt für Copepoden regelmäßige Wasseraufnahme in den Enddarm an.

CLAUS (1886, p. 76) erklärt die Vorstellung einer Darmatmung für verfehlt.

Wie mir Herr Prof. BLOCHMANN mitteilt, bedürfte diese Frage doch noch einer nähern Prüfung. Bei einem jungen *Branchipus stagnalis* ließ sich beobachten, daß tatsächlich regelmäßig Wasser in den Enddarm aufgenommen und wieder ausgestoßen wird und zwar so, daß nacheinander etwa 7—8 Schluckbewegungen des Enddarmes so viel Wasser einpumpen, daß eine deutliche Auftreibung des Enddarmes erfolgt. Nach einem Moment der Ruhe wird der After weit geöffnet und durch nach hinten gerichtete Peristaltik das Wasser vollkommen ausgestoßen, worauf das Spiel aufs neue beginnt.

Cyclops brevicornis CLS.

Eine bis zu einem gewissen Grade lokalisierte Atmung nimmt noch VOSSELER an (1886, p. 176), der zwar einerseits bei der Zartheit der Haut „es auch wahrscheinlich findet, daß der Austausch von Gasen direkt durch diese vor sich gehe“, andererseits aber hinzufügt: „Vielleicht spielen die von LEYDIG (1859) und CLAUS (1863) erwähnten Poren eine Rolle dabei.“ Dieser Ansicht kann ich nicht ganz beistimmen, weil sich solche Poren auch an Stellen finden, welche direkt von Muskulatur und nicht von Bluträumen unterlagert sind.

WOLF (1905, p. 103) vermutet im Anschluß an andere Angaben aus dem Umstande, daß das erste freie Thoracalsegment sich bei Tieren in Methylenblaulösung sehr viel rascher färbt als andere Teile des Körpers, daß vielleicht hier in erster Linie ein Gasaustausch stattfinden könne. Ich habe bis jetzt hier keine besondern Verhältnisse des Epithels auffinden können.

Gammarus fluviatilis Rös.

(Fig. 12.)

Von Amphipoden habe ich in erster Linie den überall verbreiteten *Gammarus fluviatilis* untersucht.

Der allgemeine Aufbau der Kieme ist wohlbekannt. Es sind flache Plättchen, die einen randlichen großen Blutsinus enthalten im übrigen durch zahlreiche ansehnliche epitheliale Pfeiler verbunden sind, zwischen denen ein System von Lacunen, die mit dem Randsinus und untereinander kommunizieren, freibleibt.

Wie sonst sind auch hier die Kiemen ohne Haaranhänge. Die Cuticula ist sehr zart und zeigt nur eine einzige Schicht. Von dem feineren Bau der Kiemen läßt sich schon auf Flächenpräparaten der ganzen Kieme erkennen, daß die in der Hauptsache quer zur Längsachse des Kiemenblättchens stehenden Pfeiler aus zwei Reihen von Zellen aufgebaut sind und daß in den Räumen zwischen den Pfeilern Kerne fehlen.

Das Genauere zeigt sich auf Schnitten. Diese geben ein sehr regelmäßiges Bild, wenn sie parallel zur Längsachse der Kieme gemacht werden, ein mehr oder weniger unregelmäßiges, wenn sie senkrecht dazu liegen.

Im erstern Falle werden die Pfeiler der Hauptsache nach quer durchschnitten, im letztern zum großen Teil auch der Länge nach getroffen.

Man sieht nun an Schnitten (Fig. 12), daß die Pfeiler ganz anders gebaut sind, als wir sie bisher fanden. Das Bindegewebe spielt bei ihnen nur eine sehr geringe Rolle. Am Aufbau eines Pfeilers beteiligen sich die beiden Epithellagen so, daß jede genau die Hälfte des Pfeilers liefert. In der Mitte findet sich jedesmal eine scharfe Trennungslinie, die durch ihre Färbung nach VAN GIESON sich ohne weiteres als Bindegewebe zu erkennen gibt und die mit einer feinen sich ebenfalls färbenden Membran zusammenhängt, die die zwischen den Pfeilern liegenden Lacunen auskleidet, — die Basalmembran des Epithels. An der Basis der Kieme dringt auf eine ganz kurze Strecke etwas reichlicheres, zahlreiche Zellen führendes Bindegewebe ein. Die Kerne der Epithelzellen liegen in den die Pfeiler bildenden Hauptabschnitten der Zellen. Die zwischen den Pfeilern liegenden Lacunen werden von stark abgeplatteten Fortsätzen der Pfeilerzellen überwölbt. Zellgrenzen lassen sich auf den Schnitten nicht erkennen. Dagegen treten sie an geeigneten Flächenpräparaten deutlich hervor (vgl. NEBESKI, tab. 3, fig. 27).

Die seitliche Lacune wird von gewöhnlichen plattenrörmigen Epithelzellen ausgekleidet. Das Plasma der Epithelzellen zeigt folgende Verhältnisse: Wo die Zellen als verhältnismäßig dünne Platten die Lacunen überwölben, findet sich eine deutlich gestreckt-wabige Struktur. Ob in diesem Teile eigentliche Fibrillen vorkommen, muß ich unentschieden lassen. Solche finden sich dagegen in den Pfeilern. Sie sind nicht selten besonders deutlich durch ihren etwas geschlängelten Verlauf abzugrenzen. Durchweg bleiben sie ziemlich fein und sind nicht allzu zahlreich.

NEBESKI hat für *Gammarus marinus* diese Verhältnisse durchaus zutreffend beschrieben. Er hat auch die Basalmembran gesehen, spricht aber ungenauerweise von einer Cuticula.

Bei Vertretern anderer Gattungen zeigen die Kiemen zum Teil auch in ihrem feinern Bau etwas andere Verhältnisse. Besonders spielt in manchen Fällen das Bindegewebe eine viel größere Rolle. Bei *Orchestia* durchsetzt das Bindegewebe als ansehnliche vielfach durchlöchernte Platte die ganze Kieme, und die Pfeiler sind etwas anders gebaut, insofern als die von beiden Seiten jedesmal in größerer Zahl zusammentretenden schlanken Epithelzellen in der Mitte nicht wie bei *Gammarus* mit quer abgeschnittenen Enden aufeinanderstoßen, sondern sich gegenseitig auskeilen. Zwischen den Pfeilerzellen hat NEBESKI „cuticulare Ausscheidungen“ bemerkt. Es ist sicher, daß es sich dabei um bindegewebige Membranen handelt, so daß auch hier eine direkte Verbindung der Epithelzellen nicht vorkommt. Zwischen den Pfeilern, also über den Bluträumen, besteht¹⁾ das Epithel aus etwa kubischen Zellen (vgl. NEBESKI, tab. 3, fig. 30 u. 31).

Für die Kiemen der Caprelliden liegen die besten Darstellungen von P. MAYER (1882) vor. Danach (vgl. tab. 6, fig. 8 *Caprella aequilibra*) möchte es scheinen, daß das Epithel hier keine Stützpfeiler bildet, sondern daß diese ausschließlich durch das Bindegewebe, das die ganze Kieme durchsetzt, geliefert werden. MAYER spricht jedoch wie GAMROTH davon, daß das Epithel da, wo sich das Bindegewebe ansetzt, höher wird. Die Abbildung gibt in dieser Hinsicht keine Aufklärung.

Die Anordnung der bindegewebigen Scheidewände variiert bei verschiedenen Formen (vgl. MAYER, p. 134, Textfig.). In manchen Fällen kann das Bindegewebe auf eine äußerst dünne Lamelle reduziert sein.

Phronima sedentaria FORSK.

(Fig. 13.)

Die Kiemen sind geräumige Taschen, so daß das Blut nicht in vielfach kommunizierenden, engen Lacunen fließt wie bei *Gammarus*, sondern in einem weiten, von den Pfeilern durchsetzten Raume

1) NEBESKI nimmt hier die Angabe LEYDIG's, daß bei *Porcellio* die Mittelpartien der Pfeiler von Chitinstäben gebildet werden, als richtig an, was nicht zutrifft. Sie sind wie auch sonst bindegewebiger Natur.

(Fig. 13). Die 3 Paare von Anhängen (des 4.—6. Poditen) sind bei konservierten Tieren dann und wann zu Blasen angeschwollen. Querschnitte zeigen, daß dann immer alle Pfeiler gerissen sind und zwar selten in der Mitte. Das Plasma ist senkrecht zur Oberfläche fein gestreift (Fig. 13) und sieht gegen die Cuticula hin etwas dunkler, gegen die Basis hin heller aus. Wie sonst ist es basophiler als bei gewöhnlichen Körperepithelzellen. Die flachen Kerne sind chromatinreich. Neu ist für diese Epithelart, daß die Pfeiler anders geartet sind als bisher bei dem Branchialsack-Epithel, daß sie nicht denen im Epipoditen der Phyllopoden, sondern denen im Exopoditen gleichen. Ich vermute, daß die Cuticula, die in meinen Präparaten dicker als sonst erscheint, durch die Einwirkung des nur bei diesem Material zur Verwendung gekommenen PERÉNYI'schen Fixierungsmittels gequollen ist.

Asellus aquaticus OL.

(Fig. 14—17.)

Daß die Bewegungen der Pleopoden bei *Asellus* Atembewegungen sind, geht ziemlich sicher daraus hervor, daß dieselben, wie bei *Gammarus* diejenigen der Pleopoden 1, 2 u. 3, bei einer großen Arbeitsleistung rascher sind als sonst. Bei Tieren, die man hat hungern lassen und die infolgedessen matt und träge sind, können sie oft längere Zeit vollständig aussetzen. Als an der Atmung beteiligt werden bekanntlich nur die 3 letzten lamellos entwickelten Pleopodenpaare betrachtet. Die 2 ersten, die im Dienst des Geschlechtsapparats sich umgebildet haben, besitzen nur kleine Bluträume, die gegenüber den andern nicht in Betracht kommen.

Die allgemeinen und auch die histologischen Verhältnisse an den 3 respiratorischen Pleopoden sind schon von KIMUS (1898) beschrieben worden. Seine Untersuchungen sind die eingehendsten, die bisher an den Kiemen der Asseln und der Krebse überhaupt gemacht worden sind.

Die Pleopoden sind Spaltfüße mit einem kurzen Basalstück. Die beiden Äste, Exopodit und Entopodit, besitzen ähnliche Umrisse, zeigen aber unter dem Mikroskop große Verschiedenheiten. Der Entopodit des 3. Pleopoden überdeckt die folgenden Gliedmaßen und bildet den sog. Kiemendeckel. Er besitzt vermöge seiner starken Chitinschicht auf der Unter- bzw. Außenseite die größte Festigkeit von allen Abdominalanhängen, käme also nur mit seiner zarteren

Innenseite eventuell für die Atmung in Betracht. Er ist in 2 ungefähr gleich große Stücke gegliedert, deren Gelenkstelle aussieht wie ein quer über die Mitte laufender Knick. Auch beim Exopoditen des 4. Pleopoden fand ich immer eine entsprechende, schräg durchziehende Naht, nicht wie GERSTÄCKER-ORTMANN (1901, p. 35) angibt, wo diese allgemeinen Verhältnisse zum letztenmal eingehender behandelt worden sind, nur eine Einkerbung am Außenrande. Wenigstens noch eine Kerbe am Innenrande fand ich stets beim Exopoditen des 5. Pleopoden.

Auch bei *Asellus* finden sich wieder unsere 2 Epithelien, das dünnwandige und das dickwandige respiratorische Epithel. Letzteres findet sich nicht nur am Entopodit, sondern auch an einer beschränkten Zone des Exopoditen. Auch die Entopoditen der 3 Pleopoden werden nicht ganz allein von diesem Gewebe gebildet, sondern es lassen sich 2 Teile unterscheiden: ein kleiner, etwa dreieckiger Basalteil

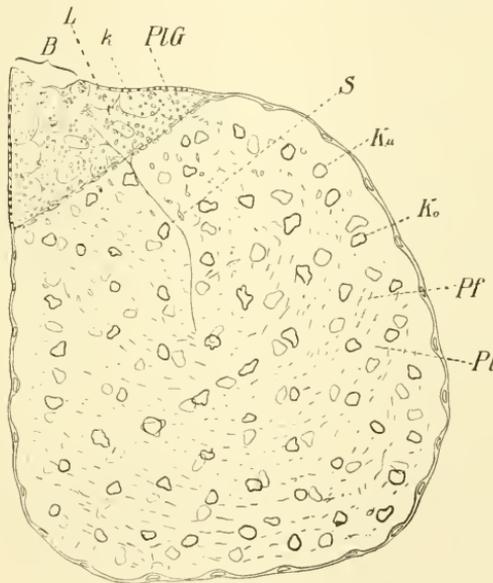


Fig. A.

Asellus aquaticus OL.

Rechter Entopodit des 4. Pleopodenpaares von oben. 42:1.

Pl Bezirk des respiratorischen Epithels. *Pf* Pfeiler. *Ko* Kerne der obern Seite. *Ku* Kerne der untern Seite. *S* Septum. *PlG* Grenze des gestreiften Epithels. *L* aus einem Derivat des Körperepithels bestehender Stiel des Anhanges, mit dem derselbe bei *B* am basalen Stumpf des Pleopoden ansitzt. *K* die kleinen Kerne des Stieles.

(s. Textfig. A) und ein großer, mehr polygonaler Außenteil. Jener besteht aus dem dünnen Pfeilerepithel mit bindegewebiger Zwischenschicht, dieser nur aus dem respiratorischen Epithel. Die Stelle, wo beide Gewebe aneinander grenzen (*G*), läßt sich leicht als gerade Linie erkennen; sie ist die gemeinschaftliche Basis, mit der das proximale basale Dreieck und der distale rechteckige Abschnitt zusammenstoßen. Diese Linie ist KIMUS entgangen. Die Grenzlinien des gestreiften Epithels lassen sich an den Exopoditen des 4. und 5. Pleopoden mit Leichtigkeit erkennen: sie sind von KIMUS ziemlich genau beschrieben und gezeichnet worden. Die Linien lassen dort die Grenzen des von der Unterseite der Lamelle auch auf die Oberseite übergreifenden, respiratorischen Epithels verfolgen. Es sind ungleich tiefe Bogen, die über einem gemeinsamen Stücke des vordern Randes in den Exopoditen hineinschneiden, wobei derjenige auf der Unterseite größer ist und der Basis des Exopoditen etwas näher kommt. Daß die beiden Linien nicht auf der gleichen Seite liegen, hat schon KIMUS (p. 315) bemerkt, aber er sagt nichts davon, welche der Oberseite und welche der Unterseite angehört. Uns ist in Betracht der Befunde bei *Limulus* von Wichtigkeit, daß der weitere Bogen, also der größere Bezirk gestreiften Epithels, der Unterseite, der kleinere der Oberseite angehört.

In den Quernähten und den Randkerben zusammen mit dem Verlaufe der gebogenen Linien hat man ein Mittel an der Hand, alle 6 Exopodialplatten, wenn dieselben einzeln vorliegen, auseinander zu halten und zu entscheiden, ob Unter- oder Oberseite dem Beschauer zugewandt ist. Bei den Entopoditen fehlen solche einfachen Merkmale. Man kann zwar leicht feststellen, welches Entopoditenpaar zum Kiemendeckel gehört, weil dasselbe schmaler ist als die beiden andern; aber zur Entscheidung, was beim 4. und 5. Entopoditen Ober- und Unterseite ist, bedarf es minutiöserer Untersuchung, da die beiderseitigen Grenzlinien sich beinahe decken. Es mag noch angeführt werden, daß die Exopoditen von vorn nach hinten kleiner, die Entopoditen größer werden. Es ist also wenigstens eine Rangierung der letztern möglich.

Das respiratorische Epithel ist auf die angegebenen Stellen beschränkt. Wieder bestehen charakteristische Unterschiede zwischen respiratorischem Epithel und dem Epithel, wie es an sonst ganz ähnlich wie die respiratorischen Anhänge gebauten Lamellen sich findet (vgl. Fig. 16 mit 14 u. 15).

Bei *Asellus* gelang es mir, mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämä-

toxylin ein Flächenbild zu bekommen (Fig. 17), das in gewünschter Weise die Querschnittsbilder ergänzt und so einigermaßen einen Einblick gewährt in den wirklichen Verlauf der Fibrillen. KLEBS hat in Flächenbilde nur den Kern dargestellt und die Brücken als dunkle Flecken eingezeichnet. In meiner Fig. 17 sieht man zahllose Fibrillen, die sich häufig ununterbrochen verfolgen lassen. Die meisten tauchen aus einem Pfeiler empor und endigen entweder über demselben, sich an die Cuticula anheftend mit kleinen Verdickungen, die als schwarze Punkte erscheinen (bei *Pf*), oder ziehen die einen zu diesem, die andern zu jenem Pfeiler weiter, um in diesen wieder unterzutauchen, oder es vereinigen sich Bündel zweier Brücken, um gemeinsam einer 3. zuzustreben. In der gezeichneten Zelle sieht man auch noch Fibrillen aus mehreren Pfeilern emporsteigen, sich vereinigen und unter dem Kerne sich durchzwängend diesen fast entzwei schnüren, im freien Plasma wieder auseinanderstrahlen und sich dann an die Cuticula anheften mit ihren verdickten Enden, die miteinander ein kleines Punktfeld bilden (bei *X*).

Die Größe des Pfeilerquerschnitts schwankt sehr stark (s. Fig. 17). Auch die Zahl der Pfeiler, an deren Bildung eine Zelle teilnimmt, ist sehr verschieden groß. Die dargestellte Zelle besitzt 11 Pfeiler, die nur ihr angehören (natürlich nur einseitig oder hälftig, d. h. bis zur Mitte), und ist an etwa 9 gemeinsam mit Nachbarzellen beteiligt. Die Pfeilerquerschnitte zeigen innerhalb der Zelle eine gemeinsame Richtung, ihre Längsachse steht in der Richtung des Blutstromes, so daß sie also ein Minimum von Widerstand der Blutcirculation entgegensetzen. Es stehen so die sämtlichen Pfeiler eines Anhanges, und dies gilt auch für alle andern Formen, in der Richtung des Blutstromes; sie stehen in einem System von Kurven, deren konkave Seiten der Basis des Anhanges zugewandt sind. Ein ähnliches Verhalten ist bei den freilich anders gebauten, eigentlicher Pfeiler entbehrenden Gammaridenkiemen schon längst bekannt.

Die wabige Struktur des Plasmas kann durch DELA-FIELD'sche Hämatoxylinfärbung zur Ansicht gebracht werden. Die Wandungen der Waben, in denen die bei dieser Färbung nicht auffallenden Fibrillen verlaufen, zeigen in Dicke und Form viele Abstufungen (Fig. 16).

Auch bei *Asellus* zeigen die auffallend großen Kerne des respiratorischen Epithels wieder Eigentümlichkeiten in der Form. Während die dem Blutraume zugekehrte Fläche wie zart gewölbt erscheint, ist die der Cuticula zugewandte Seite von unregelmäßigen, mehr

oder weniger tiefen Rinnen durchzogen, so daß sie auf dem Durchschnitte ausgezackt erscheint (Fig. 16 u. 17).

Es sind das also ähnliche Verhältnisse, wie sie schon für *Branchipus* beschrieben wurden. Sie mögen mit der auffallenden Größe des Kernes zusammenhängen.

Auch die Polymorphie der Kerne, die Mannigfaltigkeit in den größern Umrissen von der Fläche betrachtet, tritt erst spät auf. Sie kann so weit gehen, daß die Kerne manchmal die abenteuerlichsten Formen annehmen. Die Wasserassel wird in der Zergliederung der Kerne nur noch von den Landasseln übertroffen. Der Größenunterschied der Kerne des respiratorischen Epithels (Durchmesser 50—60 μ) und des gewöhnlichen Epithels oder des Pfeiler-epithels (6—10 μ) ist ein ganz ungeheurer.

Die Kerne des respiratorischen Epithels sind sehr reich an Chromatin, das durch den ganzen Kernraum ziemlich gleichmäßig in Flocken von innerhalb gewisser Grenzen schwankender Größe verteilt ist (Fig. 16).

Die Zahl und Größe der Nucleolen schwankt. Sie sind gewöhnlich ziemlich zahlreich und sitzen meist unterhalb der Kämmen (Fig. 16).

Schon bei ganz winzigen Tieren, bei denen die Pleopoden von der Fläche gesehen etwa 100mal kleiner sind als bei den ausgewachsenen Tieren, findet man am respiratorischen Epithel des Entopoditen (4 u. 5), der auch schon seine spätere Form besitzt (s. Textfig. A), etwa 30 Kerne am Rande und je auf einer Seite etwa 50 Kerne innerhalb, so daß also der Entopodit aus etwa 130 Kernen besteht. Auch bei ältern Tieren wird diese Zahl nicht erheblich vergrößert. Die zum Zustande des erwachsenen Tieres führende Vergrößerung des ganzen Organs ist also nicht auf Vermehrung der es aufbauenden Zellen, sondern auf ausgiebige Vergrößerung der einzelnen Zellen zurückzuführen.

Die Cuticula, die das respiratorische Epithel bedeckt, ist wieder außerordentlich dünn, so daß sie auch bei starken Vergrößerungen nur als eine zarte Linie erscheint. An den Außenästen der Pleopoden zeigt sie im Gebiet des mit respiratorischem Epithel ausgestatteten Feldes dieselbe Dünne. An andern Teilen der Oberfläche ist die Cuticula wesentlich dicker und erscheint deutlich doppelt konturiert. Auf der Außenfläche des Operculums erreicht sie, wie begreiflich, eine noch größere Dicke.

Haarbildungen fehlen im Gebiete des respiratorischen Epithels vollständig.

Besonders deutlich ist bei *Asellus* die den Blutraum austapezierende, sich schwer färbende Bindegewebslamelle, die hyaline Membran. Sie ist schon von KIMUS erkannt worden; er nennt sie une véritable cuticule très résistante (p. 314) und betrachtet sie also als Epithelprodukt. Er ist nicht durch Untersuchungen an andern Formen dazu gelangt, Zweifel über ihre Abstammung zu hegen, zu denen man jedoch wohl auch hier bei Betrachtung eines umfangreichen Materials gelangen kann.

Diese Membran tritt auf der Basalseite und auch noch zwischen den Epithelzellen an allen Epithelien, wo dieselben vom Blute bespült werden, auf und färbt sich mit der VAN GIESON'schen Bindegewebsfärbung blau. Auch hier fand ich nirgends einen Kern in der Membran.

Über Anordnung und Verbreitung des Bindegewebes (intermediären Gewebes) in den Pleopoden hat KIMUS Angaben gemacht, denen ich nichts weiter hinzuzufügen habe.

Ein Wort muß hier noch über die Beschaffenheit der Pfeiler gesagt werden. Bei den bisher besprochenen Formen ließ sich mit Ausnahme von *Phronima* in der Mitte des Pfeilers bindegewebige Grundsubstanz erkennen, entweder einen wesentlichen Teil der ganzen Einrichtung ausmachend, wie bei *Branchipus* und *Apus*, oder nur eine dünne flächenhafte Zwischenlage zwischen den von beiden Seiten einander entgegenkommenden Epithelzellen bildend, wie bei *Gammarus* u. a.

Hier bei *Asellus* läßt sich ähnliches nicht nachweisen, sondern die Fibrillen des Pfeilers ziehen in der Mitte ununterbrochen von einer Seite zur andern durch. Der ganze Pfeiler wird dann von der Basalmembran umscheidet. Ähnliches findet sich auch noch in andern Fällen. Über die Art, wie die verschiedenen Pfeilerbildungen zustande kommen, könnten nur entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen Aufschluß geben.

Das Bindegewebe hat sich im Operculum als dünne Lage dem Außenepithel dicht aufgelagert (Fig. 15 BG + Ep).

Ovale Felder des 6. Abdominalsegments.

Zu den oben aufgezählten Vorkommnissen des respiratorischen Epithels ist aber ein bisher allgemein unbeachtetes hinzuzufügen. Die Stelle liegt auf der Ventralseite des 6. Abdominalsegments. Es

sind ein paar ovaler Felder, die direkt über den Entopoditen des 5. Pleopodenpaares liegen, sich gegen das gewöhnliche Körperepithel, wie es das respiratorische Epithel fast stets tut, in scharfer Linie absetzen.

Als Besonderheit ist anzuführen, daß man hier keine gerillten Kerne findet, auch wenn diejenigen der Pleopoden schon die höchste Differenzierung erreicht haben. Die Kerne haben hier also ein Aussehen wie die Kerne des Entopoditen beim jugendlichen Tiere.

KIMUS hat außer *Asellus aquaticus* noch die Klappenassel *Idothea tricuspidata* und die zeitweilig parasitischen Formen *Cirolana hirtipes*, *Anilocra mediterranea* und *Cymothena (oestrum)* untersucht. Bei *Cirolana* findet sich am Entopoditen ebenfalls ein Epithel, das dem respiratorischen Epithel am Entopoditen von *Asellus* entspricht. Schon „un genre de canaux, nombreux et parallèles, mais mal delimités“ (p. 334) erinnert an die Kiemen von *Gammarus*; auch wird davon gesprochen, daß der Entopodit nach der Färbung dunkler erscheint als der Exopodit. Weiter unten (p. 335) heißt es: „Dans la lame externe l'épithélium est partout fort mince (fig. 35 *Ex*) . . ., il est constitué par des cellules à surfaces plus grandes“ als diejenigen des Entopoditen. Und: „Dans la lame interne où cet épithélium apparaît d'une façon beaucoup plus évidente (fig. 37 u. 39) les cellules sont beaucoup moins aplaties et plus nombreuses. On y observe un protoplasme filamenteux, dont les filaments sont principalement dirigés de dehors en dedans.“ Die Kerne des Entopoditen sind größer, chromatin- und nucleolenreicher als die des Exopoditen (fig. 36, 37, 38, 39 und 34, 40). Auffällig ist die Dicke der Cuticula, insbesondere in fig. 38 u. 39.

Bei *Idothea* ist der Entopodit ebenfalls mit respiratorischem Epithel ausgestattet (fig. 48), und seine Epithellage ist in fig. 50 wenigstens noch einmal so dick gezeichnet wie die des Exopoditen, aber die Unterschiede sind nicht so deutlich wie bei den andern Formen. Bei *Anilocra* und *Cymothena* dagegen fallen die Unterschiede beider Epithelien wieder sehr in die Augen (vgl. fig. 62 *Exop* und fig. 59 u. 67 *Ent*).

Oniscus murarius CUV. und *Porcellio scaber* LATR.

(Fig. 18 u. 19.)

Bei den Landasseln sind die Innenäste der Pleopoden ebenfalls mit respiratorischem Epithel versehen; außerdem finden sich bei ihnen noch die bekannten der Luftatmung dienenden Einrichtungen an allen oder nur an den 2 vordersten Exopoditen der Pleopoden.

Abgesehen von ältern Arbeiten liegt eine neue Untersuchung von STOLLER (1899) vor, die den Schwerpunkt allerdings auf die Luftatmungseinrichtungen der Exopoditen legt.

Was zunächst die Entopoditen anlangt, soweit sie als Respirationsorgane in Betracht kommen, so zeigen diese im großen und ganzen eine ziemlich weitgehende Übereinstimmung mit den entsprechenden Einrichtungen bei *Asellus* u. a.

An den Entopoditen der 3 hintern Pleopoden findet sich bei allen Landasseln das typische, großzellige, respiratorische (gestreifte) Epithel. Die Streifung ist hier derber als in den meisten andern Fällen, und so überzeugt man sich hier verhältnismäßig leicht davon, daß es sich nicht um Fibrillen im Plasma handelt, sondern daß die Struktur durch längsgestreckte Waben veranlaßt wird. Auch durch sorgfältige Maceration lassen sich nie Fibrillen isolieren, abgesehen von den zu den Pfeilern gehörigen, die man leicht erhält. Im Querschnitte läßt das Plasma mehr oder weniger deutlich zwei Bezirke erkennen, einen hellern, schwach eosinophilen Saum (Fig. 18 eos), in dem sich keine Körner finden, und den übrigen Teil der Zelle, der bedeutend dunkler erscheint und reich ist an durch HEIDENHAIN'Sches Hämatoxylin stark färbbaren Körnern (Fig. 18). Diese erscheinen in Reihen geordnet, so daß sie manchmal die Streifung deutlicher hervortreten lassen. Der helle Saum ist ganz gleichmäßig senkrecht zur Oberfläche gestreift. An manchen Stellen scheint sich die Struktur des Saumes auch noch ein Stück weit tiefer in die Zelle hinein fortzusetzen, bzw. fehlen die Körner. Meistens findet sich dem Saume entlang, namentlich bei *Oniscus*, noch eine Anhäufung von Körnern, die dadurch den Saum noch deutlicher hervortreten lassen.

Was STOLLER über die Entopoditen sagt, betrifft mehr das Größere. In betreff der Kernverhältnisse jedoch kann ich ihm

nicht ganz beistimmen. Er sagt (p. 19) von *Porcellio* — dasselbe soll auch für *Cylisticus convexicus* BUDE-LUND (*Porcellio armadilloides*) und *Oniscus* gelten —: „The granules of chromatine of the nuclei also conform to a law of arrangement, namely they tend to be aggregated at the narrow end of the nucleus, toward the cavity of the gill.“ Er zeichnet in seinem Querschnittsbilde die Kerne, obgleich sie polymorph sind, sämtlich als längliche Ellipsen, deren große Achse senkrecht zur Oberfläche steht, und läßt sie im Ton nach außen zu heller werden (tab. 1 unten). Ich fand stets den Kernraum gleichmäßig von Chromatin durchsetzt (Fig. 18). Ferner leugnet er gegen LEYDIG die Anwesenheit von Nucleolen. Diese können wegen des großen Chromatinreichtums der Kerne leicht übersehen werden. Bei jeder der gebräuchlichen Doppelfärbungen jedoch heben sich die Nucleolen, die sich mit zunehmendem Alter vermehren und größer werden, deutlich rot vom übrigen Kerninhalt ab. Die Kerne in der Jugend von ungefähr ovoider Gestalt, im Umriß ungefähr, wie STOLLER sie zeichnet, werden mit zunehmendem Alter größer und polymorph. Man kann dann verästelte Kerne finden, wie sie aus den MALPIGHI'schen Gefäßen der Insecten bekannt sind. Manchmal zweigen sich auch ganze Portionen, die vielleicht einen selbständig gewordenen Chromatinbezirk repräsentieren, von einer andern größern Portion ab, hängen jedoch, auch wenn die Vielgestaltigkeit noch so weit getrieben ist, durch Fäden zusammen. Zu einem bestimmten Ende vermochte ich nicht zu gelangen, denn es finden sich bei alten Tieren vereinzelt Kerne, die wohl 6mal so groß sind wie die gewöhnlich so ziemlich gleichgroßen übrigen.

Nicht genauer untersucht habe ich bis jetzt einen bisher nicht beschriebenen Bezirk niedern Epithels mit kleinen Zellen, der sich von der Basis des Exopoditen her auf der einen Seite der innern Kieme zungenförmig zwischen das hohe Epithel einschleibt. In Fig. 18 ist Kerngröße und Epithelhöhe desselben angedeutet (Z).

Die Zellkörper des gestreiften Epithels hängen in der Fläche nur mit den Rändern (Fig. 18) zusammen; die eigentlichen Leiber hängen in den Blutraum hinein. Die Seitenflächen, mit denen die Zellen zusammenhängen, besitzen eine verhältnismäßig geringe Ausdehnung. Zellgrenzen sind auf Schnitten kaum zu erkennen. Auch auf Totalpräparaten gelingt es meist nur da und dort, die Zellgrenzen deutlich zu erkennen.

Die gegenüberliegenden Zellen sind bei *Porcellio* durch Pfeiler verbunden. Zu diesen Pfeilern liefern die Zellen je ein oder auch einige Fibrillenbündel. Unter der Cuticula habe ich öfter an den Fibrillen eine kornartige Anschwellung bemerkt. Die Fibrillen ziehen dichter zusammentretend in die Tiefe und senken sich in den mittlern bindegewebigen Teil des Pfeilers ein, der aufs deutlichste mit der Basalmembran in Verbindung steht, die wieder überall das Epithel unterlagert. Manchmal erscheint die Cuticula über den Enden der Fibrillenbündel grübchenartig eingesenkt — wohl eine Folge der Konservierung.

Die an den Exopoditen zur Ausbildung gekommenen Einrichtungen zur Luftatmung, die weißen Körper, die von STOLLER, wie bemerkt, in erster Linie behandelt wurden, sollen hier nur kurz berührt werden, besonders mit Rücksicht auf die besondere Ausbildung des respiratorischen Epithels. Dieselben bestehen nach STOLLER (p. 15) in den Luftcapillaren des weißen Körpers, also an den Stellen, die in erster Linie für die Respiration in Betracht kommen, aus 3 sehr dünnen Lagen. Das Epithel, das keine Zellgrenzen erkennen läßt, mit Kernen in großen Abständen, ist nach außen hin abgegrenzt durch eine sehr dünne Cuticula; nach innen ist „closely associated with it the boundary wall of the blood cavity (fig. 6 *W. b. c*)“. Von dieser Schicht sagt er weiter oben (p. 14), daß sie den ganzen Blutraum gegen die Hypodermis begrenze und ihre länglichen Kerne in großen Abständen voneinander liegen. Indem er noch hinzusetzt: „I infer, from the relations of this wall that it is of mesodermic origin“, vertritt er also die Ansicht, daß nirgends hier das Epithel direkt vom Blut bespült werde. Auch sonst am Körper findet sich nun eine solche dünne Membran an der Basis des Epithels. Sie ist schon von LEICHMANN (1891) als Bildung der Epidermis aufgefaßt worden, aber er hielt sie für eine „innere Chitinlamelle“, was natürlich nicht der Fall ist, da sie wie bei den Phyllopoden durch Pepsin verdaut wird. Diese Membran ist an manchen Stellen ziemlich deutlich, jedoch in den Capillaren sind alle 3 oben beschriebenen Lagen so dünn, daß sie im Querschnitte selbst bei starker Vergrößerung nur als eine einzige zarte Linie erscheinen. Ich gebe in Fig. 19 eine Abbildung eines kleinen Ausschnitts, die wie alle andern mit dem Zeichenapparat angelegt ist, um zugleich eine Ergänzung zu liefern zu STOLLER, der weder Vergrößerung noch Maße angibt. Die Luft und Blut trennende

Schicht ist in seiner fig. 6 ungefähr so dick bezeichnet wie der kleine Durchmesser der Kerne, während in meinen Präparaten jene $\frac{1}{10}$ so dick erscheint.

Dann und wann sah ich Plasmazüge von einer Capillarenwand zu einer benachbarten hinüberziehen (Fig. 19 Pf). Eine Andeutung von Streifung erinnert an die bekannten Pfeiler. Der Unterschied in der Ausbildung des respiratorischen Epithels, einerseits das sehr dicke und besonders strukturierte Epithel an den Entopoditen, andererseits am weißen Körper die unmeßbar dünnen Zellen, ist bemerkenswert. Die Entopoditen sind die vom Wasserleben her überkommenen Einrichtungen, die weißen Körper die neu entstandenen speziell für die Luftatmung bestimmten. Ob, wie STOLLER glaubt, auch die Oberfläche der Exopoditen zum Teil respiratorischen Zwecken dient, bleibt nach dem histologischen Befunde zum mindesten zweifelhaft.

Decapoden.

Bei Decapoden finden sich zwei im allgemeinen äußern Bau verschiedene Typen von Kiemen: die Trichobranchien und die Phyllobranchien (HUXLEY).

Als Beispiel für die erstern habe ich *Astacus fluviatilis*, für die letztern *Pagurus bernhardus*, *Maja verrucosa* und *Cancer pagurus* untersucht.

Astacus fluviatilis.

(Fig. 20 u. 21.)

Über den feinern Bau der Kiemen des Flußkrebsses ist mir nur eine Notiz von LEYDIG (1857, p. 385, Anm.) bekannt geworden. LEYDIG sagt: „Das Innere der Kiemenfäden ist mir indessen bei unserem Flußkrebs noch nicht ganz klar geworden. Man gewahrt, daß eine Art zarter Scheidewand den Innenraum in 2 Gänge teilt, von denen der eine wohl der arteriellen, der andere der venösen Strömung dient; dann machen sich aber ferner birnförmige Zellen bemerklich, die in Abständen stehen, das stielförmige Ende gegen die Cuticula gekehrt, wo sich alsdann an letzterer immer ein seichter Eindruck befindet. Im angeschwollenen Teil der Zelle liegt ein deutlicher runder Kern. Diese birnförmigen Zellen scheinen mir, indem sie das Lumen der erwähnten Blutbahnen durchsetzen, die

Gefäßräume selber in gewissem Sinne cavernös zu machen, denn die „Capillaren der Kiemen“, von denen man liest, existieren nicht; schärfer sieht man die Gefäßlücken in den Blättern der Kieferfüße, welche zugleich die Erneuerung des Wassers befördern. Hier spannen sich zwischen den beiden Lamellen des Kiemenblattes einfache oder verästelte Balken durch, welche dem Blutraum eine areoläre Beschaffenheit geben. Die Balken sind Fortsetzungen der weichen nicht chitinisierten Hautlage und zeigen Kerne in einer streifigen Grundsubstanz. Sieht man die verästelten Balken im scheinbaren Querschnitt, so haben sie ein eigentümliches strahliges Aussehen, worüber sich aber bald durch wechselnde Fokaleinstellung und Vergleichen der im Profil sich darbietenden Balken das Verständnis aufzutut.“

Auf Schnitten ist es nicht schwer, eine vollkommene Einsicht in den Bau der Kiemenfäden zu erhalten. Wie Fig. 20 u. 21 zeigen, ist im Gegensatze zu den bisher betrachteten Kiemenbildungen der Entomostraken und der Arthrostraken die Cuticula verhältnismäßig dick (etwa 1—1,5 μ). Manchmal möchte man glauben, in der Cuticula feine, zur Oberfläche aufstrebende Fibrillen (Porenkanäle?) zu sehen. An andern Stellen ist man darüber wieder im Zweifel, so daß diese Frage vorderhand noch offen bleiben muß. Haarartige Anhänge fehlen vollkommen. Unter der Cuticula findet sich nun respiratorisches Epithel von nicht überall vollkommen gleichem Verhalten.

An manchen Kiemenfäden ist das Epithel ziemlich dick (Fig. 20). Und diese ansehnliche Dicke erhält sich annähernd gleichmäßig im ganzen Umfange des Querschnittes. Das Plasma zeigt sehr deutlich fädigen Bau. Nach der Tiefe zu grenzen die Epithelzellen zum Teil an das Bindegewebe, das die von LEYDIG entdeckte, im einzelnen sehr unregelmäßig gestaltete Längsscheidewand in dem Kiemenfaden bildet. An solchen Stellen sind sie meist etwas beutelförmig verlängert und mit diesem Teile in das Bindegewebe eingesenkt. Zum Teil wird das Epithel von größern und kleinern Bluträumen unterlagert, und dann ist an der Basis des Epithels eine scharf sich markierende Basalmembran vorhanden. Die Kerne sind ansehnlich und im ganzen wohl größer als Kerne der gewöhnlichen Stützepithelzellen von beliebigen Stellen der Körperoberfläche. Das gleiche gilt für die Zellen als Ganzes, wenn auch in beiden Fällen die Unterschiede lange nicht so auffallende sind, wie sie uns bei Entomostraken und Arthrostraken entgegentraten.

An andern Kiemenfäden (vielleicht auch an andern Stellen desselben Fadens) zeigt das Epithel bemerkenswerte Modifikationen gegenüber dem oben geschilderten Verhalten. Das Territorium der einzelnen Epithelzellen ist bedeutend vergrößert, was dadurch geschieht, daß die Zelle unter der Cuticula zu einem außerordentlich dünnen Plättchen (vielfach kaum 1μ dick, Fig. 21) ausgezogen wird. An dieses dünne Plättchen setzt sich der beutelförmig gestaltete Hauptabschnitt des Zellkörpers, der auch den großen Kern enthält, an.

Diese beutelförmigen Zellkörper sind in das unterliegende Bindegewebe versenkt, so daß das Ganze eine bedeutende Ähnlichkeit mit dem allgemeinen Körperepithel des medizinischen Blutegels erhält. Unter den so außerordentlich verdünnten und flächenhaft verbreiterten Teilen der Epithelzellen finden sich stets Blutlacunen, die durch eine feine Basalmembran von dem Epithel geschieden werden. Auch in den dünnen flächenhaften Teilen der Epithelzellen läßt sich noch ganz deutlich eine feine Strichelung senkrecht zur Oberfläche der Zelle bemerken.

Das Bindegewebe, das die, wie bemerkt, etwas unregelmäßige Längsscheidewand des Kiemenfadens herstellt, besteht aus einer sehr zarten, da und dort unbedeutende Fibrillen enthaltenden Grundsubstanz, der große Zellen in nicht unbeträchtlicher Zahl eingelagert sind.

Pfeilerbildungen, wie sie bei niedern Formen sich fanden und bei den dünnen Plättchen der Phyllobranchien wiederkehren, fehlen vollkommen. Die nötige Festigkeit wird ausschließlich durch das reichlich vorhandene Bindegewebe gegeben, und irgendwelche Bildung von Stützfasern in den Epithelzellen läßt sich nicht beobachten.

An der sog. Lamina, dem flächenhaft verbreiterten obern Ende des Kiemenstammes, finden sich ganz ähnliche Epithelverhältnisse. Als Unterschied kommt jedoch hinzu, daß hier die beiden Epithelflächen von Strecke zu Strecke durch Pfeilerbildungen zusammengehalten werden, wie sie z. B. auch in der Schalenduplikatur vorkommen.

Bei *Homarus vulgaris* und *Palinurus vulgaris* finden sich entsprechende Verhältnisse.

Die Plättchen der Phyllobranchien zeigen, wie schon in der äußern Gestalt, so auch im feinern Bau, gewisse Anklänge an die

Kiemen der niedern Krebse. Für eine Form, *Palaemonetes varians*, finden sich Angaben von ALLEN (1893) vor. Der Schwerpunkt dieser Arbeit liegt in der Untersuchung der Kiemendrüsen. Auf das wenige, was über den Bau der Kiemenblättchen mitgeteilt wird, komme ich noch zurück.

Bei allen 3 von mir untersuchten Tieren ist die Cuticula, wie bei *Astacus*, verhältnismäßig dick (im Vergleich zu den sehr zarten Cuticulae der niedern Krebse).

Unterschiede ergeben sich in der Ausbildung des Epithels und in der Beteiligung des Bindegewebes.

In allen Fällen wird der freie Rand des Kiemenblättchens von einer großen Lacune umzogen, deren Wand von stark abgeflachten Epithelzellen gebildet werden. Im ganzen übrigen Bezirk des Kiemenblättchens treten beide Epithelflächen durch Pfeilerbildung miteinander in Beziehung (vgl. die Abbildung von ganzen Durchschnitten bei ALLEN, a—c).

Pagurus bernhardus L.

Bei *Pagurus* (Fig. 22) ist der Plasmabelag ziemlich dick und zeigt eine deutliche Streifung. Die Pfeiler sind hier ziemlich breit und nehmen den verhältnismäßig ziemlich großen Kern in sich auf. In beiden erinnert das Epithel an ein Verhalten des gestreiften Epithels, wie es sich bei *Gammarus* findet. Indessen ist eine Abgrenzung der 2 gegenüberliegenden an der Bildung der Kieme beteiligten Zellenlagen in Gestalt einer medianen Naht, wie es bei *Gammarus* der Fall ist, nicht zu erkennen. Eine Zelle beteiligt sich höchstens an der Bildung eines Pfeilers. Die Anordnung der Pfeiler ist in allen blattförmigen Kiemen im Prinzip dieselbe. Stützfasern sind in den Pfeilern spärlich und zart. Das Plasma der Epithelzellen ist deutlich gestreift.

Gegen den Blutraum hin findet sich wieder eine zarte hyaline basale Membran mit allen andern früher geschilderten Eigenschaften. Bei der VAN GIESON'schen Bindegewebsfärbung färbt sie sich intensiv. — Auch zelliges Bindegewebe mit Kernen drängt sich ein, besonders an der Basis der Blätter (Fig. 22 BG). Sein Plasma tingiert sich schwach; die Kerne sind verschieden groß, die kleinern etwa von der Größe der Blutkörperkerne.

Maja verrucosa MEDW.

Bei *Maja verrucosa* (Fig. 23) ergeben sich einige Verschiedenheiten insofern, als die nicht gerade sehr zahlreichen schlanken Pfeiler sehr wohl entwickelte Stütz fibrillen führen, die von einer Seite zur andern ununterbrochen hindurchziehen. Die Epithelzellen sind sehr stark abgeflacht (wo kein Kern liegt nur 2—3 μ). Die Kerne liegen zum Teil an den Pfeilern. Es finden sich aber auch solche dazwischen, an den stark abgeflachten Partien des Epithels. Die Streifung des Epithels ist wegen der bedeutenden Abflachung der Zellen nur da und dort gut wahrzunehmen. (Das mag zum Teil auch daher rühren, daß das Material mit Sublimat konserviert war. Diese feine Struktur erhält sich bei Konservierung mit FLEMMING sehr viel besser.)

Bindegewebe tritt in die Kiemenblättchen kaum ein, dagegen ist die Basalmembran stets sehr deutlich.

Cancer pagurus L.

Bei *Cancer pagurus* liegen die Verhältnisse ähnlich, doch ergibt sich insofern ein bemerkenswerter Unterschied, als das ganze Kiemenblättchen von einer ansehnlichen mittlern Lage von Bindegewebe durchsetzt wird. Leider war das hier zur Verfügung stehende Material dieser Form nicht so gut erhalten, daß sich eine eingehendere Untersuchung gelohnt hätte. Ich gebe darum auch keine Abbildung davon. Eine ähnliche Beteiligung des Bindegewebes findet sich nach ALLEN bei *Palaemonetes* (vgl. ALLEN tab. 10, fig. 5—7).

Squilla mantis ROND. und *S. desmarestii* RISSO.

(Fig. 24—27.)

Als Atmungsorgane werden hier zweierlei sehr verschiedenartige äußere Anhänge gedeutet. Histologisch untersucht sind dieselben noch nicht.

An der Leibeswand dorsal von den 5 Kieferfüßen sitzen, entsprechend diesen in der Größe abgestuft, kurz gestielte Plättchen, die von CLAUS als Epipodialplatten bezeichnet worden sind. Der Atmungsprozeß soll in der Jugend, also bei der Erichtoidina- und Alima-Larve, in erster Linie durch den umfangreichen, zarthäutigen

Rückenschild, in zweiter aber doch durch die genannten scheibenförmigen Organe besorgt werden.

Beim erwachsenen Tiere sollen der Atmung nur noch die quastenförmigen, medianwärts gerichteten Anhänge an der Innenseite der 5 ersten Pleopodenexopoditen dienen. Die langen fadenförmigen Stränge derselben sind zu langgestreckten Stücken von ungefähr gleicher Größe abgeschnürt. Diese Anhänge erinnern an die Pleopodenanhänge bei der Mysideen-Gattung *Siriella*, die den innern Pleopodenästen ansitzen.

1. Thoracalkiemem.

Die Anhänge der Kieferfüße sind histologisch fast gerade so gebaut wie die Gammariden-Kieme Fig. 24. Der Blutraum ist hier in derselben Weise von Epithelbrücken unterbrochen wie dort, und Kern- und Plasmastruktur ähneln sich ganz bedeutend. Unterschiede bestehen darin, daß sich da und dort ein dünner Bindegewebszug eingedrängt hat. Die Bindegewebskerne ähneln sehr den Blutkernen. Das Innere der Bindegewebszellen tingiert sich sehr schwach, während das Plasma der Blutkörper eosinophil ist. Gewöhnlich finden sich 1—2 Nucleolen. Die Plasmastruktur ist in derselben Weise längswabig und erscheint deshalb im Schnitte ebenso gestreift wie bei *Gammarus*. Der Saum erscheint unterhalb der Cuticula wie von Körnchen besetzt.

Die Basalmembran ist dünn und zart. Irgendwelche Borsten fehlen.

Die beschriebenen Anhänge sollen nach CLAUS. „durch Schwingungen einen respiratorischen Wasserstrom unterhalten“. Für das erwachsene Tier dürfte ihre Bedeutung nicht groß sein.

2. Abdominalkiemen.

Die Abdominalkiemen besitzen eine ganz andere histologische Struktur. Sie gehören zum Ectopoditen.

Die Kieme darf vielleicht eher mit einer Feder als mit einer Quaste verglichen werden, indem sich ihre Haupt- und Nebenstrahlen und die eigentlichen Kiemenfäden mehr oder weniger in einer Ebene ausdehnen. Die Kiemenfäden sind von ihrem Anfange bis zu ihrem Ende ziemlich gleich dick und zeigen in ungefähr gleichen Abständen regelmäßige Einschnürungen, deren Abstand 4—7mal so groß ist wie der Durchmesser des Kiemenfadens. Durch die ganze Länge hin-

durch zieht sich nun im Innern eine mediane Scheidewand (Fig. 25 *Sch*), parallel zu der Ebene, in der die benachbarten Kiemenfäden verlaufen, also bei allen Fäden in gleicher Richtung. Die Scheidewand ist entlang ihren beiden seitlichen Insertionslinien regelmäßig durchlöchert (Fig. 27). Die Öffnungen stehen in ungefähr gleichen Abständen so, daß zwischen je zweien noch eine dritte Platz fände. Die Öffnungen schwanken in ihrer Weite nur wenig. Einwärts von jeder Löcherreihe entspringt von der medianen Scheidewand des Kiemenschlauches eine zarte bindegewebige Membran, die eine Strecke weit der innern Oberfläche des Epithels parallel zieht, um dann mit freiem Rande zu endigen (Fig. 25). Die zwischen den Löchern stehen gebliebenen Teile des Längsseptums ziehen sich zwischen dieser Membran und der äußern Wand zu transversal gerichteten Septen aus, die die Membran eine Strecke weit mit der Außenwand verbinden und so im Anschluß an die Löcher des Medianseptums Röhren herstellen, durch welche die beiden Längskanäle des Kiemenfadens in Verbindung stehen.

Die mediane Scheidewand und die von ihr ausgehenden zu der Oberfläche des Kiemenfadens parallel laufenden Membranen bestehen aus Bindegewebe. Einen wesentlichen Anteil am Aufbau der Medianscheidewand haben Epithelzellen, in denen wieder reichlich Stütz fibrillen entwickelt sind. Im übrigen sind die Epithelzellen zu außerordentlich dünnen Plättchen geworden. (Die Dicke beträgt etwa $1,5 \mu$.) Wir finden hier also die stärkste Verdünnung des respiratorischen Epithels bei den untersuchten Objekten.

Mit dieser bedeutenden Verdünnung hängt es auch zusammen, daß die senkrecht zur Oberfläche gerichtete Streifung kaum zu bemerken ist. In der Flächenansicht bemerkt man eine feine regelmäßige Punktierung des Plasmas, was auf die sonst deutliche Längsstreifung hinweisen mag.

Limulus polyphemus L.

(Fig. 28–30.)

Im Anschlusse an die bisher behandelten Arten mögen noch kurz die Verhältnisse an den Kiemen von *Limulus* berührt werden, die im wesentlichen mit den bei Krebsen sich findenden übereinstimmen. Es mag das um so mehr gerechtfertigt sein, als ich manches gefunden habe, was bisher übersehen wurde.

Die Anordnung der Kiemenblätter ist bekannt. Querschnitts-

bilder beschreibt kurz MACLEOD (1894, p. 25). Ich habe nur junge Exemplare zur Verfügung gehabt und muß zunächst bemerken, daß ich die Drüsen, von denen MACLEOD spricht, nicht gefunden habe.

Das Oberflächenbild einer Kiemenlamelle gibt Fig. 28. An gefärbten Präparaten sieht man schon mit der Lupe über das ganze Kiemenblatt eine feine Punktierung in Kurven hinziehen, die man ungefähr als konzentrisch mit dem Rande der Kieme bezeichnen kann. An einem beliebig herausgegriffenen Kiemenblatte meines noch jungen Exemplars zählte ich etwa 40 solcher gleichlaufender Pfeilerreihen.

Innerhalb des Kiemenblattes färbt sich, wie an gefärbten Totalpräparaten ebenfalls schon mit Lupenvergrößerung bemerkbar ist, ein scharf umschriebener, ungefähr ovaler Bezirk dunkler (Fig. 28 *Pl*). Seine Längsachse steht ungefähr senkrecht auf der Anwachslinie des Kiemenblattes. Der helle Teil des Kiemenblattes wird durch den ovalen Bezirk in zwei ungleiche Portionen zerlegt. Außen grenzt das Oval an die letzte Pfeilerreihe, aber auch proximalwärts reicht es ziemlich nahe an die Basis des Kiemenblattes, an die Verwachsungslinie mit dem Poditenstamme, heran.

Innerhalb des Ovals findet sich wiederum, aber nicht mit Lupenvergrößerung unterscheidbar, ein etwa halb so großer, hellerer, ellipsoider Bezirk (Fig. 28 *Pl'*), dessen große Achse parallel verschoben ist gegen die des einschließenden größern Ovals. Die äußern Scheitel sind ziemlich genähert, und die seitlichen Ränder berühren sich beinahe auf der Seite, die an die kleinere der beiden ungleichen Portionen der Kieme grenzt. Der ganze dunkle Bezirk gehört, um gleich hier darauf aufmerksam zu machen, nur der einen Seite an.

Innerhalb des Ovals finden sich nun, wie Schnitte lehren (Fig. 29), eine besondere Art von Epithel, das nach den Erfahrungen bei den Krebsen durch ihre längswabige Beschaffenheit, ferner dadurch, daß Zellen und Kerne größer und die Plasmalage dicker sind als außerhalb des Ovals (Fig. 29 u. 30), als respiratorisches Epithel in Anspruch genommen werden darf. Die Schnitte lehren weiter, daß die schon auf dem Flächenbilde scharf hervortretende Grenze durch eine verdickte Leiste der Cuticula gebildet wird (Fig. 29 *L*). Innerhalb dieser Leiste, also in dem Oval, über dem respiratorischen Epithel ist die Cuticula außerordentlich zart, außerhalb und auf der

andern Seite des Kiemenblattes merklich dicker. Eine solche Umgrenzung eines Feldes mit respiratorischem Epithel durch eine besondere Ausbildung der Cuticula wird uns bei *Argulus* wieder begegnen.

Im übrigen sei auch an die Verhältnisse bei *Asellus* erinnert, wo ein Feld respiratorischen Epithels in den Exopoditen eingelagert ist (S. 599). Allerdings besteht insofern eine kleine Verschiedenheit, als dort dieses Epithel auf beiden Flächen, hier nur auf der einen sich findet.

Überblicken wir nochmals die geschilderten Verhältnisse, so ergibt sich Folgendes:

An den Kiemen ist die Cuticula besonders dünn, zum Teil, besonders bei den niedern Krebsen, geradezu auffallend fein. Cuticularanhänge, wie Haare, Borsten u. dgl. fehlen vollkommen.

Es findet sich im Gebiete der respiratorischen Flächen ein charakteristisches Epithel, dessen Besonderheiten bei den niedern Formen bis einschließlich der *Arthrostraca* mehr ausgeprägt sind als bei den *Decapoden* und *Stomatopoden*.

Diese Besonderheiten sind: Im Vergleiche mit den gewöhnlichen Epithelzellen haben die respiratorischen Zellen sehr bedeutende Dimensionen und dementsprechend große, nicht selten polymorphe Kerne. Das Plasma dieser Zellen erscheint mehr oder weniger ausgesprochen senkrecht zur Oberfläche gestreift, was durch eine gestrecktwabige Struktur bedingt wird. Die Dicke der flächenhaft ausgedehnten Zellen ist oft recht beträchtlich, besonders bei den niedern Abteilungen.

Dieses spezifische Epithel ist stets scharf und ohne jedes Zeichen eines Überganges gegen das normale Körperepithel abgegrenzt.

Bei den *Decapoden* und *Stomatopoden* sind die Unterschiede in der Zell- und Kerngröße zwischen dem respiratorischen und dem gewöhnlichen Epithel, wenn auch noch erkennbar, doch nicht so bedeutend wie bei den tiefer stehenden Abteilungen, und in dem Bau der respiratorischen Zellen bestehen auch gewisse Verschiedenheiten. Während beim Flußkrebse die Zellen zum Teil noch verhältnismäßig dick sind und sehr klar die streifige Struktur zeigen, dehnen sie sich in den andern Fällen bei demselben Objekt schon zu recht großen und dünnen Platten aus, die nur an einer beschränkten

Stelle beutelförmig anschwellen. In dieser Anschwellung liegt der Kern.

An den Phyllobranchien von *Pagurus* ist die Dicke der respiratorischen Zellen noch verhältnismäßig groß, bei andern Formen werden sie wieder zu ganz dünnen Plättchen. Den höchsten Grad der Verdünnung erreichen diese Zellen bei *Squilla*.

In allen Fällen wird dieses Epithel von einer sehr feinen bindegewebigen Basalmembran, die meist eigner Zelleinlagerungen entbehrt, unterlagert. Am auffallendsten ist der große Unterschied in der Dicke der respiratorischen Epithelien zwischen den niedern und höhern Abteilungen. Besonders merkwürdig ist der Umstand, daß bei den Branchiopoden und den Arthrostraken das respiratorische Epithel das normale Körperepithel zum Teil um ein Vielfaches an Dicke übertrifft, während man doch erwarten sollte, daß es zur Erleichterung des Gasaustausches möglichst dünn würde, wie dies ja auch bei den höhern Gruppen dann realisiert ist.

Es ist schwer, sich einen physiologischen Grund dafür zu denken.

Nun wird man natürlich nicht annehmen dürfen, daß der Gasaustausch ganz ausschließlich an den Stellen mit respiratorischem Epithel stattfindet. Er wird auch an andern Stellen vor sich gehen, wenn auch in geringerm Maße, wegen der größern Dicke der Cuticula und anderer Verhältnisse. Das Blut nimmt den Sauerstoff, wo es ihn bekommen kann. Man hat ja nicht selten besondere, als Respirationsorgane zu betrachtende Einrichtungen vermißt.

Das Folgende wird aber zeigen, daß wenigstens in einer Anzahl von Fällen, wo nach den bisherigen Anschauungen spezifische Respirationsorgane fehlen sollten, solche doch vorkommen. Es handelt sich allerdings nicht um anatomisch selbständige Organe, sondern um im Gebiete des allgemeinen Integuments liegende, im übrigen gegen das allgemeine Epithel scharf abgegrenzte Flächen, die respiratorisches Epithel tragen. Solche Verhältnisse finden sich bei den Mysideen, Ostracoden und Arguliden.

Schizopoden.

(Fig. 31 u. 32.)

Hinsichtlich der Respirationsorgane verhalten sich die Familien der Schizopoden insofern verschieden, als bei den *Lophogastridae* und *Euphausiidae* wohlentwickelte Kiemen an den Thoracalbeinen vor-

kommen, bei den Mysideen dagegen fehlen. Ob die an den Abdominalbeinen bei Männchen verschiedener Mysideen-Gattungen auftretenden, gewöhnlich als Kiemen gedeuteten Einrichtungen als solche funktionieren, bedürfte noch der genauern Feststellungen. Mir stand kein Material dafür zur Verfügung (über Einzelheiten vgl. ORTMANN, p. 635 ff.). Diese Verschiedenheit, einerseits wohlentwickelte, andererseits fehlende Kiemen, muß auffallen bei Tieren, die in Größe, Bau und Lebensweise keine nennenswerten Unterschiede zeigen. Zu bemerken wäre in dieser Hinsicht nur, daß bei den Mysideen das Integument zarter, bei den Lophogastriden dagegen fest und starr ist.

ORTMANN gibt nun an, daß bei Mysideen der in der Mantelhöhle liegende Anhang des Kieferfußes in seiner Struktur an die Amphipoden- oder Isopoden-Kieme erinnere und durch seine Schwingungen für beständige Erneuerung des Wassers in der Atemhöhle Sorge, ferner daß hier die Leibeshöhle jederseits eine Reihe von Aufwulstungen zeigt, „welche von der Basis der mittleren Beinpaare aufsteigend, unter allmählicher Verschmälerung gegen das Pericardium hin konvergieren und zwischen sich die aus den Beinen gegen das Herz hin zurückkehrenden Blutströme eingelagert zeigen“. ORTMANN meint dann weiter, daß diese Wülste, falls sie nicht mehr funktionierende Kiemen sein sollten, doch wegen ihrer Beziehungen zu den Thoracalbeinen als morphologische Äquivalente von Kiemen zu betrachten wären.

Meine an *Mysis flexuosa* und *M. lomornei* angestellten Untersuchungen haben nun Folgendes ergeben: Das Flagellum zeigt den gewöhnlichen Bau dünner Lamellen mit ausschließlich Stützzellen enthaltendem Epithel, so daß es für die respiratorische Funktion nicht mehr in Betracht kommen kann als solche dünnen Lamellen überhaupt. Die sonst an solchen Anhängen vorkommenden Borsten fehlen allerdings. Seine Hauptfunktion ist, wie es auch sonst für ähnliche Gebilde gilt, die Unterhaltung eines beständigen Wasserstromes in der Atemhöhle, denn hier findet sich auf der Innenseite der Schalenduplikatur ein sehr ausgedehntes respiratorisches Epithel mit allen Eigentümlichkeiten. Dieses dient jedenfalls in erster Linie der Respiration. Auf die erwähnten Wülste komme ich in dieser Beziehung noch zu sprechen. Dieses Epithel (Fig. 31) nimmt die Innenfläche des Brustschildes in ihrer ganzen Ausdehnung ein. Eine schmale Randzone bleibt davon frei; hier findet sich sehr kleinzelliges Epithel mit sehr kleinen Kernen, so daß die Grenze hier

bei Flächenpräparaten und Schnitten außerordentlich scharf hervortritt. Auch da, wo die Schalenduplikatur in die Körperwand übergeht, hört das charakteristische respiratorische Epithel scharf abgesehritten auf.

Das Gebiet des respiratorischen Epithels wird von einer unmeßbar feinen Cuticula bedeckt. Auf der Außenseite des Kopfbrustschildes ist diese von verhältnismäßig bedeutender Dicke.

Das Flächenbild dieses respiratorischen Epithels hat eine auffallende Ähnlichkeit mit den für die Kiemen von *Branchipus* oder *Apus* geschilderten Verhältnissen. Die Zellen sind im Vergleich mit Epithelzellen von andern Stellen der Körperwand geradezu auffallend groß und polygonal, wie das ja auch aus dem Schnitt Fig. 31 sich ergibt. Das Plasma zeigt die schon mehrfach beschriebene längsstreifige Struktur sehr deutlich. Die Kerne sind sehr groß und zeigen vielfach mannigfaltige Einschnürungen bis zur fast vollendeten Zweiteilung.

Das Epithel der Außenlamelle des Kopfbrustschildes wird von kleinen, flachen Zellen gebildet. Von Strecke zu Strecke kommt es zur Bildung von den Hohlraum durchsetzenden Pfeilern, indem beide Lamellen sich verbinden. An dieser Stelle beobachtet man jedesmal im Epithel der Außenseite eine Anhäufung von Kernen. Es hat den Anschein, als ob hier die beiden Epithellagen der Außen- und Innenseite direkt zusammenstoßen. Ich habe mich nicht mit Sicherheit davon überzeugen können, daß hier auch wie etwa bei *Gammarus* eine dazwischen eingeschobene feine Bindegewebslamelle vorkommt. Das Material war vielleicht nicht ganz zweckmäßig konserviert.

Dagegen läßt sich deutlich erkennen, daß das Epithel nach den großen Bluträumen zu wieder von einer feinen bindegeweblichen Basalmembran ausgekleidet wird. Aus diesen Befunden ergibt sich, daß diese Mysideen eine recht ansehnliche respiratorische Fläche besitzen, die durch die Bewegung des sog. Flagellums beständig mit frischem Wasser gespült wird.

Was nun die erwähnten von ORTMANN möglicherweise als rudimentäre Kiemen in Anspruch genommenen Wülste in der Seitenregion des Thorax betrifft, so ist das Epithel von dem geschilderten respiratorischen Epithel der innern Seite des Kopfbrustschildes ganz verschieden (Fig. 32). So muß es vorderhand fraglich bleiben, ob man ihnen eine größere Bedeutung für die Respiration zuschreiben darf.

Ich hatte keine Gelegenheit, Vertreter der Anisopoden zu untersuchen. Nach den von DELAGE (1881) für diese geschilderten Einrichtungen des Blutkreislaufes dürfte es keinem Zweifel unterliegen, daß auch bei diesen Formen die Innenwand des Schildes respiratorisches Epithel trägt.

Cyprinotus incongruens REMD.

(Fig. 33 u. 34.)

Bei den Ostracoden fehlen in der Regel Kiemenanhänge an den Extremitäten. Nur bei manchen Cypridiniden-Gattungen (*Asterope* und *Monopia*) finden sich hinter den Putzfüßen jederseits eine Reihe von Kiemenanhängen (CLAUS, 1899).

Da natürlich die stark chitinierte und mehr oder weniger stark verkalkte Außenlamelle der Schale nicht für die Atmung in Betracht kommen kann, so hat man, wo Kiemen fehlen, in erster Linie der zarten Innenlamelle der Schale respiratorische Funktion zugeschrieben.

Ich habe die allgemein verbreitete Art *Cyprinotus incongruens* untersucht und konnte feststellen, daß ein bestimmtes Gebiet der Innenfläche der Schale respiratorisches Epithel in charakteristischer Ausbildung trägt.

Bekanntlich ist eine randliche Zone der Schaleninnenseite stark chitiniert. Nach innen zu geht dieser stark verdickte Teil ziemlich unvermittelt in eine sehr zarte Cuticula über. So kommt der sog. „Innenrand“ (Fig. 33 *JR*) zustande.¹⁾

Die von dem Randsaume umschlossene Fläche wird nun fast vollkommen eingenommen von dem aus riesigen Zellen bestehenden respiratorischen Epithel. Bei der untersuchten Form fanden sich 7 dieser großen Zellen, deren Anordnung am besten aus der Abbildung (Fig. 33) ersichtlich ist.

Die Zellgrenzen sind sehr deutlich, verhältnismäßig breit und zeigen ein eigentümliches, etwas fasriges Aussehen. Das von diesen großen Zellen gebildete respiratorische Feld wird umsäumt von einer Zone aus kleinen, flachen Zellen bestehenden Epithels, das sich auch unter dem verdickten randlichen Teile der Cuticula fortsetzt und

1) Das Genauere über die Topographie dieser Verhältnisse s. bei G. W. MÜLLER (1900, p. 4).

im hintern Teile der Schale (Fig. 33 bei X) einen schräg nach vorn und dorsalwärts gerichteten Fortsatz entsendet, der die hinterste und vorhergehende der großen respiratorischen Zellen vollkommen voneinander scheidet.

Die Kerne der respiratorischen Zellen sind recht groß und enthalten eine größere Zahl sich intensiv färbender Nucleolen.

Auf Durchschnitten (Fig. 34) zeigt sich, daß dem respiratorischen Epithel eine außerordentlich zarte, nur als feine Linie sich präsentierende Cuticula aufliegt. Der Plasmakörper dieser großen Zellen ist verhältnismäßig dick und zeigt eine ausgesprochene fädige Struktur. An mit FLEMMING'schem Gemisch konservierten Objekten erscheint diese Struktur oft außerordentlich regelmäßig, so daß feine Bälkchen die ganze Dicke der Zelle durchsetzen. Pigment fehlt in diesen großen respiratorischen Zellen vollkommen, während die Epithelzellen unter der äußern Schalenlamelle und unter der verdickten Randzone der innern Lamelle damit ganz vollgepfropft sind.

Zwischen den beiden Schalenlamellen besteht ein großer Blutraum, der von zahlreichen Pfeilern durchzogen wird. Diese zeigen von einer Lamelle zur andern vollkommen durchgehende Fibrillen, ohne daß in der Mitte eingeschobenes Bindegewebe festzustellen wäre.

Das Epithel wird von einer zarten bindegewebigen Basalmembran unterlagert, die jedenfalls auch die Pfeiler umhüllen wird. In dem Raume zwischen den beiden Schalenlamellen liegen reichlich Bindegewebszellen (sog. Subdermalzellen, CLAUS, 1893). Sie sind vielfach verästelt und stehen durch ihre Fortsätze miteinander in Verbindung. Das Plasma ist dicht und färbt sich intensiv. In den mittlern Teilen der Schalen etwa zwischen der Schalendrüse und dem Leberschlauch sind sie meist sehr spärlich. Am dichtesten liegen sie am Rande, besonders am Vorder- und Hinterrande.

Das wesentliche Ergebnis ist also für die Ostracoden, daß sich auf der innern Schalenoberfläche ein umschriebener Bezirk mit charakteristischem großzelligem Epithel findet, das man nach seiner ganzen Beschaffenheit für respiratorisch halten muß, eine Deutung, die gestützt wird durch die auf diesem Epithel liegende zarte Cuticula.

Argulus foliaceus L.

(Fig. 35.)

Besondere Kiemen fehlen den Arguliden. Man hat die Schwanzplatte und den Schild, auch die Beine als die Teile betrachtet, an denen die Respiration hauptsächlich vor sich geht. CLAUS (1875, p. 269) sagt: „In erster Linie möchte ich die ventrale Lamelle des Schildes, über welche die beständigen Schwingungen der Flossenfüße und ihrer Geißelanhänge eine ununterbrochene Wasserströmung unterhalten, als respiratorische Fläche ansehen. . . .“ Ich glaube nun, im Folgenden zeigen zu können, daß die Respiration an besondern Stellen auf der Unterseite des Schildes in erster Linie sich vollzieht.

Es sind die schon längst bekannten scharf umgrenzten Felder auf der Unterseite des Schildes. Solcher finden sich jederseits 2, ein größeres hinteres und ein kleineres vorderes (vgl. z. B. die Abbildung bei CLAUS, 1875, tab. 16. fig. 22). Das hintere größere hat etwa nierenförmige Gestalt, sein konvexer Rand läuft dem Rande des Schildes parallel. Das viel kleinere vordere hat etwas gerundet dreieckige Form.

Die beiden Felder heben sich scharf von der Umgebung ab und zwar dadurch, daß sie von einem allerdings sehr schmalen Ringe festern, für Farbstoffe vollkommen unempfindlichen Chitins umzogen werden, unter dem hier 1—2 Reihen pigmentführender Epithelzellen stehen. Weiter ist die Oberfläche dieser Felder ganz frei von den kleinen Dornen, die außerhalb dieser Felder besonders in der vordern Region zahlreich vorkommen. Darauf hat CLAUS schon aufmerksam gemacht.

Im Gebiete der Ovale und der vordern mehr dreieckigen Flächen — sie mögen kurz respiratorische Flächen genannt werden — finden sich nun dicht unter dem in besonderer Weise gebauten Epithel zahlreiche große Blutlacunen, die lateralwärts und unter der Rückenfläche des Schildes fehlen oder nur als engste Spalten zu beobachten sind. Medialwärts von den respiratorischen Flächen trifft man auch unter dem unveränderten Epithel große Blutlacunen. Hier strömt das Blut aus dem Körper in den Schild ein. Das normale Epithel des Schildes, wie es sich an der ganzen Rückenfläche und auf der Ventralseite außerhalb der respiratorischen Flächen findet, ist Stützepithel, das aus sehr schlanken, kleine Kerne führenden Zellen besteht. Die Zellen sind lang ausgezogen, cylindrisch bis fast faden-

förmig. In ihrem Plasma sind reichlich ansehnliche Stützfasern entwickelt, die sich nach der Tiefe zu in dem bindegewebigen mittlern Teile der Pfeiler, die hier in großer Zahl vorhanden sind, einsenken.

Zwischen diesen Stützzellen liegt Bindegewebe und besonders nach dem Rande zu zahlreiche Drüsenzellen, so daß dieser ganze Gewebekomplex einen recht kompakten Eindruck macht.

Im Gebiete der respiratorischen Flächen fehlen Drüsenzellen vollkommen. Die Cuticula ist sehr zart, etwas dünner als außerhalb der respiratorischen Flächen. Ihre Dicke beträgt höchstens $\frac{1}{4}$ der Dicke der Cuticula auf der Rückenfläche.

Das Epithel der respiratorischen Flächen ist gegen die Umgebung vollkommen scharf, ohne jeden Übergang abgesetzt. Auf dem Querschnitte wird diese Grenze sehr deutlich markiert einerseits durch den erwähnten, cuticularen Färbungsmitteln unzugänglichen Ring, andererseits durch die Reihe von Pigmentzellen (Fig. 35 \rightarrow). Das Epithel des respiratorischen Feldes besteht aus ziemlich hohen Zylinderzellen mit gegenüber den Kernen der Stützzellen sehr großem Kerne. Das Plasma ist sehr feinstreifig, wie das für die Epithelzellen der Kiemen von *Apus* usw. beschrieben wurde. Da, wo von der Dorsalseite her Pfeiler auf das respiratorische Epithel stoßen, bleiben die Epithelzellen und ihre streifige Beschaffenheit ganz unverändert, dagegen ist an der Basis des Epithels an solchen Stellen reichliche Bindesubstanz vorhanden, an der die Pfeiler inserieren. Nicht selten kann man zwischen die Epithelzellen eingedrungene Blutkörperchen beobachten.

Die Ähnlichkeit, die im Bau des Epithels mit dem Kiemenepithel bei andern Formen sich ausspricht, und das reichliche Vorhandensein von Blutlacunen gerade unter dieser Strecke differenten Epithels läßt schon die Deutung zu, daß die mit diesem Epithel ausgerüsteten Flächen in erster Linie respiratorische sind.

Diese Deutung wird unterstützt durch die Art und Weise, wie das Blut im Körper dieses Tieres fließt. CLAUS (1875, p. 267 u. 268) macht darüber spezielle Angaben. Aus diesen ergibt sich, daß das Blut, nachdem es die wichtigsten Organe umspült hat, in den Schild eintritt und sich hier der Hauptsache nach auf der Ventralfläche verteilt. Nur geringe Mengen gelangen an die Dorsalfläche des Schildes. Das venöse Blut gelangt also der Hauptsache nach an die respiratorischen Flächen der Ventralseite

des Schildes und kehrt von hier arteriell geworden in den Kreislauf zurück.

Manche Forscher haben die Schwanzflosse als Respirationsorgan betrachtet. CLAUS schließt sich dieser Ansicht nicht an, sondern möchte sie mit Rücksicht auf den Kreislauf als eine Art Nebenherz betrachten, da die in ihr verlaufenden dorsoventralen Muskelbündel nahezu rhythmisch sich kontrahieren. In der Schwanzflosse finden sich sehr ansehnliche Blutlacunen, die an vielen Stellen das Epithel direkt unterlagern. Dieses zeigt mehr die Verhältnisse des Stützepithels mit besonders über den Muskelinsertionen recht kräftigen Stützfibrillen.

Wenn auch eine respiratorische Funktion in geringem Grade, wie sie der ganzen Körperoberfläche schließlich zukommt, nicht auszuschließen ist, so dürfte doch wohl die Deutung von CLAUS im ganzen das Richtige treffen.

Das Vorstehende war schon niedergeschrieben, als eine Arbeit von GROBBEN (1908) über *Argulus* erschien, in welcher der Autor p. 220 sagt: „Ich bin der Auffassung, daß es sich in den 4 ventralen Schalenfeldern von *Argulus* um einen spezifisch respiratorischen Abschnitt der Schale handelt.“ GROBBEN stützt sich dabei, wie ich das auch tue, auf den Vergleich des unter den Ovalen gelegenen Epithels mit dem an den Kiemen von *Gammarus* und *Daphnia* vorkommenden und führt als weitere Unterstützung die schon von CLAUS festgesetzten oben erwähnten Kreislaufverhältnisse an. Auch GROBBEN ist der Ansicht, daß, wenn auch den Schalenfeldern spezifisch respiratorische Bedeutung zukommt, doch auch andere Teile der Oberfläche respiratorisch funktionieren können.

Die hier zum Schlusse betrachteten Fälle sind bemerkenswert, insofern sie zeigen, daß die respiratorische Funktion an bestimmte abgegrenzte Teile des allgemeinen Integuments in erster Linie gebunden sind und daß hier das Epithel bestimmte charakteristische Veränderungen gegenüber dem normalen Epithel aufweist. Diese Unterschiede bewegen sich in derselben Richtung wie die, welche für die Differenzen zwischen Epithel von Kiemenanhängen und normalem Epithel beschrieben werden.

Auch in den zuletzt betrachteten Fällen kann gewiß eine

respiratorische Funktion der allgemeinen Körperoberfläche nicht vollkommen ausgeschlossen werden — für die Außenseite der Ostracoden-Lamelle dürfte das übrigens wohl zutreffen —, nur wird man annehmen dürfen, daß sie weniger intensiv ist als an den mit respiratorischem Epithel versehenen Flächen.

Es wird sich verlohnen, auch noch weitere Fälle, wo bis jetzt Respirationsorgane vermißt werden, von den hier gewonnenen Gesichtspunkten aus zu untersuchen.

Literaturverzeichnis.

1893. ALLEN, S. S., On the minute structure of the gills of *Palaeomonetes varians*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 34, p. 75—84, tab. 10.
1890. BERTEAUX, L., Lung of Arachnida, in: *Journ. microsc. Soc. London*, p. 554. Original in: *Cellule*, Vol. 5, p. 253—315, 3 Taf. Le poumon des arachnides.
1875. CLAUS, C., Ueber die Entwicklung, Organisation und systematische Stellung der Arguliden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 25, p. 217—284.
1886. —, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von *Branchipus* und *Artemia*, in: *Arb. zool. Inst. Wien*, Vol. 6, p. 267—370.
1893. —, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden, 1. Teil, *ibid.*, Vol. 10, p. 39.
1899. —, Beiträge zur Kenntnis der Süßwasserostracoden, 2. Teil, *ibid.*, Vol. 11, p. 12—19, tab. 4, fig. 2—5 u. p. 26—29.
1881. DELAGE, Y., Contribution à l'étude de l'appareil circulatoire des Crustacés édriophthalmes marins, in: *Arch. Zool. expér.*, Vol. 9 (12 Taf.).
1908. FIEDLER, P., Mitteilung über das Epithel des Kiemensäckchen von *Daphnia magna* STRAUSS, in: *Zool. Anz.*, Vol. 33, 1908, p. 493—496.
1908. FISCHER, A., Untersuchungen über vitale Färbung an Süßwassertieren, insbesondere an Cladoceren, in: *Internat. Rev. Hydrobiol.*, Vol. 1, p. 1—69 (auch separat Leipzig 1908).
1878. GAMROTH, F., Beitrag zur Kenntnis der Caprellen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 21.
1901. GERSTÄCKER, A. u. A. E. ORTMANN, Crustacea, in: *BRONN Klass. Ordn. Tierreich*, Vol. 5, Abt. 1 u. 2, 1866—1901.

1908. GROBBEN, K., Beiträge zur Kenntnis des Baues und der systematischen Stellung der Arguliden, in: SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., Vol. 117, 1908, p. 191—233.
1853. GRUBE, E., Bemerkungen über Phyllopoden, in: Arch. Naturg., Jg. 1853, p. 94—98. — Fortsetzung *ibid.*, Jg. 1855.
1880. HARTOG, M. M., On the anal respiration of the Copepoda, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 20, p. 244—245.
1898. KIMUS, J., Recherches sur les branchies des Crustacés [Isopoden u. Gammarus], in: Cellule, Vol. 15, p. 297—404, 8 Taf.
1892. KINGSLEY, J. S., The embryology of *Limulus polyphemus*, 1. Teil, in: Journ. Morphol., Vol. 7.
1893. —, 2. Teil, *ibid.*, Vol. 8, p. 222—227 u. 238—240.
1855. LEYDIG, F., Zur Kenntnis des feineren Baus der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., Jg. 1855, p. 458.
1857. —, Lehrbuch der Histologie.
1882. MAYER, P., Caprelliden, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 6.
1890. —, Die Caprelliden des Golfs v. Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Nachtrag zur Monographie derselben, *ibid.*, Monogr. 17.
1900. MÜLLER, G. W., Deutschlands Süßwassertostracoden, in: Zoologica, Vol. 12.
1901. ORTMANN, s. GERSTÄCKER u. ORTMANN.
1902. SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena.
1899. STOLLER, J. H., On the organs of respiration of the Oniscidae, in: Zoologica, Vol. 10.
1886. VOSSELER, J., Die freilebenden Copepoden Württembergs, in: Jahreshfte Ver. vaterländ. Naturk. Württemberg, Jg. 42, p. 176.
1874. WEISMANN, A., Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 24, p. 349—418.
- 1876 u. 1877. —, [Darmatmung], *ibid.*, Vol. 27 u. 28.
1905. WOLF, E., Die Fortpflanzungsverhältnisse unserer einheimischen Copepoden, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Syst., p. 1—180.
-

Erklärung der Abbildungen.

Die Abbildungen sind mit Hilfe des Zeichenapparats hergestellt. Wenn nicht anders angegeben, so ist die Vergrößerung 750fach. (ZEISS' Apochr. Immers. 2 mm. Ap. 1,30 u. Okular 6: Tubuslänge 160 mm.) Die Abbildungen 20, 21, 31, 33, 34, 35 nach Skizzen von Herrn Prof. F. BLOCHMANN.

Allgemein gültige Abkürzungen.

<i>Pf</i> Pfeiler	<i>Blk</i> Blutkörper
<i>BM</i> Basalmembran	<i>K</i> Kern
<i>BG</i> Bindegewebe	<i>Lac</i> Blutlacunen

Tafel 37.

Branchipus stagnalis.

Fig. 1. Einzelne Epithelzelle des proximalen Anhanges eines Beines. *CuF* polygonale Felderung der Cuticula (Kunstprodukt?).

Fig. 2. Querschnitt durch den äußern proximalen Anhang des Poditen. *hy* hyaliner Teil des Pfeilers, *FE* scheinbares Ende der Fibrillen bei Färbung mit DELAF. Häm.

Fig. 3. Querschnitt des Branchialsäckchens eines alten Tieres von 2,5 cm Länge. *BK* in der Scheidewand liegender Bindegewebskern, *MSch* Längsscheidewand. 250:1.

Fig. 4. Einzelne Zelle desselben Anhanges von der Fläche.

Fig. 5. Der Branchialanhang eines jungen Tieres nach Ausbildung sämtlicher Gliedmaßen. *MSch* bindegewebige Mittelscheidewand, *Bk* der in dieser liegende Bindegewebskern. 500:1.

Fig. 6. 4fach eingeschnürter Epithelkern an der Basis der Extremität. 500:1.

Fig. 7. Randpartie des Exopoditen.

× *Apus cancriformis.*

Fig. 8a. Exopodit von der Fläche. *BG* intermediäres Bindegewebe.

Fig. 8b. Teil eines Querschnitts durch den Exopoditen.

Fig. 9. Teil eines Querschnitts aus der Mitte des Branchialanhanges.

Tafel 38.

Fig. 10. Epithel des Exopoditen von der Fläche.

Fig. 11. *Daphnia pulex.* Querschnitt durch Exopodit und Kiemen-säckchen.

Fig. 12. *Gammarus fluvialtilis.* Querschnitt durch die Kieme.

Fig. 13. *Phoronima sedentaria.* Fixierung nach PERENYI. Quer-schnitt durch die Kieme.

Fig. 14. *Asellus aquaticus.* Querschnitt durch Pleopod 4 (hinter dem Operculum).

Fig. 15. *Asellus aquaticus.* Querschnitt durch den Außenast von Pleopod 3 (Operculum).

Fig. 16. *Asellus aquaticus.* Schematisierter Querschnitt durch einen Entopoditen in der Nähe der Grenze von gewöhnlichem und respiratorischem Epithel.

Fig. 17. *Asellus aquaticus.* Zelle des respiratorischen Epithels. HEIDENHAIN'sches Eisenhämatoxylin. 500 : 1.

Fig. 18. *Porcellio scaber.* Teil eines Querschnitts durch einen Entopoditen.

Tafel 39.

Fig. 19. *Porcellio scaber.* Epithel des weißen Körpers (aus den Capillaren des respiratorischen Teiles).

Fig. 20. *Astacus fluvialtilis.* Querschnitt durch einen Kiemenfaden. 500 : 1.

Fig. 21. Dasselbe mit etwas andern Verhältnissen des Epithels. 500 : 1.

Fig. 22. *Pagurus bernhardus.* Mittlerer Teil des Kiemenblattes quer. (Fast genau ebenso sieht die Plasmastruktur bei *Carcinus maenas* LEACH aus.)

Fig. 23. *Maja verrucosa.* Kiemenblatt quer.

Fig. 24. *Squilla desmarestii.* Querschnitt durch die Thoracalkieme. Fixierung mit starkem Alkohol. 250 : 1.

Fig. 25. *Squilla desmarestii.* Querschnitt durch einen Kiemenfaden. Auf der einen Seite geht der Schnitt durch ein Loch des Medianseptums, auf der andern Seite zwischen 2 Löchern durch. *Sch* Scheidewand, *Oe* Öffnungen.

Fig. 26. Aufblick auf einen solchen Kiemenfaden in der Richtung der Scheidewand.

Fig. 27. *Squilla mantis.* Scheidewand von der Fläche gesehen.

Limulus polyphemus.

Fig. 28. (Das Material ist mir von Herrn Prof. Dr. HESSE zur Verfügung gestellt worden.) Ein Kiemenbuchblatt eines jungen Tieres von der Fläche. Erklärungen im Text. 4 : 1.

Fig. 29. Querschnitt durch ein Kiemenbuchblatt senkrecht zur Basis desselben und zur Grenzlinie des ovalen Bezirks. *L* eine das Oval umziehende Chitinleiste.

Fig. 30. Grenzlinie des ovalen Bezirks von der Fläche.

Fig. 31. *Mysis flexuosa*. Querschnitt durch den Rand des Kopfbrustschildes. 500 : 1.

Fig. 32. *Mysis flexuosa*. Frontalschnitt durch den Thorax dorsalwärts vom Ursprung der Beine. 125 : 1.

Fig. 33. *Cyprinotus incongruus* ROND. Rechte Schale von innen. 60 : 1.

JR Innenrand, *SDr* Schalendrüse, *Lbr* Leber, *Ov* Ovarium, *x* Streifen von kleinzelligem Epithel, der sich vom Rande aus dorsalwärts zwischen die großen Zellen des respiratorischen Epithels eindringt.

Tafel 40.

Fig. 34. *Cyprinotus incongruus*. Querschnitt durch die Schale. 500 : 1.

Fig. 35. *Argulus foliaceus*. Querschnitt durch den Schild. 250 : 1. Bei ↗ ausgezeichnete Stelle der Cuticula, welche die Umrahmung des respiratorischen Feldes bildet. Das Tier war kurz vor der Häutung.

ACu alte Cuticula, *NCu* neue Cuticula, *Drm* Darm.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über ein neues Sinnesorgan am Abdomen der Noctuiden.

Von

Dr. P. Deegener in Berlin.

Mit Tafel 41 und 1 Abbildung im Text.

Es muß auffallen, daß selbst bei so viel gesammelten und freilich vorwiegend systematisch bearbeiteten Tieren wie den Eulen unter den Lepidopteren ein Organ ungesehen bleiben konnte, welches, ganz allgemein in der Gruppe der Noctuiden verbreitet, nicht etwa mikroskopisch klein ist, sondern mit unbewaffnetem Auge als sehr auffallende Bildung jederseits am 1. Segment des Abdomens ohne Schwierigkeiten erkannt werden kann. Aus dieser abdominalen Lage erklärt sich wohl wenigstens zum Teil die Tatsache, daß das nachstehend näher zu beschreibende Organ zwar ohne Zweifel schon von vielen gesehen worden ist, jedoch bei niemand den Verdacht wachgerufen hat, es könne sich in ihm möglicherweise um ein Sinnesorgan handeln; denn solche wurden begreiflicherweise stets in erster Linie am Kopf, namentlich an den Antennen gesucht, wengleich die Lage der tympanalen Organe der Orthopteren, der Halterensinnesorgane der Dipteren usf. erkennen läßt, daß auch andere Körperteile Sitze spezifischer Sinnesorgane sein können. Ich habe in der Lepidopterenliteratur, welche allerdings zu solchem Umfang herangewachsen ist, daß selbst sorgfältiger Durcharbeitung noch immer manches entgehen kann, keinen Anhaltspunkt dafür gefunden, daß dieses Organ schon einmal die Aufmerksamkeit eines Forschers auf sich gezogen habe, noch daß es in seiner Natur als Sinnesorgan erkannt worden sei. Es blieb TETENS vorbehalten, nicht zunächst auf

Grund der Untersuchung des Baues dieser Organe auf ihre Funktion zu schließen, sondern sie zu finden und als Gehörorgane anzusprechen im Anschluß an die Erfahrungen, die er bei dem Fang der Eulen sammelte, und unter der Voraussetzung, daß deren namentlich für die *Catocala*-Arten jedem Sammler bekannte „Flüchtigkeit“ ihren Grund in dem Besitz eines Gehörorganes haben müsse, welches die Tiere vor nahender Gefahr warnt, indem es eine Schallempfindung vermittelt. Dieses schallpercipierende Organ an der Basis des Abdomens zu suchen, lag nicht so fern, weil wir ja bei den Acridiiden ebendort die entsprechenden Organe antreffen.

Die von TETENS seit langer Zeit gehegte Vermutung bedurfte zunächst durchaus der Bestätigung durch eine genauere mikroskopische Untersuchung, die ich im Einverständnis mit TETENS, der über das fragliche Organ bis zu seinem unlängst erfolgten Tode nichts publiziert hat, durchgeführt habe und deren vorläufige Resultate ich im folgenden mitteilen werde. Eine abschließende Arbeit liegt damit noch nicht vor, weil ich mich einstweilen auf wenige Formen beschränkt habe, nachdem die Prüfung eines sehr reichen trockenen Materials gezeigt hatte, daß die Abdominalorgane allen Eulen eigen zu sein scheinen, während sie den meisten (vielleicht allen) übrigen Lepidopteren fehlen dürften. Diese vergleichende Untersuchung ergab zugleich, daß die Organe in sehr mannigfacher Form und Größe, bald frei, bald von Haaren bedeckt, entwickelt sind. Ich griff aus der Fülle des dem weiteren Studium zugänglichen Materials einige wenige Arten heraus, von welchen *Pseudophia lunaris* SCHIFF. eingehend bearbeitet wurde. Zum Vergleich zog ich *Taeniocampa gothica* L. und *Plusia gamma* L. heran. Es kam in erster Linie darauf an, die Natur der fraglichen Organe zu erkennen, und die Untersuchung von *P. lunaris* reichte vollkommen aus, um sicherzustellen, daß wir es mit einem Sinnesorgan zu tun haben. Es werden aber fernerhin alle Gattungen der Noctuiden und von den artenreichen Gattungen auch mehrere Arten vergleichend zu untersuchen sein, weil, wie der Vergleich von *Pseudophia lunaris* mit *Plusia gamma* lehrt, die Verschiedenheit in der äußern Morphologie der Organe sehr groß sein kann und zu erwarten steht, daß ein auf breiter Basis aufgebautes Studium diese auffallenden Verschiedenheiten durch Übergangsformen wird verbinden und eine Homologisierung einzelner Teile, welche jetzt nur vermutet werden kann, durch Verfolgung der sukzessiven Umbildung dieser Teile sicher stellen können. Weil bei der gewöhnlichen Methode, Schmetterlinge für Sammlungszwecke zu trocknen, Schrump-

fungen des Abdomens und damit Einteilungen des Sinnesorgans verbunden zu sein pflegen, sehe ich hier von einer Beschreibung getrockneter Stücke ab und bringe zunächst nur Beschreibung und Abbildung des Organs des weiterhin an Schnitten untersuchten lebenden Tiere unter Zuhilfenahme gut konservierten Materials, welches nicht die geringsten Schrumpfung aufweist.

Literatur.

Die Literatur über Gehörorgane bei den Lepidopteren ist außerordentlich spärlich.

MEINERT (Sur un organe des Lepidoptères homologue aux balanciers [halteres] chez les Diptères, in: Entomol. Tidskrift, Vol. 1/2, 1880—1881, p. 168) gibt an vorerwähnter Stelle eine kurze Notiz, aus welcher nicht mit Bestimmtheit ersehen werden kann, ob er vielleicht dasselbe Organ, von welchem in der vorliegenden Arbeit die Rede ist, bei den Noctuiden schon gesehen hat. Sollte dies zutreffen, so würde er noch vor TETENS die Priorität haben. Ich habe, wie schon erwähnt, nähere Angaben über dieses Organ nicht zu finden vermocht und muß daher auch die Prioritätsfrage unentschieden lassen.

Die von GRABER (Die chordotonalen Sinnesorgane und das Gehör der Insecten, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 20, 1882) auch für Lepidopteren nachgewiesenen Chordotonalorgane zeigen weder topographisch noch histiologisch betrachtet bestimmte genetische Beziehungen zu den abdominalen Organen der Eulen.

KONRAD GUENTHER (Über Nervenendigungen auf dem Schmetterlingsflügel, in: Zool. Jahrb., Vol. 14, Anat., 1900—1901) fand in den Flügeladern verschiedener Schmetterlinge unregelmäßig zerstreute Sinnesorgane, deren Deutung als Gehörorgane er für möglich hält, während er den innervierten Schuppen mehr eine Bedeutung als Orientierungsperceptorien über die Windrichtung und als Luftastorgane zuschreibt.

In der „Insectenbörse“ (Vol. 19, 1902, p. 314) teilt MAX ROTHKE seine Erfahrungen über die Reaktion der Raupen von *Vanessa antiopa* L. namentlich auf Vokaltöne, weniger auf Instrumentaltöne (Geige) mit, welche jedoch um so mehr einer Nachprüfung bedürftig erschienen, als auffallender Weise Raupen von *Vanessa milberti*, *Euches cyle* und einer *Crocota*-Species keine Reaktion auf Töne zeigten. Bestätigt wurden ROTHKE's Angaben in demselben Jahrgang der „Insectenbörse“ (p. 329) durch E. FISCHER, welcher die Tonempfindlichkeit nicht nur bei *V. antiopa*, sondern auch bei *V. polychoros*, *urticae*, *io* und die Unempfindlichkeit bei den Raupen von *P. e-album*, *P. atalanta* und *cardui* konstatierte. Über den Sitz des Gehörsinnes dieser Raupen ist nichts bekannt, und eine Untersuchung wäre erwünscht.

Das von CH. M. CHILD (Ein bisher wenig beachtetes antennales Sinnesorgan der Insecten, mit besonderer Berücksichtigung der Culiciden und Chironomiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 58, 1894) auch bei einem Lepidopteron aufgefundene JOHNSTON'sche Organ wird man, der berechtigter

Weise sehr vorsichtigen Darstellung dieses Autors folgend, kaum als schall-
percipierenden Apparat auffassen dürfen, wenigstens nicht bei der von
ihm untersuchten *Epinephele janira*.

Einige andere Arbeiten, in welchen Angaben über den Gehörsinn der
Lepidopteren vermutet werden können, sind mir zur Zeit nicht zugänglich.

Material und Methoden der Konservierung.

Als Material bezog ich Puppen von *Pseudophia lunaris* und kon-
servierte die ausgeschlüpften Imagines teils sofort, teils nach Ver-
lauf einiger Stunden. Ferner wurden mehrere Eulenarten im Freien
gefangen und wie *P. lunaris* nach folgenden Methoden konserviert:

1. CARNOY'sche Gemische.

a) Chloroform 3 Teile, Essigsäure 1 Teil, Absol. Alkohol
6 Teile.

b) Absol. Alkohol 75%, Essigsäure 25%.

Einwirkungsdauer der Mischung a) 1—15 Minuten, der Mischung
b) 1—3 Stunden.

2. ZIMMER'sche Lösung.

Absol. Alkohol 9 Teile, Pikrinsäurelösung in Wasser 10 Teile,
Essigsäure 1 Teil.

Einwirkungsdauer 2—4 Stunden.

3. Konzentrierte wässrige Quecksilberchloridlösung und 5%
Essigsäure.

Einwirkungsdauer 1—6 Stunden.

Die chloroformierten Tiere wurden in die Konservierungsflüssig-
keit eingelegt, die letzten Abdominalsegmente mit einer scharfen
Schere abgetrennt, um ein schnelleres Eindringen der Flüssigkeit
zu ermöglichen. Die besten Präparate erhielt ich nach Anwendung
des unter 1a angeführten Gemisches, und von diesen ergaben die
tadellosesten Schnitte die kurz nach dem Verlassen der Puppenhaut
fixierten Tiere, während die ältern. im Freien gefangenen sowohl
hinsichtlich des Erhaltungszustandes ihrer Gewebe manches zu
wünschen übrig ließen, als auch beim Mikrotomieren ihres harten
Chitins wegen viel mehr Schwierigkeiten machten. Immerhin gelang
es. lückenlose Serien herzustellen, wenn bei der Einbettung in
Paraffin Xylol vermieden wurde und Beine und Flügel vorher ent-
fernt waren. Gute Dienste leistete das kombinierte Paraffin-Cellu-
dinverfahren: Absol. Alkohol — Cedernöl, wenn das Objekt nicht
gleich weiter behandelt werden konnte. — Absol. Alkohol + Äther
zu gleichen Teilen. — Ungefähr 4%iges Collodium, 24 Stunden

(gleich dem Äther-Alkoholgemisch im Thermostaten zur Entfernung der Luft aus den Tracheen). — Chloroform (erwärmt) 30 Minuten oder länger. — Chloroformparaffin 3—6 Stunden, Paraffin 3—6 Stunden.

Von den verschiedenen versuchten Schnittfärbungen bewährte sich am meisten die VAN GIESON'sche Dreifachfärbung (Hämatoxylin nach GRENACHER oder EHRLICH, Pikrinsäure + Säurefuchsin in 63% Alkohol). Ganz unbefriedigende Resultate erzielte ich mit WEIGERT'schem Eisenhämatoxylin.

Topographie und äußere Morphologie.

Bei *Pseudophia lunaris* liegt die vordere Wand der Höhle des Organs jederseits am Metathorax zwischen der Wurzel der Hinterflügel und der Ansatzstelle der Hinterbeine; die hintere Wand gehört dem ersten Abdominalsegment an.

Bei der Betrachtung des lebenden Tieres von der Seite sieht man in einen ziemlich tiefen Gang hinein, dessen Boden nicht erkennbar ist und der peripherisch an der Oberfläche von mehreren Höckern umstellt wird. Zunächst fällt ein vorderer (thoracaler) Höcker auf, welcher sich aus der Tiefe des Ganges steil erhebt und ventralwärts von der Hinterflügelbasis liegt. Am nicht präparierten Objekt ist seine Form nur undentlich zu erkennen, weil er an seiner Außenfläche mit glänzenden Schuppen bekleidet und durch lange, von vorn nach hinten über ihn hinwegragende Haare derart verdeckt wird, daß seine Form nur durchscheint. Diese langen Haare ragen mit ihren distalen Enden nach hinten über die beiden hintern Wülste (Fig. 1 *dw*, *vw*) noch etwas hinweg, stehen aber, da sie distalwärts divergieren nicht dicht genug, um den in die Tiefe führenden Gang zu verdecken. Nach der Ventralseite zu ist der Gang durch eine F-bogenförmige Linie begrenzt, welche sehr dicht mit langen, schräg nach unten (ventralwärts) und hinten (analwärts) gerichteten Haaren besetzt ist. Die hintere Grenze des Ganges bilden 2 Wülste, welche schwach nach außen und ziemlich stark nach vorn in die Öffnung des Ganges vorspringen. Die zwischen diesen beiden Wülsten gelegene Einkerbung (Fig. 1 *me*) liegt in der Verlängerung der Längslinie, durch welche man sich die abdominalen Stigmen miteinander verbunden denken kann, nach vorn. Der ventrale, wenig kleinere Wulst (Fig. 1 *vw*) hat wie der obere oder dorsale (*dw*) nahezu dreieckige Gestalt in der Aufsicht von der Seite; der ventrale Wulst besitzt an seiner ventralen Grenze lange dichte Behaarung, welche

nach der Grenze zwischen ihm und dem dorsalen Wulst spärlicher werdend, die hintere Begrenzung beider Wülste bildet und schwach gebogen bis zur dorsalen Begrenzung des dorsalen Wulstes zieht. Beide Wülste sind von ihrer vordern Spitze bis zu ihrer durch den Haarsaum markierten Basis mit glänzenden Schuppen besetzt. Am chloroformierten lebenden Tier bemerkt man, daß diese Wülste beweglich sind. — Die dorsale Grenze des Ganges bildet ein kleiner Doppelwulst mit dichter und langer retroverser und schief nach oben gerichteter Behaarung; die Partie zwischen ihm und dem vordern (thoracalen) Wulst ist fast ganz von langen Haaren des Thorax bedeckt.

Der von den Wülsten umgrenzte Gang hat bei der Betrachtung des lebenden Tieres von der Seite folgende Form: eine sich spitz nach hinten und außen ausziehende ventrale Ausbuchtung; eine Ausbuchtung nach hinten zwischen den beiden hintern Wülsten; eine schlitzförmige Verlängerung an der Dorsalseite nach hinten und eine starke nach vorn gerichtete Ausbuchtung zwischen dem vordern Wulst und der dorsalen Begrenzung. Betrachtet man das Organ mit der Lupe etwas schräg von der Ventralseite her, so bemerkt man in der Tiefe des Ganges noch einen haar- und schuppenlosen von der vordern und dorsalen Wand des Ganges ausgehenden und in der Tiefe sich verlierenden eng und dicht gestreiften Wulst, durch welchen das Lumen des Ganges nach innen sehr verengt wird und ungefähr die Form eines umgekehrten dicken Kommas erhält.

Am vorsichtig getrockneten Objekt, von welchem die Flügel, Schuppen und Haare entfernt worden sind, bemerkt man folgendes: von dem 1. Abdominalsegment sondert sich durch eine tiefe Furchen eine stark seitwärts vorspringende wulstige Masse ab, welche an ihrer nach vorn gewendeten steil in die Tiefe abfallenden Wand ungefähr in der Mitte einen tiefen Eindruck nach hinten aufweist, während seine dorsale und ventrale Wand wulstartig vorspringen und so die am lebenden Objekt auffallenden hintern Wülste darstellen (Fig. 1 *dw* u. *wv*). Die glatte Wand der medianen Einbuchtung fällt zunächst senkrecht in die Höhle ab, biegt dann aber mit stumpfem Winkel nach vorn um und bildet hier eine Art Plattform (Fig. 1 *pl*), welche an ihrer von außen sichtbaren Oberseite ein elliptisches Feld trägt, das gleich seiner Umgebung blaßgelb gefärbt erscheint, während die abfallende (oder von der Plattform aus hinten aufsteigende) Wand intensiver und dunkler gelb gefärbt ist.

An dem elliptischen Feld bemerkt man eine von Pol zu Pol verlaufende Längslinie, welche auf der Hauptachse des Körpers senkrecht steht; die längste Achse der Ellipse verläuft also in dorsoventraler Richtung. Senkrecht zu dieser Achse erkennt man eine deutliche parallele Streifung, hervorgerufen durch die später zu beschreibenden Schutzstäbe. Seinem ganzen Aussehen nach ist dieses Feld nichts anderes als das in eigentümlicher Weise verlagerte vorderste abdominale Stigma, als welches es sich durch das Studium von Schnittserien auch tatsächlich erweist.

Die vordere Wand des Organs fällt in ihrer ganzen Ausdehnung steil nach hinten und innen ab. In der Tiefe biegt sie nach hinten um und kann dann von außen nicht weiter beobachtet werden, weil sie von der das Spiraculum (Stigma) tragenden Plattform von hinten her überragt wird. Der am lebenden Tier deutlich erkennbare, in der Tiefe gelegene Wulst erscheint am trocknen flacher und dürfte entweder infolge Nachlassens des von innen nach außen wirkenden Druckes oder auch infolge der Eintrocknung, bei welcher Schrumpfung trotz aller Vorsicht kaum vermeidbar ist, zusammen gesunken sein. Er entspricht dann einem scharf umschriebenen Felde in der Tiefe an der vordern Gangwand, welches glatt und durchscheinend ist, nach außen konvex vorspringt und von der Plattform (mit dem Spiraculum) der hintern Wand überragt wird. Außerdem lassen sich an der vordern Wand des Ganges noch 4 durch deutliche, gebogene und in einem Punkte zusammentreffende Leisten getrennte vertiefte Felder erkennen. Sie bilden den ventralen und hintern Boden der Höhle und umfassen den in der Tiefe gelegenen Wulst. Nach der Dorsalseite bildet das vom vordern (thoracalen) Wulst in die Tiefe abfallende Feld die Grenze der ganzen vordern, dem Metathorax angehörenden Wand. Die vom vordern Wulst absteigende Wand zeigt einige tiefere Furchen, welche durch Faltenbildung beim Trocknen entstanden sein können, sowie eine dichte parallele Streifung. Die dorsale und ventrale Furche, welche sich an die Höhle anschließen, entsprechen der Grenze zwischen Thorax und Abdomen.

Am fixierten, aufgehellten und im ganzen frei präparierten Organ erkennt man am äußern Rande des dorsalen Wulstes (Fig. 1 *dw*) ziemlich steife und verhältnismäßig kurze Haarschuppen von verschiedener Länge; lange, dünne, sehr leicht bewegliche Haare und breite Schuppen von der Form der Flügelschuppen. In den Chitinbechern der vordern Kante (Fig. 1 *SK*; Textfig. c, Fig. 3 *Chb*, Fig. 5 B) scheinen ausschließlich die kurzen, steifen, an ihrer Basis

verbreiterten und mit dünnern Stiel in den Bechern der Cuticula haftenden Haarschuppen entwickelt zu sein, welche, wie weiterhin nachzuweisen sein wird, als die cuticularen Perceptorien anzusehen sind, weil nur sie mit Sinneszellen in Verbindung stehen. An der Kante am kürzesten, nehmen sie nach dem dorsalen Rande zu an Länge und Dicke kontinuierlich zu, um schließlich ziemlich unvermittelt von anders gestalteten Haaren und Schuppen abgelöst zu werden. Es ist vorstellbar, daß diese Haare ihrer Länge und Stärke entsprechend durch Luftschwingungen in Bewegung versetzt werden und daß diese verschiedenen Bewegungen als Schall percipiert werden.

Der größte oberflächliche Durchmesser der Höhle beträgt dorsoventral gemessen 2,75 mm, von vorn nach hinten gemessen 2,25 mm.

Es wurde schon darauf hingewiesen, daß die äußere Morphologie des Organs bei den verschiedenen Noctuenarten recht verschieden sein kann. Bei *Taeniorampa gothica* L. ♂ ist die Öffnung von außen kaum noch sichtbar, weil lange, dichtstehende Haare, welche vom Metathorax ausgehen, sie verdecken. Entfernt man diese Haardecke, so erkennt man, daß die zwischen Thorax und Abdomen gelegene Öffnung beträchtlich kleiner ist als bei *Pseudophia lunaris*, im ganzen aber eine ähnliche Umgrenzung zeigt wie bei jener Eule. Die beiden hintern Wülste sind vorhanden, treten aber nur schwach hervor. Beide sind an ihren Außenwänden mit Haaren ausgestattet; die des dorsalen Wulstes ragen nach hinten und sind kaum halb so lang wie die des ventralen Wulstes, welche sich nach der Ventralseite und etwas nach hinten wenden. Die histologische Untersuchung, welche ich vorläufig nur an einem gut konservierten Objekt vornehmen konnte, führte bisher noch zu keinem abschließenden Resultat, scheint aber zu ergeben, daß, worauf auch die Bedeckung des Organs mit Haaren hindeutet, hier eine Rudimentation vorliegt. Ich vermochte noch nicht zu entscheiden, ob unter den fraglichen Sinneshaaren wirklich als solche erweisbare Sinneszellen oder nur Haarbildungszellen liegen. Die sagittale Schnittrichtung erwies sich bei diesem Objekt nicht als günstig.

Einen sehr abweichenden Bau läßt das Organ von *Plusia gamma* L. erkennen. Am konservierten Tier sieht man nach Entfernung der Flügel die Öffnung vollkommen frei liegen, ohne daß bedeckende Haarbüschel den Einblick in die Höhlung verhindern. Die äußere Zirkumferenz der Hinterseite zieht von der Dorsalseite nach der Ventralseite etwas nach hinten in sehr schwacher Krümmung, um

dann bogenförmig nach vorn umbiegend und am Ende ein wenig nach der Dorsalseite zu gekrümmt zu endigen. Von den hintern Wülsten ist hier zunächst nichts zu sehen und von dem oberflächlichen, die beschriebene gebogene Linie bildenden Kontur fällt die Wand der Höhle ziemlich gleichmäßig geneigt in die Tiefe des Ganges ab. Das in die Tiefe verlagerte Spiraculum ist von außen nicht sichtbar, weil es von einer gleich zu beschreibenden beweglichen Platte bedeckt wird. Die vordere Partie der Höhle wird von einem durchsichtigen Wulst teilweise überwölbt, welcher von der hintern Wand (also vom 1. Abdominalsegment) dorsal und etwas vertieft entspringend, sich nach vorn und ventralwärts verschmälert. Diese bei der Aufsicht von außen als Wulst erscheinende Partie erweist sich bei genauerer Betrachtung als eine (noch im konservierten) Zustande) leicht bewegliche, dünne, durchsichtige Platte (Fig. 2 *P*), welche die ungefähre Form einer gestreckten Muschelschalenhälfte hat und mit ihrem hintern Ende (Fig. 2 *D*) an der Vorderwand des 1. Abdominalsegmentes (Fig. 2 *hR*) beweglich befestigt ist, ohne jedoch ein Gelenk zu bilden, mit ihrem übrigen Körper aber frei über dem Höhleneingang (*b*) liegt, ohne sich sonst noch an irgendeiner Stelle auf die Höhlenwand zu stützen. Die Platte ist außen schwach konvex, innen etwas konkav. An ihrer innern, konkaven Fläche besteht ihre Cuticula aus starkem, ungefaltetem Chitin, an der äußern, konvexen ist das Chitin dünner und gefaltet. Der von dieser ganzen, die Form der Platte annehmenden Falte umschlossene Leibeshöhlenraum ist muskelfrei und sehr eng. Aus dem Vergleich mit *Pseudophia lunaris* ergibt sich, daß diese Platte wahrscheinlich als der stark nach vorn ausgewachsene dorsale hintere Wulst anzusehen sei, der auch bei *Pseudophia lunaris* ganz ähnliche Bauverhältnisse seiner Chitinwand zeigt und, wenn auch viel weniger ausgiebig, beweglich ist. Haare, welche noch bei starker Lupenvergrößerung deutlich sichtbar wären, trägt die Platte bei *Plusia gamma* nicht; ihre Cuticularanhänge sind mikroskopisch klein. Die Skulpturverhältnisse des Höhlenbodens sind bei der Betrachtung von außen in ihren Einzelheiten nicht deutlich zu erkennen; man sieht nur einige teilweise verdeckte Wülste und Furchen. Im übrigen sei auf Fig. 2 verwiesen. — Die Größe des Organs bei *Plusia gamma* beträgt an der Oberfläche dorsoventral gemessen 2 mm, von vorn nach hinten 1,75 mm im größten Durchmesser.

(Trichoblasten) liegt in der Regel zentral und unterscheidet sich von den Kernen der gewöhnlichen Deckzellen nicht. Diese Bildungszellen zeigen gelegentlich einen kurzen, hyalinen, basalen Fortsatz sowie einen zuweilen bis in die Basis des zugehörigen Haares verfolgbaren Oberflächenfortsatz. Ihr Sarc ist heller als das der umgebenden Zellen, aber wie dieses feinkörnig. Die Zellen des Epithels sind nicht selten in der Umgebung der Haarmatrixzelle zu Hüllzellen geworden, umfassen diese halbmondförmig und bilden eine einschichtige, rings geschlossene, außen und innen (basal und an der Oberfläche) offene Hülle. Während der Kern der zentralen etwa citronenförmigen Zelle nur wenig in der Richtung der Hauptachse gestreckt ist, werden die Kerne der Hüllzellen ebenfalls halbmondförmig und treten, da sie stärker gefärbt sind, deutlich hervor.

Weiter nach vorn (Strecke *b*) verdünnt sich die Cuticula erheblich und bildet Falten bis zum Rand des Wulstes (*c*). Sie ist hier mit Haarschuppen besetzt, welche in tiefen Bechern stehen und sich dorsalwärts und nach hinten richten. Besonders dicht stehen diese Cuticularbildungen am vordern Rand, an der Kante des Wulstes (*c*). Von dieser aus biegt sich das Chitin der Wulstwand in beträchtlicher Dicke nach hinten ein (*d*) und trägt hier gar keinen Haarbesatz. Die Strecke *d* behält ihren Charakter bei bis zu einer jenseits des hier noch nicht angeschnittenen Spiraculums liegenden, dünnhäutigen gefalteten Partie, welche mit Haaren ausgestattet ist (*f*) und teils der vordern, teils der ventralen Wand des Abdomens angehört. Auch die Matrix der Strecke *b* sieht etwas anders aus als die der Strecke *a*: die Hüllzellen fehlen hier überall, die Haarbildungszellen sind nach der Oberfläche zu verschoben, aus dem Verbande der Deckzellen derart verdrängt, daß unter ihrer Basis das Epithel sich geschlossen fortsetzt. Infolgedessen könnte man hier das Hautepithel stellenweise für mehrschichtig halten. An der Kante (*c*) finden wir wiederum ein anderes Bild; dort treten die gewöhnlichen platten Epithelzellen so gut wie ganz zurück. Die Zellen nehmen fast durchweg cylindrische oder elliptische Gestalt an, die Kerne strecken sich gleichfalls stärker und sind intensiver gefärbt. Das Nuclein tritt hier in größern Körnchen auf als sonst im Epithel bei dieser Schnittlage. Von den Basen dieser gestreckten Zellen sieht man deutliche hyaline Fäden ausgehen, welche ziemlich parallel verlaufend nach hinten ziehen und sich zwischen den Fettkörperzellen verlieren. Nur in manchen Fällen gelang es, an diesen Schnitten blaß rötlich gefärbte Oberflächenfort-

sätze in den Becher der zugehörigen Haare eintreten zu sehen; bis in den zentralen Hohlraum des Haares konnten sie in keinem Falle verfolgt werden. Da die hohen Zellen zwischen der äußern und innern Wand der Kante des Wulstes dicht gedrängt stehen, bleibt zwischen ihren nach hinten konvergierenden Grundflächen nur ein enger Streifen frei, in welchem die basalen Ausläufer, welche ihn vollständig ausfüllen, entlang ziehen.

Im Bereich der Strecke *d* und *f* wird das Epithel wieder platt und zeigt keine bemerkenswerten Eigentümlichkeiten. An denselben oberflächlich gelegenen Sagittalschnitten schließt der Wulst an seiner Basis (bei *g*) die äußere Partie einer fast den ganzen Innenraum ausfüllenden Tracheenblase ein. Der (bei *h*) vor der Tracheenblase gelegene Raum ist fast in seiner ganzen Ausdehnung mit Blut gefüllt. Beide Räume mögen kurz als Tracheenraum (*g*) und Blutraum bezeichnet werden. Nur an der vordern und ventralen Wand des Wulstes (*d. z. T. f*) befindet sich ein (nur außerhalb des Wulstbereiches unterbrochenes) kontinuierliches Fettpolster von geringer Mächtigkeit. An der ganzen dorsalen Wand (*a b*) fehlen Fettzellen vollständig, und hier grenzt sich der Blutraum gegen das Epithel durch eine zarte bindegewebige Kerne führende Haut ab. — Muskulatur fehlt im Bereich des Wulstraumes vollständig.

Untersucht man Schnitte, welche nur wenig tiefer, d. h. der Sagittalebene etwas näher liegen, so bleiben die Verhältnisse im wesentlichen unverändert, doch stoßen die dorsale (*b*) und ventrale vordere Wand (*d*) an der Kante (*e*) nicht mehr in so spitzem Winkel zusammen, der von den Schenkeln dieses Winkels begrenzte Innenraum wird also derart weiter, daß sich die Fettzellen hier bis zu den Grundflächen der am Kantenende gelegenen Zellen verschieben. Die Kantenzellen (der Region *e*) stehen nicht mehr so gedrängt und bilden stellenweise durch Intercellularlücken getrennte mehr oder minder deutliche Gruppen. Auswärts von den Kantenzellen finden sich zwischen deren oberflächlichen Teilen nicht selten kleine Kerne (3—4 auf einem Schnitt), deren zugehörige Zellkörper hyalin und stark gestreckt erscheinen. Basale Ausläufer der Kantenzellen sind hier jedenfalls wegen der sie um- und überlagernden und ihnen eng apponierten Zellen des Fettkörpers nicht nachzuweisen, fehlen aber auch möglicherweise ganz an dieser Stelle.

Näher der Medianebene des Körpers sehen wir die Wände der Kante (*e*) nun allmählich immer stärker auseinanderweichen. Die in der Basis des Wulstes gelegene Tracheenblase erweitert sich

und stülpt sich zu einer von der Dorsalseite her eingeschnürten zweiten Tracheenblase aus, welche, in den Blutraum (*h*) vordringend, diesen mehr und mehr in seiner Ausdehnung einschränkt. Das Fettpolster wird schwächer und ist zunächst auf größere Strecken unterbrochen um weiter nach der Medianebene des Körpers zu auf den Schnitten ganz zu verschwinden. In dem Blutraum findet man Nervenstränge, welche selten in größerer Ausdehnung im Sagittalschnitt getroffen sind. Die Rekonstruktion der Serie ergibt einen Zusammenhang dieser Nerven mit den Basalausläufern der hierdurch als sensorische charakterisierten Zellen. Diese Ausläufer vereinigen sich im Blutraume zu stärkern Nerven in einiger Entfernung von der Epithelbasis; sie konnten zentripetal nur bis zur Tracheenblase verfolgt werden, deren Wand sie sich eng anlegen und sich der weitem Beobachtung entziehen; denn sie müssen hier der Biegung der Tracheenwand folgen, sind dann quergetroffen, und diese Querschnitte mit Sicherheit weiter zu verfolgen war unmöglich. — Die Sinneszellen vereinigen sich hier zu großen deutlichen Gruppen mit gemeinsamer basalwärts ausgezogener Grundfläche (Fig. 3 Sz), von der die Neurofibrillen einer Gruppe zu einem zarten Strang verbunden zu den stärkern Nerven ziehen, die somit aus mehreren von je einer Gruppe ausgehenden Fibrillensträngen zusammengesetzt sind. Innerhalb der Sinneszellengruppen sind hier Zellgrenzen nicht deutlich erkennbar, die Anzahl der Komponenten jeder Gruppe läßt sich daher nur durch Zählung der Kerne bestimmen, deren auf einem 8μ dicken Schmitte bis 7 festgestellt werden konnten. In manchen Fällen glaube ich in dem Oberflächensarc der Sinneszellen zarte Fibrillen erkannt zu haben, welche vom Kern bis zur Oberfläche der Zelle parallel oder wenig konvergierend verlaufen. Ich habe mich nicht davon überzeugen können, daß sich die Zelloberfläche in den Chitinbecher hinein fortsetzt oder bis in den basalen Hohlraum der Sinneshaare hineinragt.

Ventralwärts an der Basis des Wulstes trifft der Schnitt, dem Fig. 3 entnommen ist, das Spiraculum (dessen Lage zum Wulst die Textfig. A zeigt). Seine Eingangsöffnung ist von einem dichten Besatz von (mit Pikrinsäure sich gelb färbenden) Chitinstäben mit beiderseits fast rechtwinklig abstehenden kammzinkenartigen Fortsätzen umstellt. Diese Fortsätze greifen derart ineinander, daß sie ein kompliziertes Maschenwerk zum Durchtritt der Luft bestehen lassen, während selbst sehr feine Staubpartikelchen zurückgehalten werden müssen. Die Epithelzellen sind im Bereiche und Umkreise

des Spiraculum stark in der Richtung ihrer Hauptachse gestreckt und vom Kerne ab nach der Oberfläche zu durch deutliche Interzellularlücken voneinander getrennt. In diesen tiefer gelegenen Teilen des Wulstes fehlt die früher erwähnte bindegewebige Haut der dorsalen Wand (*a*) oft auf weite Strecken. Die Schnitte, welche das Spiraculum schon treffen, enthalten vom Fettkörper nur noch vereinzelt große Zellen, und das Fettpolster der ventralen und vordern Wulstwand (*d*) fehlt hier schon fast ganz (Fig. 3 *Fz*). Der Blutraum (Fig. 3 *Blr*) ist durch die (in der Fig. 3 nicht mehr zur Darstellung gekommene) Tracheenblase gegen früher schon stark beschränkt. In dieser Figur sieht man die Ausläufer (*N*) der Kantenzellen (*Sz*); ihr fibrillärer Bau ist im Präparat ganz unverkennbar.

In Fig. 4 ist ein etwas tiefer gelegener Schnitt dargestellt, an welchem die basalen fibrillären Ausläufer, die sich mit Pikrinsäure blaßgelb färben, an der Basis der Sinnesknospen deutlich zu erkennen sind (*N*, *N*). Ferner konnte ich mich davon überzeugen, daß in den Verlauf einiger, jedoch sicher nicht aller Nerven bipolare Ganglienzellen (*Gz*) eingeschaltet sind. Sie sind als solche leicht zu erkennen und von gelegentlich den Nervensträngen apponierten freien Blutzellen (*Blz*) zu unterscheiden, weil ihr Kern verhältnismäßig groß und der Form der Zelle entsprechend etwas in die Länge gestreckt ist. Jede Ganglienzelle entsendet einen deutlich erkennbaren Fortsatz nach der Basis der Sinneszellen, einen zweiten in zentripetaler Richtung; diesen letztern weiter bis zum Eintritt in ein Ganglion des Zentralnervensystem zu verfolgen erwies sich leider als unmöglich.

Das Chitin über den Sinneszellen zeigt hier noch deutlicher als an den weiter auswärts gelegenen Schnitten eine Zusammensetzung, welche sich durch die verschiedene Färbung der Becher (Fig. 5 *B*) für die (in der Figur nur zum kleinsten Teile angeschnittenen) Haarschuppen und der dazwischen gelegenen Partien (Fig. 5 *ilh*) bemerkbar macht. Die Becher sind wie die Haare intensiv gelb (Pikrinsäure), das interstitielle Chitin rötlich (Säurefuchsin) gefärbt. Das Chitin der Strecke *d* (in der Textfigur) besitzt dieselbe Färbbarkeit wie die Becher.

Die im Wulst gelegene Tracheenblase mit ihrer tiefen dorsalen Einschnürung erweist sich als ein Ausläufer desjenigen Tracheenstammes, welcher mit dem verlagerten Spiraculum des 1. Abdominalsegments mündet. Der von ihr verdrängte Blutraum hat seine größte Ausdehnung in dem Zwischenraum zwischen den Kantenwänden

(Fig. 7 *Bbr*) und ist an der Wand *a* (Textfig.) weiter als an der Wand *d*, welcher sich die Tracheenwand eng anlegt (Fig. 7 bei *KT*). Die Tracheenblase gibt nur noch eine wenig umfangreiche distale Aussackung nach der Wulstkante hin ab, welche jedoch weit von der Basis der Kantenzellen entfernt bleibt.

An den Sinnesknospen dieser tiefer (auf gleicher Höhe mit oder nach innen vom Spiraculum) gelegenen Schnitte sieht man nicht selten wie die mehr basalwärts gelagerten Zellen sich in einen langen, schmalen Oberflächenfortsatz ausziehen, welcher sich, der Basis der Cuticula zustrebend, sehr allmählich verjüngt und an ihr endet. In Fig. 5 habe ich eine Sinnesknospe wiedergegeben, welche sehr deutlich die vielfach recht schwierig erkennbare Gruppierung der Sinneszellen sehen ließ. Sie ordnen sich hier um eine gemeinsame zentrale Achse, und ihre fibrillären receptorischen Oberflächenfortsätze (Fig. 5 *pF*), welche, ziemlich intensiv gefärbt, hyalinem fast ungefärbtem Oberflächensarc eingebettet liegen, bilden lockere Bündel. Zugleich wird deutlich, daß zu einer Gruppe von Sinneszellen (Fig. 5 *SzG*) mehrere Becher (*B*) und also auch Schuppenhaare gehören.

Die Gruppen von Sinneszellen, welche der Wand *b* (vgl. Textfig.) angehören, bestehen auf denselben Schnitten, welchen Fig. 5 entnommen ist, aus viel weniger Komponenten, ja es scheint zuweilen, als ob nur eine einzige Sinneszelle zwischen den Deckzellen liege und dann natürlich ihren Oberflächenfortsatz nur zu einem Chitinbecher entsende. An sehr dünnen Schnitten sieht man da, wo nur eine Sinneszelle getroffen ist, daß diese eine viel blässere Färbung angenommen hat, als die Matrixzellen der Cuticula; doch scheint dieses Verhalten nicht allen Sinneszellen eigen zu sein.

Man kann in Zweifel sein, ob sich das ganze Epithel der Kante in Sinneszellen umgewandelt hat oder ob zwischen diesen noch Tectocyten erhalten bleiben. Wo die Sinnesknospen dicht gedrängt stehen, scheinen Deckzellen aber tatsächlich zu fehlen oder nur ganz vereinzelt eingesprengt zu sein.

An einem etwas tiefer als Fig. 5 gelegenen dünnen Schnitt, welcher in Fig. 6 dargestellt ist, erkennt man, wie sich zwischen 2 Gruppen von Sinneszellen eine hellere Zelle (Fig. 6 *Sch*) mit ganz ungefärbtem Plasma einschiebt, die einen großen deutlichen Kern besitzt, aber keinerlei Struktur wahrnehmen läßt. Auch zwischen den Zellen einer Gruppe (Fig. 6, *I*) findet man einen Hohlraum (Fig. 6 *Hr*), in welchem jedoch ein ihm zugehöriger Kern nicht

nachgewiesen werden konnte. Es bleibt zweifelhaft, ob dieser scheinbare Hohlraum eine (mit Lymphe gefüllte?) Achse der Sinneszellengruppe repräsentiert oder ob er eine Zelle von ähnlicher Beschaffenheit wie die Schaltzelle (Fig. 6 *Sch*, zwischen 1 u. 2) darstellt. Beide unterscheiden sich nur durch das Vorhandensein des Kerns in der Schaltzelle. — In dem Körper der Sinneszellen ist eine feinfibrilläre Struktur entweder nur an der Oberfläche (Fig. 6, Gruppe 1) oder durch das ganze Sarc hindurch bis zu dem nervösen Basalfortsatz zu beobachten (Gruppe 2 in Fig. 6).

Einige Schnitte näher der Medianebene des Körpers werden die Sinneszellen an der Wand *b* der Textfigur schon sehr spärlich. Die hier und auch schon in oberflächlicheren Schnitten zwischen den Sinneszellen gelegenen kleinen dunklen Kerne (vgl. Fig. 7) dürften peripherisch angeschnittene Sinneszellenkerne sein und nicht Zellen von anderer Natur angehören. An der dorsalen Wulstwand scheinen die Sinneszellen keine Gruppen mehr zu bilden, welche mehr als 2 oder 3 Zellen umfassen; ja, in manchen Fällen liegen die Sinneszellen einzeln zwischen den Tectocyten und ihre Hauptachse bildet einen spitzen Winkel mit der Basis der Chitincuticula (vgl. Fig. 8). Die Kantenzellen (*Sz*) treten zu Gruppen von beträchtlicher Ausdehnung zusammen (Fig. 7), und man sieht, daß mehrere Gruppen sich derart vereinigen, daß sie einen gemeinsamen starken Nerven (Fig. 7 *N*) entsenden. Die den einzelnen Gruppen zugehörigen Nerven vereinigen sich schon nahe der Basis miteinander, also nicht, wie sonst, in weiter Entfernung vom Epithel im Blutraum. Zwischen der in Fig. 7 (*Sz*) dargestellten medianen Gruppe und den sie umgebenden Gruppen liegt ein umfangreicher Hohlraum, welcher von dem der zentralen Gruppe angehörenden Nerven durchsetzt wird. In diese starken, aus den Nerven mehrerer Gruppen zusammengesetzten Stränge fand ich niemals Ganglienzellen eingelagert; solche scheinen also immer nur in den Leitungsstrang einer einzigen Gruppe eingeschaltet zu sein. Erwähnt sei hier noch, daß ich in einer lückenlosen Schnittserie durch den dorsalen Wulst, den wir als den Sinneswulst des Organs bezeichnen können, im ganzen nur 4 bipolare Ganglienzellen mit Sicherheit habe nachweisen können, während die Anzahl der Sinnesknospen und der Nerven eine beträchtlich größere ist. — Der fibrilläre Bau der Sinneszellen ist in den Gruppen der Fig. 7 immer deutlich, wenn auch nicht in allen Teilen der Zelle gleichgut zu erkennen; dabei erscheinen manche Zellen auffallend hell, andere sehr dunkel mit dichtem sehr fein

granulärem Sarc; in den letztern ist die fibrilläre Struktur nur schwer, zuweilen nur in der obern Hälfte oder überhaupt nicht sichtbar. Ob es sich in diesen um Sinneszellen oder eingeschaltete, vielleicht die Knospe umhüllende Deckzellen handelt, vermag ich mit absoluter Sicherheit nicht zu entscheiden.

Gehen wir von den beschriebenen Schnitten aus in der Serie der Medianebene des Körpers noch näher, so werden auch die Kantenzellen spärlicher und mit ihnen die Becher und Schuppenhaare. Einer eingehenden Beschreibung der Becher bedarf es nicht, ihre Lage und Form ist zur Genüge aus den Fig. 3, 5 und 8 zu ersehen. Je geringer die Anzahl der Becher ist, um so breitem Raum nimmt das interstitielle Chitin ein. Der Innenraum zwischen den Kantenwänden des Wulstes, den wir sich langsam erweitern sahen, hat sich jetzt im Anschluß daran vergrößert, daß die Kantenwände nicht mehr in spitzem, sondern in rechtem Winkel aufeinander treffen. Die Wand der Tracheenblase rückt der Basis der Kantenzellen immer näher, ohne sie jedoch zu erreichen, so daß jetzt der Blutraum an der dorsalen Wand seine größte Ausdehnung hat. In dem Bezirk der Kantenzellen nimmt die Mehrzahl der Epithelelemente wieder den Charakter von Tectocyten an, und man bemerkt als der Sagittalebene am nächsten gelegenen letzten Ausläufer der Gruppenreihen nur noch eine Gruppe von Sinneszellen an der Kantenwand, eine zweite an der vordern Wand, zu welcher infolge der Vergrößerung des Kantenwinkels ein Teil der Strecke *b* (Textfig.) geworden ist. Diese Wand geht hier mit deutlichem stumpfem Winkel in die gegenüberliegende Wand über. Der Wulst liegt mit seinen hier angeschnittenen Partien schon so tief, daß er von den dahintergelegenen Teilen des Abdomens überlagert wird. Zwischen den wenigen noch vorhandenen Haarschuppen treten vereinzelte kurze, starre Dornen auf, welche wie die Haarschuppen aus gelb (Pikrinsäure) gefärbtem Chitin bestehen. Basalwärts läuft dann der Wulst in die tiefer gelegene Segmentwand aus, sein Haarbesatz schwindet, die Epithelzellen sind ausschließlich Tectocyten, und das durchweg gelb gefärbte Chitin, welches noch vereinzelte Dornen trägt, hat jetzt im ganzen Umkreis des Wulstes nahezu die gleiche Stärke und Beschaffenheit. Der Blutraum ist auf ein Minimum reduziert, fast der ganze Leibeshöhlenraum des Wulstes von der Tracheenblase eingenommen. Fettzellen treten nirgends wieder auf, und Muskulatur fehlt dem Wulst in seiner ganzen Ausdehnung.

Aus dem Vorstehenden ergibt sich, daß von den Wülsten in der Umgebung der Höhle des Organs ausschließlich der dorsale als Sinneswulst in Betracht kommt, daß er Träger echter Sinneszellen ist und somit das Organ den Wert eines Sinnesorganes erhält. Man wird die ganze auffallende äußere Gestaltung dieses Sinnesorgans mit Rücksicht auf den dorsalen Wulst zu verstehen suchen müssen, was in dem Kapitel über die mutmaßliche Funktion versucht werden soll.

Die Funktion.

Hinsichtlich der Funktion des Sinnesorgans ist eingangs schon erwähnt worden, daß und weshalb es von TETENS als Gehörorgan angesprochen worden ist. Meine Aufgabe wird zunächst sein, an der Hand der gewonnenen Resultate in Kürze die Frage zu ventilieren, die sich noch nicht definitiv entscheiden läßt, ob diese Auffassung sich bei näherer Kenntnis des Baues aufrecht erhalten läßt. Da bei *Pseudophia lunaris* nur der dorsale Wulst Träger sensorischer Apparate ist, muß sich die äußere Gestaltung des ganzen Organes in Beziehung auf diesen Teil verständlich machen lassen.

Unter der zunächst angenommenen Hypothese, daß wir es hier mit einem Gehörorgan zu tun haben, würden die Sinneshaare im Interesse ihrer ungestörten Funktion bei der zugleich erforderlichen exponierten Lage folgende Anforderungen stellen: ihre vibrierenden Bewegungen dürfen nirgends durch umliegende Körperteile beeinträchtigt werden, und gleichzeitig dürfen sie nicht an der Oberfläche des Abdomens liegen, weil sie hier durch die dachförmig anliegenden Flügel außer Funktion gesetzt werden würden. Trotz ihrer geschützten Lage müssen aber die Sinneshaare der Einwirkung der Luftschwingungen ausgesetzt bleiben. Alle diese Anforderungen sehen wir bei *P. lunaris* in der Tat erfüllt; die Höhle, in welcher die Haare geschützt an der Wulstkante liegen, ist mit der Außenwelt in weiter Kommunikation, auch wenn die Flügel ihre Ruhelage einnehmen. Sie kann ferner die Bedeutung eines Schallfängers haben, welcher die Schallwellen den Sinneshaaren sicher und wohl etwas verstärkt zuführt. Zugleich verhindert die Stärke der innern, der Höhle zugewendeten Wulstwand, deren Chitin ganz besonders kräftig entwickelt ist, jede Mitschwingung des Wulstes selbst, der also den Sinneshaaren einen starren Fußpunkt gibt. Die starren und ziemlich breiten Haare erscheinen wohl geeignet, Luftstöße aufzufangen und unter ihrer Einwirkung eine Bewegung auszuführen,

welche durch die komparative Zartheit des im Becher steckenden Stieles sehr erleichtert wird. Die qualitative Leistungsfähigkeit des Organs dürfte ferner gesteigert werden durch die verschiedene Stärke und Länge der Sinneshaare und vielleicht auch durch die beschriebenen Verschiedenheiten im Bau der Sinneszellen.

Folgender Einwurf gegen diese Deutung der Sinnesorgane liegt nahe: der laute Flugton der Eulen wird das Organ als „Ohr“ wenigstens während des Fluges außer Funktion setzen müssen, d. h. wahrscheinlich hört das Tier durch diesen in unmittelbarer Nähe des Organs selbsterzeugten Ton keine anderen leisern oder lautern entfernter erzeugten Töne hindurch. — Wie berechtigt dieser Einwand auch erscheinen mag, er zwingt uns doch noch nicht, unsere Deutung aufzugeben; denn es wäre immerhin möglich, daß die Eule gegen ihren eigenen Flugton unempfindlich wäre, sei es infolge von Abstumpfung gegen ein permanent gehörtes eintöniges Geräusch, sei es infolge wirklicher Taubheit gegen diesen Ton; und die Beeinträchtigung der Schallwellen durch die von den Flügeln hervorgerufene Luftbewegung braucht nicht die Wahrnehmbarkeit von außen kommender Lautreize gänzlich aufzuheben. Zudem dürfte aber auch während des Fluges das Gehörorgan überhaupt von geringerer Bedeutung sein als während der Ruhe, beim Gehen und Saugen (nicht im Schlafzustand, der jedes Tier taub und blind macht). Man wird demnach vorbehaltlich der experimentellen Bestätigung vorläufig in dem fraglichen Sinnesorgan ein Organ zur Schallperception vermuten dürfen.

Um diese Funktion experimentell festzustellen, würde man das abdominale Sinnesorgan unter äußerster Schonung (etwa unter Anwendung von dickflüssigem Leim oder dgl.) verkleben müssen und beobachten, ob und wie die Tiere dann fliegen und wie sie sich namentlich unter der Einwirkung intensiver Töne (etwa einer Violine) benehmen. Zerstörungen des Organs sind durchaus zu vermeiden; denn derartig rohe Eingriffe vermögen uns wohl darüber aufzuklären, wie ein verwundetes, krankes Tier sich benimmt, aber sie lassen immer unsicher, inwiefern sich dieses Benehmen aus der speziellen Funktion der zerstörten Sinnesorganes verstehen läßt. Über die nach dieser Richtung hin vorzunehmenden Experimente wird eine künftige Arbeit berichten.

Berlin, im Dezember 1908.

Erklärung der Abbildungen.

<i>a, b</i> Teile des Höhlenbodens	<i>mc</i> medianer Eindruck zwischen den beiden hintern Wülsten
<i>B</i> Becher mit Schuppenhaar	<i>N</i> Nerven
<i>Blr</i> Blutraum	<i>P</i> bewegliche Platte
<i>Blz</i> Blutzellen	<i>pF</i> perceptorische Fibrillen der Zelloberflächen
<i>Ch</i> Chitincuticula	<i>pl</i> Plattform des dorsalen Wulstes mit Spiraculum
<i>Chb</i> Chitinbecher der Haarschuppen	<i>S</i> in die Tiefe absteigender Schenkel des ventralen Teiles der Umwallung
<i>D</i> weißlich erscheinendes Dreieck an der Basis der Platte (<i>P</i>)	<i>Sch</i> Schaltzelle
<i>dCh</i> dorsale Chitinwand	<i>Sh</i> Haarschuppen (Sinneshaare)
<i>dw</i> dorsaler Wulst	<i>Sk</i> Sinneskante
<i>FP</i> ventralwärts ausgezogene Basis der beweglichen Platte (<i>P</i>)	<i>Sl</i> Schrumpfungslücke
<i>Fz</i> Fettzellen	<i>Sz</i> Sinneszellen
<i>Gz</i> bipolare Ganglienzellen	<i>SzG</i> Sinneszellengruppe
<i>H</i> Haarbüschel und Haare	<i>TB</i> Tracheenblase
<i>hR</i> hinterer Rand der äußern Umwallung	<i>Te</i> Tectocyten
<i>Hr</i> axialer Hohlraum (?) zwischen den Zellen der Gruppe 1	<i>vCh</i> ventrale Chitinwand
<i>iCh</i> interstitielles Chitin	<i>vK</i> vordere Kante (Sinneskante)
<i>KT</i> Kerne der Tracheenmatrix	<i>vw</i> ventraler Wulst
	<i>1</i> u. <i>2</i> 2 Gruppen von Sinneszellen

Tafel 41.

Fig. 1. Abdominale Partie des linken Organs von *Pseudophia lunaris*, von vorn gesehen. Ca. 10:1.

Fig. 2. Rechtes Organ von *Plusia gamma*, von der Seite gesehen. 11:1.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch den dorsalen Wulst (Fig. 1 *dw*) von *P. lunaris*, nach außen vom Spiraculum gelegen. 340:1.

Fig. 4. Sagittalschnitt, etwas tiefer gelegen als Fig. 3. 340:1.

Fig. 5. Sagittalschnitt, etwas näher der Medianebene des Körpers als Fig. 4. Eine Gruppe von Sinneszellen der Kante mit dem dazugehörigen Teil der Chitincuticula. 340:1.

Fig. 6. Sagittalschnitt, noch näher der Medianebene als Fig. 5. Cuticula nur angedeutet. 340:1.

Fig. 7. Sagittalschnitt, näher der Sagittalebene des Körpers als Fig. 6. Bau der Cuticula wie in Fig. 5 (hier nicht ausgeführt). 340:1.

Fig. 8. Teil eines Sagittalschnittes der Wandpartie *b* (cf. Textfig.). 340:1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Augen von *Alciopa cantrainii*.

Von

R. Demoll.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Gießen.)

Mit Tafel 42 und 4 Abbildungen im Text.

Wenn wir bei den Alciopiden Augen finden, die sowohl hinsichtlich ihrer Bildproduktion wie auch der Reception, soweit sich hierüber etwas aussagen läßt, wesentliche Vergleichspunkte mit den Augen der Wirbeltiere bieten, so liegt es nahe, zu untersuchen, ob wir hier auch die bei den Wirbeltieren durch das Linsenauge bedingte Opticuskreuzung wiederfinden. Der Versuch, diese Frage zu lösen, führte mich jedoch hinsichtlich der Histologie der Augen selbst zu Beobachtungen, die zum Teil neu waren, zum Teil dem bisher Beobachteten widersprachen. Indem ich es infolge davon der Mühe wert hielt, mich eingehender auch mit dem Receptor zu beschäftigen, gewann auf diese Weise die Untersuchung eine breitere Basis.

Die Literatur, die dieses Thema betrifft, findet sich neuerdings bei HESSE zusammengestellt. Ich werde daher auf eine historische Einleitung wohl verzichten können, ebenso auch auf eine Rekapitulation aller der Beobachtungen, die unzweifelhaft irrig sind, und werde mich darauf beschränken, immer nur das zu erwähnen, was bei der Beurteilung strittiger Punkte anzuführen nötig sein wird.

Der Untersuchung liegt *Alciopa cantrainii* CLAP. zugrunde. Das Material stammte aus Neapel, von wo ich es mir teils selbst mit-

gebracht hatte; zum größern Teil war es Material des hiesigen Instituts, das mir in freundlichster Weise von Herrn Prof. Dr. J. W. SPENGLER zur Verfügung gestellt wurde, wofür ich auch hier meinen besten Dank aussprechen möchte.

Gefärbt habe ich mit Hämalan und Eosin. Bei Untersuchung der Nervenendigungen bewährte sich am besten die Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN unter Gegenfärbung mit Säurefuchsin. Auch Stückfärbung mit Chromhämatoxylin gab bisweilen recht brauchbare Bilder.

Die Alciopiden besitzen 2 Linsenaugen zu beiden Seiten des Kopfes, deren Blicklinie — hier bestimmt durch die Gerade, die durch den zentralen Punkt der Retina und der Linse geht — jedoch nicht vollständig seitlich zeigt, sondern etwas nach vorn und nach unten, wie A. KROHN schon richtig angibt. Und zwar hat die Neigung nach unten etwa einen Wert von $15-25^{\circ}$, die nach vorn einen Wert von $40-70^{\circ}$ (Fig. 1 u. 2). Die große Variationsbreite dieser Winkel erklärt sich aus der Fähigkeit, die Augen zu bewegen.

Betrachtet man ein Tier von der Seite (Fig. 1) oder von unten (Fig. 2), so sieht man, daß das Auge nicht ein regelmäßiges Rotationsellipsoid darstellt, sondern daß eine Abweichung hiervon insofern eingetreten ist, als über die distale Bulbushälfte von unten nach oben eine Kante (*k*) hinläuft, die sich jedoch nicht auf die Cornea fortsetzt. Mit andern Worten: das Auge ist seitlich etwas zusammengedrückt. Die gegenseitigen Lagebeziehungen der Augen, Tentakel, Fühlercirren und des Mundeingangs sind aus den Abbildungen zu ersehen und bedürfen einer besondern Beschreibung nicht.

Ein Längsschnitt durch das Auge (Fig. 12) zeigt uns ein typisches Linsenauge mit becherförmiger Retina, einer vor dieser gelegenen, funktionell als Iris anzusprechenden Partie, einer Cornea, einer Linse und schließlich einer durchsichtigen Füllmasse. Indem das Auge beträchtlich über die Körperoberfläche hervortritt, stülpt es die Hypodermis und die Cuticula vor sich her, so daß diese beiden, wie wir später sehen werden, sich auch an der Bildung der Cornea beteiligen. Die Retina (Fig. 12 u. 3) läßt zunächst 2 Zonen unterscheiden, eine vitrale und eine hiervon durch einen Pigmentstreifen scharf getrennte sclerale Zone; doch zeigt eine genauere Betrachtung, daß es ein und dieselben Zellen sind, die die beiden Partien bilden. Fig. 3 gibt 3 Photierzellen¹⁾ bei starker Vergrößerung

1) Ich bediene mich zur Bezeichnung der einzelnen recipierenden

wieder. Eine jede Zelle besteht aus dem cylindrischen Körper, dem der langgestreckte Kern eingelagert ist, und einem vitral aufgesetzten röhrenförmigen Gebilde. Der Zellkörper zieht sich proximal in einen Fortsatz aus, der allmählich in eine Nervenfaser übergeht. Distal zeigt er in einer ziemlich scharf umschriebenen Zone eine dichte Einlagerung von braunen Pigmentkörnchen und zwar so, daß die Peripherie der Cylinderwand ziemlich frei davon bleibt, während die Dichte gegen die Längsachse der Zelle zu zunimmt (Fig. 3 *p*).

Der vitral vom Pigment gelegene Teil besteht aus einer Röhre, die cuticularer Natur zu sein scheint, wie auch bisher fast allgemein angenommen wurde. Sie ist stark lichtbrechend, zeigt bisweilen eine Querstreifung und rollt sich, wenn sie angeschnitten ist, etwas nach außen auf. Wie an entpigmentierten Präparaten zu sehen ist (Fig. 3 links), sitzt die Röhre dem Zellkörper mit sich plötzlich stark, fast horizontal verbreiterndem Ende auf. Vitral findet nur eine ganz allmähliche Erweiterung der Röhre statt, die erst gegen das Ende derselben deutlicher hervortritt. Die freien Ränder der Röhren (Fig. 3 bei *b*) lagern sich dicht aneinander, und indem nun auch die kleinen dreieckigen Zwischenräume mit derselben Masse überbrückt sind, erhält man auf Querschnitten durch diese Region ein Bild, wie Fig. 4 *b* es zeigt. Man sieht auf solchen Schnitten eine kontinuierliche Cuticularmasse *c*, die nur durch die kreisförmigen Querschnitte der die Röhren ausfüllenden Plasmamassen unterbrochen sind. Aus diesem Bilde geht hervor, daß die Zwischenräume (Fig. 3 *z*) zwischen den einzelnen Röhren vitral abgeschlossen sind und nicht mit dem Hohlraum des Augenbeckers kommunizieren.

Gegen den Rand der becherförmigen Retina werden die Röhren immer niedriger (Fig. 12 und Textfig. B) und zeigen einen asymmetrischen Bau insofern, als die nun distal liegende Wand stark nach der Cornea zu ausbiegt, während die proximale etwa geradlinig gegen das proximale Drittel der Linse zeigt.

Die Cuticularröhren sind erfüllt von Plasma, das jedoch vitral noch die Röhre selbst überragt, sich dem der Nachbarröhren anschließt und so einen geschlossenen Plasmabelag über den freien

Elemente der Retina stets des Ausdruckes „Photierzellen“, unabhängig davon, ob das Gesamtorgan eine Bildreception möglich erscheinen läßt oder nicht; ich verzichte demnach auf die von BEER vorgeschlagene Unterscheidung von Idier- und Photierzellen, und zwar deshalb, weil die Funktion der einzelnen Zellen gar nicht davon betroffen wird, ob der Gesamtkomplex ein Bild recipiert oder nicht.

Enden der Röhren bildet (Fig. 3 *a*). Auf Querschnitten durch diese Zone sieht man noch jeden einzelnen Plasmakopf von dem andern getrennt durch eine meist im Sechseck verlaufende Grenzlinie, der nach innen eine helle plasmatische Randzone folgt (Fig. 4 *a*). Nur selten findet man die Objekte so gut fixiert, daß sie diese Verhältnisse richtig und unverändert wiedergeben. Meist ist der vitrale Plasmakopf geschrumpft, so daß man jene von dem Plasma der Röhre losgerissenen, häufig pilzhutförmigen Gebilde vorfindet, wie sie von HESSE abgebildet und beschrieben worden sind und die ich nach meinen Präparaten für Kunstprodukte halten muß.

Bei Eisenhämatoxylinfärbung gewahrt man in der Röhre einen stark tingierbaren Achsenfaden, der bereits von GREEFF gesehen wurde. Er beginnt ohne wahrnehmbare Verdickung an der vitralen Endfläche des Plasmakopfes, zieht in geschlängeltem Verlauf durch die Röhre, verliert am Ende derselben plötzlich seine starke Färbbarkeit, läßt sich jedoch als blasser, nun ziemlich in gerader Richtung verlaufender Faden noch in dem Körper der Photierzelle mehr oder weniger weit, häufig bis über die Mitte desselben, verfolgen (Fig. 3 *N*). Es besteht demnach wohl kein Zweifel, daß man es hier mit einer Nervenfasern zu tun hat. Zu dem gleichen Resultat kam auch HESSE, und auch schon GREEFF hat sich für die nervöse Natur dieses Gebildes ausgesprochen.

Nach BÉRANECK, dem wir viele interessante Daten über die Embryonalentwicklung des Alciopiden-Auges verdanken, finden sich neben den Photierzellen im frühen Stadium auch Secretzellen, die sich in erster Linie durch den Mangel der Cuticularröhre unterscheiden. Sie beteiligen sich an der Linsen- und Glaskörperbildung und an der Bildung der Flüssigkeit, die den Raum direkt vor der Retina — den ich den präretinalen Raum nenne — ausfüllt. Später sollen sie zugrunde gehen und bei erwachsenen Tieren nicht mehr zu finden sein. HESSE gibt auch bei Erwachsenen das Vorhandensein von Secretzellen an und findet sie von den Photierzellen unterschieden einmal durch den Mangel der Cuticularröhre mit Primitivfibrillen, dann durch Schmalheit und leichtere Färbbarkeit des Plasmas und schließlich durch die Lage des Kernes, der dem Pigment näher liegen soll.

Ich selbst stimme in meinen Beobachtungen mit denen von BÉRANECK überein, indem ich bei den mir allein zur Verfügung stehenden erwachsenen Tieren keine Zellen finden konnte, die durch die oben angeführten Merkmale sich als Secretzellen charakterisiert

hätten. Häufig fand ich allerdings eine Verschiedenheit der Kernlage. Doch wird dies teilweise dadurch bedingt, daß die besonders in den vordern Bezirken (Fig. 12) überaus langen Kerne durchschnitten werden. Aber auch da, wo dies nicht der Fall zu sein schien, konnte ich einer differenten Lage kein besonderes Gewicht beimessen, da alle übrigen diagnostischen Merkmale fehlten und ferner alle Übergänge zwischen basalgelegenen und dem Pigment nahegerückten Kerne zu finden waren. Wenn ich schon das Vorhandensein von Secretzellen nicht bestätigen kann, so scheint mir weiter die Funktion, die ihnen HESSE zuschreibt, nicht gut annehmbar. Er vermutet, daß sie die präretinale Flüssigkeit bilden. Embryonal ist dies sehr wohl möglich. Später aber müßte das Secret den Weg durch die Zwischenräume der einzelnen Röhren nehmen. Diese sind aber, wie ich oben gezeigt habe, vitral vollständig abgeschlossen durch Verschmelzung der Ränder der Röhren. Es wäre ja wohl möglich, daß bei einem von HESSE beobachteten Objekt abnormerweise einige Secretzellen auch nachembryonal erhalten waren. Es wird dies um so wahrscheinlicher, als ich ganz Ähnliches hinsichtlich der Anzahl der Kerne der Glaskörperdrüse beobachtete, die normal alle bis auf einen zugrunde gehen sollen.

Cornealwärts geht die Retina in ein niederes Epithel über, das sich aus im Querschnitt rechteckigen Zellen zusammensetzt. Diese sind fast ganz mit Pigment erfüllt, und nur scleral bleibt ein schmaler Saum davon frei. Auch der runde hier gelegene Kern ragt noch zum Teil in die pigmentierte Zone hinein (Fig. 8 u. 12). Einen vitral aufsitzenden bürstenartigen Wimperbesatz, wie ihn HESSE beschreibt, konnte ich nicht finden und glaube auch, daß hier eine Täuschung insofern vorlag, als die präretinale Flüssigkeit, die allseits das Innere des Augenbeckers umspült, indem sie auch zwischen Glaskörper und Augenwandung einen spaltförmigen Raum ausfüllt, bei der Gerinnung einen solchen Wimperbesatz sehr wohl vortäuschen kann (Fig. 5, 8 x u. x^1). Daß dies hier der Fall war, dafür scheint mir auch der Nachsatz der betreffenden Stelle von HESSE zu sprechen, worin er sagt: „an anderen Stellen dagegen sieht es aus, als ob eine dünne, von der Zelle abgeschiedene Secretschicht diese auf der Innenseite überzieht“.

Bevor dieses Pigmentepithel die Cornea erreicht, zeigt es in der untern Hälfte des Auges eine seltsame Modifikation (Fig. 5). Die Zellen werden plötzlich sehr lang, cylinderförmig und laufen scleral in einen Nervenfortsatz aus. Indem sich die Nervenfasern dieser

Zellen einander anlagern, bilden sie einen flächenhaft ausgebreiteten, gegen den proximalen Augenpocl ziehenden Nervenstrang (*N*), der sich bald mit den von den Photierzellen der Retina kommenden Fasern vereinigt. Vitral finden diese Zellen nicht mit der pigmentierten Zone ihren Abschluß, sondern ragen kolbenförmig über diese gegen die Linse vor. Bei gut differenzierten Eisenhämatoxylinpräparaten sieht man bei starker Vergrößerung ganz deutlich, daß diese Kolben peripher einen Saum von Stiftchen tragen. Fig. 6 zeigt einen Querschnitt durch solche Kolben. Es ist darauf zu erkennen, daß diese Stiftchen etwa die Gestalt einer schlanken Pyramide haben, deren Spitze peripher gerichtet ist. Doch scheint sie nicht die Zellgrenze zu erreichen. Gegen das Innere der Zelle setzt sie sich, wie häufig zu sehen ist, in eine feine Fibrille fort, die jedoch, schon bevor sie die Mitte der Zelle erreicht hat, umbiegt und nun der Länge nach die Zelle durchsetzt bis zu dem Austritt der Nervenfasern. Freilich gelang es mir nie, eine solche Faser in ihrem ganzen Verlauf zu verfolgen. Das was ich beobachten konnte, war der Ansatz feiner Fibrillen an den Stiftchen, wie es Fig. 6 wiedergibt, ferner auf Längsschnitten die Zellen der Länge nach durchsetzende Fasern, die jedoch nicht streng parallel verlaufen. Doch scheinen mir diese Befunde mich zu berechtigen, eine kontinuierliche Verbindung der Stiftchen mit den Nervenfasern anzunehmen. Über die auf höher oder tiefer geführten Schnitten mehr oder weniger stark ausgeprägte Zwischensubstanz (*J*) bin ich mir nicht ganz klar geworden, doch scheint es mir, daß es sich um ein gemeinsames Ausscheidungsprodukt der Zellen handelt. In der pigmenttragenden Zone findet eine Einschnürung der Zellen statt, ohne daß ich jedoch angeben könnte, wodurch diese bedingt wird. Jedenfalls gelang es mir nicht, zellige Elemente zwischen diesen Sinneszellen nachzuweisen.

Daß es sich hier um Sinneszellen handelt, scheint mir unzweifelhaft aus dem Nervenfortsatz sowie aus der Stiftchenkappe hervorzugehen. GREEFF, der dieses Organ zuerst beschrieb, sprach es funktionell als *Corpus ciliare* an. BÉRANECK vermutet in ihm eine sekundäre Retina, ohne jedoch feste Anhaltspunkte für seine Vermutung beibringen zu können. Er schreibt darüber: „elle sert à recueillir les rayons lumineux qui tombent trop obliquement sur la cornée pour pouvoir être réfractés sur la rétine proprement dite.“ Ferner stellt er fest, daß sich dieses Organ embryonal ziemlich spät von der Hauptretina abspaltert, was wohl die Hauptstütze seiner oben

angeführten Ansicht gewesen sein mag. HESSE vermutet, daß man es hier mit Zellen zu tun habe, die eine Flüssigkeit in das Innere des Auges secernieren. In einer andern Arbeit kommt er bei Erwähnung der Befunde hinsichtlich des Stirnauges von *Vespa* auf dieses Gebilde zurück und schränkt seinen Widerspruch gegenüber BÉRANECK insofern ein, als er die Möglichkeit, daß es sich hier um Sinneszellen handelt, zugibt. Nachdem ich den Nachweis einer Stiftchenkappe sowie den Konnex mit Nervenfasern erbracht habe, scheint mir kein Zweifel über die nervöse Natur dieser Zellen mehr möglich. Ich bezeichne die Retina, um sie von der Hauptretina zu unterscheiden, als lenticuläre Retina, da sie der Linse benachbart liegt.

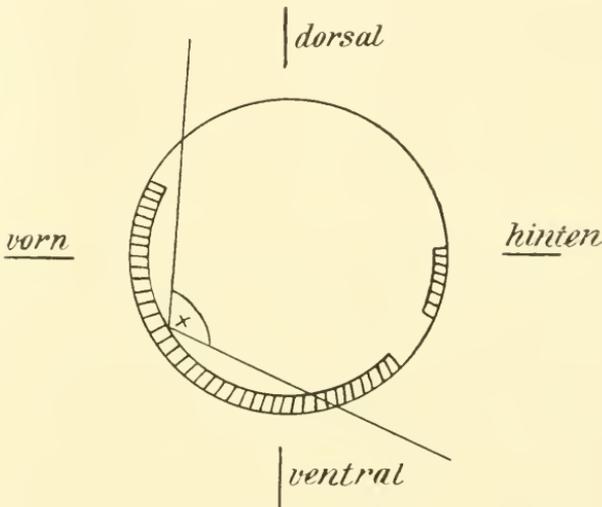


Fig. A.

Ausdehnung der lenticulären Retina auf Querschnitten durch das Auge.
 x gibt den Receptionswinkel eines Elements in der Äquatorialebene.

Sie breitet sich, wie schon erwähnt, hauptsächlich ventral aus. Im genauern sind diese Verhältnisse aus Textfig. A zu ersehen, die einen schematisierten meridional geführten Schnitt darstellt. Es geht daraus hervor, daß sie vorn ziemlich hoch oben beginnt, während sie hinten etwa in der horizontalen Halbierungsebene des Auges aufhört. Außerdem zeigt sie ventral hinten eine Unterbrechung.

Verfolgt man nun die Augenbecherwand weiter cornealwärts

(Fig. 5), so sieht man, wie die nun pigmentfreien cylindrischen Zellen sich immer mehr und mehr schräg übereinanderschieben, bis schließlich ihre Längsachse in die Ebene des Epithels selbst und zwar hauptsächlich in die dorsoventrale Richtung fällt. Hierbei strecken sich auch die Kerne stark in die Länge. Gegen die Mitte der Cornea zu hat das Epithel seinen Charakter als solches ganz aufgegeben und stellt eine überaus dünne, aus sehr langgezogenen Zellen bestehende Lamelle dar. Die Kerne sind hierin so spärlich, daß BÉRANECK zu der Vermutung kommen konnte, daß sie bei erwachsenen Tieren zugrunde gehen. Die Anordnung der Zellen, wie sie sich in die Länge strecken und dabei sich ineinander verfilzen, wodurch der epitheliale Charakter vollständig verwischt wird, wird am deutlichsten an etwas jüngern Tieren (Fig. 7), wo die Zellgrenzen noch deutlicher und die Zellenlage noch dicker ist.

Diese von der Augenbecherwand gebildete Cornea wird als „innere Cornea“ der „äußern Cornea“ gegenübergestellt (*I. C u. A. C.*), die aus Hypodermis und Cuticula besteht. Beide sind getrennt durch eine feine Membran (*H*), auf die ich später noch zurückkommen werde.

Eine Bindegewebslage zwischen innerer und äußerer Cornea, wie sie GREEFF beschreibt, konnte ich ebensowenig wie HESSE finden. Auch hinsichtlich der Auffassung der Fasern der innern Corneazellen als Muskelfasern schließe ich mich HESSE an, wobei auch für mich die Tinktionsfähigkeit in erster Linie ausschlaggebend war. Sie färben sich mit Eisenhämatoxylin schwarz oder blau, je nach der Behandlung, und mit Säurefuchsin-Pikrinsäure, wie HESSE schon angibt, gelb und nicht rot.

Ich gehe nun zur Beschreibung des präretinalen Raumes, des Glaskörpers und der Linse über. Die Linse ist ein kugelförmiges Gebilde, im distalen Teile des Auges gelegen, und ist schon bei äußerlicher Betrachtung des Tieres zur Hälfte zu sehen (Fig. 2). Embryonal soll sie, nach den Angaben BÉRANECK's, aus einer zentral im Auge gelegenen Kristallzelle entstehen, die dann zu wachsen beginnt, wobei jedoch der Kern bald zerfällt. Das Wachsen geschieht durch Anlagern von Granula, die von Zellen herrühren, welche die Augenhöhle begrenzen.

Beim erwachsenen Tiere findet man die Linse vollständig vom Glaskörper umgeben (Fig. 12), so daß ein weiteres Wachstum, wie es auch nachembryonal noch stattfindet, nur durch Verdichtung der Glaskörpergranula an der Oberfläche der Linse möglich wird. Dem

entspricht auch, daß die Grenze von Linse und Glaskörper meist keine scharfe ist. Es würde demnach der Prozeß der Anlagerung, wie er embryonal stattfindet, auch nachembryonal sich fortsetzen.

Diese Entstehung der Linse aus Zerfallprodukten und ihr späteres Wachsen durch Anlagern eines Zellsecrets muß meines Erachtens notwendig zu Vorstellungen hinsichtlich der Physiologie dieser Plasmakörper führen, wie sie von HEIDENHAIN in „Plasma und Zelle“ des nähern erörtert wurden. Die vorliegenden Verhältnisse scheinen mir sehr deutlich darauf hinzuweisen, daß wir weder in den Zerfallprodukten noch in dem Secret eine leblose Masse zu sehen haben, sondern daß die einzelnen Elemente derselben auch außerhalb der Wirkungszone des Kernes und nach Aufgabe des gegenseitigen strengen, die Zelle bildenden Zusammenhangs noch ganz bestimmt gerichtete Veränderungen der Lage und der physikalischen und chemischen Beschaffenheit eingehen können, und dies nicht nur direkt nach dem Loslösen aus dem Zellverband, sondern auch noch sehr geraume Zeit nachher. Die zur Linse sich verdichtende Glaskörperzone stellt jeweils den ältesten Bezirk des Glaskörpers dar. Dies zwingt uns jedoch durchaus nicht zu der Annahme, daß auch im Plasma ein Vererbungsträger entsprechend dem im Kerne gelegenen vorhanden sein muß. Da ich anderorts ausführlicher auf diese Verhältnisse einzugehen gedenke, will ich es hier mit einem Hinweis auf die Tatsachen und die hieraus abzuleitenden allernächsten Schlußfolgerungen bewenden lassen.

Wenn bisher stets angegeben wurde, daß die Linse distal dem Glaskörper aufgelagert liegt und mithin cornealwärts sich keine Glaskörpermasse zwischen Linse und Cornea schiebt, so haben diese Angaben vermutlich auf ungünstiger Fixierung beruht. BÉRANECK spricht zwar im Text von dem Glaskörper, der die Linse umhüllt, läßt diese aber in der Abbildung cornealwärts frei von jeder Umhüllungsmasse.

Der Glaskörper besteht bei fixierten Augen aus einer fein granulierten Substanz, die etwas mehr als die distale Augenhälfte ausfüllt. Sie liegt jedoch nicht direkt der Augenwand an, sondern ist von dieser noch durch einen feinen Spaltraum (Fig. 5, 8, 12 *x*, *x*¹) getrennt, der im Bereich der lenticulären Retina etwas an Ausdehnung gewinnt.

Nur ab und zu und besonders an dem proximalen Rande des Glaskörpers wird dieser Raum von Brücken durchsetzt, die die Verbindung zwischen Augenwand und Glaskörper herstellen. Dieser

Spaltraum bildet eine Fortsetzung des präretinalen Raumes. Auf diese Weise ist die innere Augewand allseits von der präretinalen Flüssigkeit umspült. Die Abgrenzung des Glaskörpers gegen den präretinalen Hauptraum sowie gegen den von diesem ausgehenden Spaltraum ist eine ziemlich scharfe, ohne daß es aber zur Bildung einer abschließenden Membran gekommen wäre. Die Flüssigkeit, die den präretinalen Raum ausfüllt, zeigt beim Fixieren nur einen geringen Niederschlag.

Während es nicht möglich ist, über die Herkunft dieser Flüssigkeit etwas Bestimmtes auszusagen, ist andererseits schon von KLEINENBERG der Nachweis erbracht worden, daß der Glaskörper von einer sehr großen, einzelligen Drüse secerniert wird, die hinten unten dem Bulbus anliegt und distal von der Hauptretina in das Innere des Auges einmündet. (Fig. 12. Die Abbildung ist insofern rekonstruiert, als die Drüse auf einem vertikalen Medianschnitt durch das Auge nicht getroffen wird.) Die Drüse schmiegt sich so dicht der Retina an, daß deren Zellen etwas zusammengedrückt erscheinen. Die von diesen ausgehenden Nervenfortsätze schließen sich auch nicht den übrigen Nervenfasern an, sondern laufen zunächst in halber Höhe der Photierzellen zwischen diesen hindurch dem Gehirn zu, schieben sich dann allmählich scleral, durchziehen eine kleine Ganglienzellengruppe, indem sie mit den Zellen in Beziehung treten, und treten erst dann zu der gemeinsamen Fasermasse des Opticus (Fig. 12). Ob in diesem Strange auch Fasern der lenticulären Retina verlaufen, konnte ich nicht feststellen.

Kehren wir nun zu der Glaskörperdrüse zurück. Sie zeigt ein stark gemasertes Plasma, wie es schon genügend anderwärts beschrieben wurde, in der Mitte einen großen, runden Kern und ausgehend von diesem bis zur Mündung einen Plasmastrang, der das Strömen der Masse erkennen läßt. Besonders deutlich tritt das an der Mündung selbst zutage (Fig. 8). Der Kern zeigt eine doppelkonturierte Membran. Das Chromatin ist peripher etwas dichter gelagert als in den übrigen Bezirken. Ein nahezu vollständig chromatinfreier Raum schließt den Nucleolus ein, insofern nur „nahezu“ chromatinfrei, als dem Nucleolus selbst einige Chromatinfäden dicht anliegen. Ob auf sie auch die eigentümlichen, von dessen Oberfläche radiär ausstrahlenden feinen Spitzchen zurückzuführen sind, vermag ich nicht zu entscheiden. Der Nucleolus läßt mehrere, verschiedengroße Chromatinbrocken unterscheiden.

BÉRANECK gibt an, daß die Drüse embryonal mehrzellig ist:

„elle renferme, outre la cellule glandulaire centrale, d'autres cellules dont le nucléus est beaucoup plus petit“. Allmählich zerfallen diese Kerne, so daß beim erwachsenen Tiere nur selten mehr als ein zentraler Kern gefunden wird. HESSE steht dieser Beobachtung skeptisch gegenüber. Er fand nie mehr als einen Kern und meint, daß das, was BÉRANECK „als kleine Kerne — zeichnet, wohl nichts weiter wäre, wie die dunklen Knotenpunkte der ‚Maserung‘ im Zellplasma“. Meine Präparate bestätigen die Befunde BÉRANECK's in vollem Umfang. Häufig fand ich einen, zwei, einmal sogar drei solcher akzessorischer Kerne, während andere Individuen nichts mehr hiervon zeigten. Die Kerne sind durchweg kleiner als der zentrale Kern, haben eine mehr längliche Form und zeigen dieselbe Verteilung des Chromatins und denselben, ziemlich großen Nucleolus wie der Hauptkern (Fig. 8 *AK*). Sie liegen unregelmäßig im Plasma zerstreut, meist peripher, niemals aber in dem Secretstrom. Bisweilen findet man auch solche Kerne bereits in Zerfall.

Das Vorkommen von 2 Glaskörperdrüsen an einem Auge, wie es BÉRANECK in seltenen Fällen beobachtete, zeigte keins meiner Präparate.

Die Gesamtheit der von den Photierzellen kommenden Nervenfasern wird von einer cuticularen „Hüllmembran“ (HESSE) umschlossen, die auch das obere Schlundganglion vollständig umscheidet (Fig. 10) und andererseits sich auf den Augenbulbus fortsetzt, um diesen vollständig zu umhüllen, wobei sie cornealwärts immer dünner wird und schließlich nur noch als sehr dünnes Häutchen erkennbar ist. Daß sie auch die Glaskörperdrüse umschließt, spricht sehr für BÉRANECK, der diese embryonal stets in Kontakt mit der Augenblase sein läßt, während KLEINENBERG angibt, daß die Beziehungen der Drüse zum Auge erst sekundäre wären.

Ventral liegt das Auge einem parenchymatischen Syncytium auf, das nur spärliche Kerne zeigt (Fig. 3 *Par*, Fig. 12 *SK*). Diese Masse füllt den Raum zwischen Auge, Gehirn, Schlund und ventraler Körperwand vollständig aus. Sie umscheidet meist noch die Glaskörperdrüse, ist aber distal von dieser nicht mehr nachzuweisen.

Dagegen finden sich in dem Bezirk zwischen dem Rande der Hauptretina und der Cornea reichlich Muskelfasern, die die distale Hälfte der Augenblase meridional und teilweise auch in Art einer Schraubenlinie umziehen. Sie wurden bereits von GREEFF und HESSE erwähnt und von letzterm als Akkommodationsmuskel angesprochen. Fig. 5 zeigt zahlreiche querschnittene Muskelfasern (*RM*), zwischen

Auge und Hypodermis gelegen. Die flachgedrückten Kerne (*MK*) liegen vital von den Fasern.

Außer diesen Akkommodationsmuskeln kommen noch andere Muskelbündel vor, die die beiden Augen miteinander verbinden und so ein stärkeres oder geringeres Konvergieren ermöglichen. Zwei dieser Transversalmuskeln finde ich bereits bei BÉRANECK beschrieben. Sie ziehen beide unter dem Schlund hindurch. Das eine teilt sich in 2 Bündel, von denen das ventrale an der das Auge überziehenden Körperhaut ansetzt, da diese die Bewegungen des Auges mitmachen muß, worauf BÉRANECK schon aufmerksam gemacht hat; das andere Bündel inseriert, dorsal und hinter diesem verlaufend, an der Retina distal von der Glaskörperdrüse. In nächster Nähe hiervon findet sich auch die Insertion des zweiten Transversalmuskels, doch findet man meist einige Fasern desselben zwischen Glaskörper und Retina sich anheften.

Treten diese beiden Muskeln in Aktion, so wird die Blicklinie der Augen mehr lateral gerichtet, d. h. die Konvergenz wird vermindert werden.

Hierzu kommt noch ein dritter Transversalmuskel (Fig. 2 *AM*), der über dem Mundeingang, gleich hinter der Basis der Taster, von einem Auge zum andern zieht und sich vor der Äquatorialebene proximal von der Cornea in der Hauptsache an der Körperhaut ansetzt, während einige Fasern an der Retina zu inserieren scheinen. Ein Kontrahieren dieses Muskels wird eine stärkere Konvergenz der Blicklinien nach vorn zur Folge haben, so daß er den beiden andern genannten Muskeln entgegenzuwirken vermag. Eine gleichzeitige Kontraktion aller Muskeln muß ein stärkeres Konvergieren nach unten vorn bewirken.

Bevor ich nun näher auf den Verlauf des *N. opticus* eingehe, will ich zunächst noch einen Blick auf die Sinnesorgane werfen, die sich überall in der Hypodermis des vordern Körperabschnitts finden, ganz besonders häufig aber auf den Fühlern und Cirren und an der ventralen und hintern Seite des Auges. GREEFF schreibt darüber vom lebenden Tiere: „Konstant scheint die untere und hintere Oberfläche der die Augen überziehenden, äußeren Haut zu flimmern.“ Fig. 12 *B* zeigt ein solches Organ und Fig. 11 gibt die Einzelheiten bei stärkerer Vergrößerung wieder. Man erkennt, daß die sonst etwa rechteckig gestalteten Hypodermiszellen hohe Cylinderform angenommen haben. Der Kern ist basal gerückt und kommt schon in den hakenförmigen Bogen zu liegen, in den die Zellen auslaufen.

Bisweilen sieht man diesen Teil der Zellen in einen feinen Fortsatz, eine Nervenfasern, sich ausziehen. In der Cuticula findet man in dem Bereich dieser Sinnesorgane feinste Kanälchen, die diese geradlinig durchsetzen. Nach außen sitzt ein Büschel überaus zarter, jedoch ziemlich langer Fädchen der Cuticula auf. Jedes einzelne Fädchen bildet die direkte Verlängerung eines Kanälchens. Verfolgt man nun eins dieser Härchen durch den Kanal nach innen, so sieht man, daß es sich gleich nach dem Austritt zu einem Basalkörnchen (*B*) verdickt. Hierauf durchsetzt es eine helle Zone (*S*), um dann abermals in eine kleine verdickte Partie (*B*) überzugehen, die jedoch weniger scharf hervortritt als die direkt unter der Cuticula gelegene. Weiter lassen sich die einzelnen Fäserchen durch die Zelle hindurch bis in den Nervenfortsatz verfolgen, wenn auch nicht mit derselben Deutlichkeit wie die peripheren Teile.

Die Zugehörigkeit der Fibrillen zu einer Zelle macht sich noch in der Gruppierung der Cuticularkanäle geltend, indem zwischen den Kanälen der verschiedenen Zellen jeweils größere Zwischenräume freibleiben.

Daß man die feinen Fäserchen als Primitivfibrillen und das ganze Organ als Sinnesorgan anzusprechen hat, wird wohl kaum zweifelhaft sein. Hinsichtlich der Funktion kann ich nur die Vermutung aussprechen, daß man es hier mit einem Chemoreceptor zu tun hat.

Die Nervenfasern, die die Fortsetzung der Photierzellen darstellen, ziehen zunächst proximalwärts um den Bulbus herum, laufen dann in ziemlich lockerem Gefüge gegen das Oberschlundganglion und treten, bevor es zur Bildung eines geschlossenen *N. opticus* kommt, in das Ganglion opticum ein. Die Ansicht von HESSE, daß die Nervenfasern „direkt in die Seitenteile des oberen Schlundganglions“ eintreten, und daß demnach kein „wirkliches Sehganglion“ vorhanden ist, kann ich nicht teilen. Fig. 12 zeigt die fächerförmige Ausbreitung desselben in nächster Nähe der Retina. Als Ganglion wird es charakterisiert einmal durch die Herde von Ganglienzellen, die es nahezu auf allen Seiten umgeben und mit den Nervenfasern der Photierzellen in Beziehung treten (Fig. 10), und dann durch den eigentümlich modifizierten Verlauf dieser Fasern, der den bogenförmigen dunklen Streifen auf dem Totalbild bedingt.

Betrachtet man einen Teil desselben (in Fig. 12 mit einem Rechteck eingefast) bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 9), so sieht man, daß die Nervenfasern in einzelne Bündel zusammengefast an

das Ganglion herantreten, zwischen die sich Bindegewebelemente (*Bzk*) einschieben. Die Längsstreifung dieser Bündel entspricht nicht den Primitivfibrillen, sondern den Konturen der Nervenfasern. Dies wird deutlich da, wo ein Bündel in seinem distalen Verlauf quergeschnitten ist, so daß man die Längslinien direkt in die für den Beobachter senkrecht stehenden Wände der Fasern verfolgen kann. Proximal tritt nun mit scharfer Grenze eine Veränderung insofern ein, als statt der Längslinien streng parallel verlaufende Stäbe auftreten, die aus kleinen aneinandergereihten Körnchen zu bestehen scheinen. Ob diese Stäbe die direkte Fortsetzung der Längslinien sind, konnte ich nicht entscheiden, doch scheint es mir nicht sehr wahrscheinlich, da die einzelnen Körnchen, wenn sie der Kontur der Fasern entsprechen würden, bei ihrer starken Färbbarkeit auch an der obern und untern Begrenzungsfläche gesehen werden müßten, und damit nicht Stäbe, sondern ein flächenhaft ausgebreitetes Bild von aneinandergelagerten Körnchen zustandekommen müßte. Diese Stäbchen setzten sich weiter in ebenso kurze, parallel verlaufende, nicht gekörnte Fasern fort. Hierauf folgt der *N. opticus*, in dem die Fasern wohl im allgemeinen die Richtung nach dem Gehirn erkennen lassen, ohne aber eine streng parallele Anordnung zu zeigen.

Fertigt man Quer- (Fig. 12) oder Horizontalschnitte (Fig. 10) durch das obere Schlundganglion an, so sieht man, daß der *N. opticus* sich nicht direkt in das Gehirn einsenkt, sondern daß er vorn dorsal über dasselbe bis über die Mittellinie hinwegzieht und erst dann, also bereits auf der entgegengesetzten Seite, sich nach unten hinten wendet und in das Gehirn einstrahlt. Auf diese Weise kommt ein Chiasma der Augennerven zustande. Jedoch nicht alle Fasern nehmen an dieser Kreuzung teil. Der Horizontalschnitt (Fig. 10) zeigt, daß ein kleines hinteres Bündel sich vor dem Überschreiten der Medianebene löst, um sich sogleich in das Oberschlundganglion einzusenken.

Wir finden also hier den primitivsten Typus des Chiasmas verwirklicht, der darin besteht, daß die Nerven übereinander hinwegziehen, während sich bei den Wirbeltieren mehr und mehr ein gegenseitiges Durchschießen der Nerven ausgebildet hat.

Zur Physiologie der Alciopiden-Augen.

Die erste Frage hat bei dieser Betrachtung der Feststellung der Rezeptoren i. e. S.¹⁾ zu gelten. Was nun zunächst die Hauptretina betrifft, so darf hier wohl mit Sicherheit die von GREEFF zuerst gesehene Achsenfibrille, die die Cuticularröhre durchzieht, hierfür angesprochen werden. Denn einmal lassen sie sich als Faser fast durch die ganze Zelle hindurch verfolgen, dann spricht auch die Lage, die Anordnung des Pigments, die Umhüllung mit einer Röhre und schließlich der Vergleich mit den von MERTON an Tetra- und Dibranchiaten gemachten Befunden für die nervöse Natur der Achsenfibrille.²⁾ Daß der Receptor i. e. S. nur in der

1) Mit „Receptor im engeren Sinne“ bezeichne ich die Gebilde, in denen bei Affektion durch einen dem ganzen Receptor adäquaten Reiz eine Erregung entsteht.

2) MERTON sieht in seiner sonst so trefflichen Arbeit nur bei den Tetrabranchiaten in der Achsenfibrille, die den zylinderförmigen Aufsatz der Sehzellen durchzieht, den Receptor i. e. S. Bei den Dibranchiaten fand er eine ebensolche Röhre von mehreren Fibrillen durchzogen, denen Pigmentkörnchen anlagern. Da er nicht den kontinuierlichen Übergang dieser Fibrillen in die Nervenfasern (resp. Nervenlamelle) beobachten konnte, zieht er den Schluß, daß diese nur „als Substrat des Pigments zu betrachten“ sind, „indem sie die Bahnen vorstellen, in welchen das Pigment wandert“. Hinsichtlich des Receptors i. e. S. sagt er dann weiter: „daß — die großen Pigmentanhäufungen (am vitralen Ende der Röhren) durch starke Lichtabsorption an dem Photoreceptionsprozeß beteiligt sind und daß die Nervenendigungen in dem Sockel die Receptionsorgane darstellen“. Will MERTON damit sagen, daß das Pigment nur Hilfsmittel bei der Reception ist, so braucht dies nicht besonders erwähnt werden. Meint er aber, daß es auch ein Receptor i. e. S. ist, so hätten wir nach ihm 2 grundverschiedene Rezeptoren innerhalb derselben Sehzelle, einmal das Pigment und dann den Sockel der Sehzelle, von denen der eine ebensowenig wie der andere, am wenigsten aber beide zusammen eine befriedigende Einsicht in den histologischen Bau mit Rücksicht auf die Physiologie gewährt.

MERTON's Hyperkritik war gewiß in Anbetracht des ihm zur Verfügung stehenden Materials der Tetrabranchiaten gerechtfertigt. Doch wenn er schon infolgedavon eine Kontinuität nicht anerkennt, da wo er sie nicht direkt beobachten kann, so darf er ebensowenig an solchen Stellen mit Sicherheit von freien Nervenendigungen sprechen, zumal da gerade hier durch den Vergleich mit den Verhältnissen von *Nautilus* in hohem Grade wahrscheinlich wird, daß wir in den Fibrillen, die die Röhren durchziehen, das Aufnahmeorgan zu sehen haben. Daß dieses hinsichtlich

Achsenfibrille und nicht auch in der proximalen Verlängerung desselben zu suchen ist, geht, abgesehen von der Lage des Pigments, auch aus der starken Farbstoffaufnahme der distalen Teile bei Eisenhämatoxylinfärbung hervor. Es läßt dies auf eine Differenz im chemischen Aufbau schließen, die eine verschiedene physiologische Leistungsfähigkeit mehr als wahrscheinlich macht.

Bei der lenticulären Retina sind die Receptoren i. e. S. in der Stiftchenklappe zu sehen, die die Peripherie dieser Photierzellen bildet. Wie die der Hauptretina färben sie sich stark bei Eisenhämatoxylinfärbung, während die von ihnen ausgehenden Neurofibrillen weniger intensiv Farbstoff aufnehmen.

Bevor ich nun auf die Faktoren näher eingehe, die hier zwei nach so verschiedenem Prinzip gebaute Photierzellen wohl entstehen ließen, muß ich zunächst die Bedeutung der Cuticularröhren der Hauptretina einer Betrachtung unterziehen. HESSE glaubt ihnen lediglich eine Stützfunktion zusprechen zu müssen. Daß sie unter anderm dem Receptor i. e. S. einen festen Halt bieten, scheint mir sehr plausibel, zweifelhaft aber scheint mir, daß hiermit ihre Funktion erschöpft ist. Ich vermute, daß wir es hier in erster Linie mit einem Apparat zu tun haben, der die für den betreffenden Receptor i. e. S. in Betracht kommenden Lichtstrahlen zusammenhält und sie zwingt, die Nervenfasern öfters zu durchsetzen. Eine Beachtung der Differenz im Brechungsindex der Cuticularröhre und der zwischen den einzelnen Röhren gelegenen Zwischensubstanz, wie sie direkt unter dem Mikroskop beobachtet werden kann, macht es sehr wahrscheinlich, daß die von der Linse her in die Röhre eingetretenen Strahlen durch Totalreflexion innerhalb derselben fortgeleitet und so zu einem Verlauf gezwungen werden, wie er in Textfig. C für 2 Strahlen abgebildet ist.

Für diese Annahme spricht zunächst der Mangel von Pigment in der Zone der Receptoren i. e. S. — Sollte auch bei extremer Hellstellung eine Umscheidung dieser Gebilde nachzuweisen sein, was mir sehr wahrscheinlich scheint, so berührt dies die hier zu erörternde Frage nicht. — Würde eine solche Brechung und ein solches Zusammenfassen der Strahlen durch die Cuticularröhre nicht stattfinden, so würde derselbe Lichtstrahl eventuell mehrere Recep-

seiner Färbbarkeit sich anders verhält wie die proximalen nervösen Teile, spricht bei der zu erwartenden funktionellen Differenz eher dafür als dagegen.

toren i. e. S. treffen können. Dies sehen wir aber bei allen höher differenzierten Photoreceptoren vermieden. Meist ist es das Pigment, das durch Absorption des Lichtes den Nachbar-elementen diesen Schutz gewährt, so bei den Facettenaugen, den Augen der Cubomedusen, denen von *Limulus* und schließlich bei denen der Wirbeltiere. Hier hat GARTEN in geistvoller Weise den Zusammenhang zwischen Pigmentwanderung und Schutzbedürfnis gegen Strahlen, die schon andere recipierende Elemente durchsetzt haben, klar gestellt. Eine andere Möglichkeit, die Isolierung der für ein bestimmtes Element in Betracht kommenden Strahlen durchzuführen, scheint mir in der Beeinflussung des Strahlenganges durch Totalreflexion zu liegen, obwohl ich in dieser Funktionsmöglichkeit der entsprechenden Gebilde nicht die erste Ursache sehe, die sie entstehen ließ. Der Schutz der Nachbar-elemente durch Totalreflexion des Strahles ist eine notwendige Begleiterscheinung einer Einrichtung, die eine Erhöhung der Reizintensität bewirkt. Durch diese Begleiterscheinung konnte aber eine Isolierung durch einen Pigmentmantel wegfallen. Dies ist der Fall bei Alciopiden, bei den Cephalopoden und scheint weiter der Fall zu sein bei der proximalen Retina von *Pecten*. Unter den Facettenaugen sind die der Tiefseetiere hierherzustellen, bei denen das Pigment geschwunden ist, und allgemein die mit Superpositionsbild, solange das Auge in Dunkelstellung sich befindet. Hierin ist wohl der Grund zu sehen, weshalb die Grundsubstanz der Rhabdome cuticularer, stark lichtbrechender Natur ist, während sie diesen Charakter vollständig verliert, wenn die Ausdehnung der Receptoren i. e. S. noch nicht mit der Richtung des einfallenden Strahles zusammenfällt (*Iulus*, *Lithobius*, *Scutigera* [GRENACHER 1880, HESSE 1901]). EXNER hat bereits darauf hingewiesen und das Rhabdom als einen Lichtfangapparat bezeichnet.

Es läßt sich zeigen, daß die Notwendigkeit, die Strahlen aufzufangen, teils zur Erhöhung des Reizes, teils zur optischen Isolierung, auch die Form der Rhabdome wesentlich beeinflußt. Stellen wir die Rhabdome der Augen mit Appositionsbild denen gegenüber, wie wir sie im Auge mit Superpositionsbild finden, so zeigt sich, daß wohl bei allen heute bekannten Formen in den erstgenannten Augen die Rhabdome stabförmig und distal quer abgestutzt sind, häufig auch sich hier kelchförmig ausbreiten und so den proximalen Teil des Krystallkörpers umfassen.

Anders verhalten sich die Rhabdome im Superpositionsauge.

Entweder sind sie an ihrem distalen Ende zugespitzt, oder die Verjüngung setzt bereits in der Mitte des Rhabdoms ein und setzt so eine ziemliche Breitendimension an dieser Stelle voraus. Auf diese Weise entsteht dann ein Rhabdom, das nun nicht nur distal, sondern auch proximal sich konisch zuspitzt, d. h. ein Rhabdom von spindel-förmiger Gestalt.

Der Grund hierfür ist darin zu erblicken, daß auf diese Weise ein Auffangen der schräg von andern Corneafacetten zugebrochenen Strahlen ermöglicht wird, auch dann, wenn der Bildpunkt mit Veränderung des Objektabstandes sich etwas verschiebt. Würde diese distale Spitze fehlen, so müßte jeder Strahl, der auf der einen Längsseite in das Rhabdom eindringt, auch auf der gegenüberliegenden Seite wieder austreten können, da in diesem Falle die beiden Flächen einander parallel sind. Die Spitze jedoch ermöglicht es, daß ein Strahl, der an einer ihrer Flächen in das Rhabdom eingetreten ist, an der gegenüberliegenden Seite bereits mit einem Winkel, der kleiner ist als der Grenzwinkel, aufkommt und so am Austritt verhindert wird.

Der Einwand, daß eine quere Abstutzung des Rhabdoms im Superpositionsauge noch größern Vorteil brächte, wenn nur der Schnittpunkt der Strahlen genau in diese distale Begrenzungsebene fällt, ist nicht möglich, weil diese Bedingung nicht erfüllbar ist. Denn wenn es auch bei einem ganz bestimmten Objektabstand der Fall wäre, daß Bildebene und Endfläche des Rhabdoms zusammenfallen, so müßte bei jeder Änderung des Objektabstandes auch die Bildebene sich verschieben, und so würde der Vorteil einer queren Endfläche gänzlich verloren gehen. Eine Spitze dagegen gewährt zwar einen geringern Vorteil als eine quere Endfläche unter ihren günstigsten Bedingungen, aber sie gewährt den geringern Vorteil immer, auch dann, wenn der Objektabstand beliebig wechselt. Die Länge der Spitze zeigt uns an, in welchen Grenzen das Bild Verschiebungen erleiden darf.

Bei dem Appositionsauge kommt dagegen die Verschiebung des Bildpunktes deshalb nicht als die Rhabdomform bestimmend in Betracht, weil hier die Strahlen eine relativ geringe Divergenz besitzen.

Wir können somit sagen: die Spitze des Rhabdoms im Superpositionsauge ermöglicht ein Sammeln schräg einfallender Strahlen, unabhängig von dem Gegenstandsabstand.

Aber nicht nur im Superpositionsauge liegt die Bildebene im distalsten Teil des Rhabdoms. Für *Squilla* habe ich dasselbe nachgewiesen, doch mit dem Unterschied, daß hier die enge Umschließung mit Pigment eine Vereinigung der Strahlen am distalen Rhabdomende fordert, dort dagegen die günstigen Bedingungen für das Auffangen der Strahlen durch die Spitze an dieser Stelle die Bildproduktion als besonders günstig erscheinen lassen.

Die hohe dioptrische und katoptrische Bedeutung, die den Rhabdomen zukommt, erhellt in besonderm Maße, wie mir scheint, aus den Befunden von R. DOBRN an den rückgebildeten Augen der Tiefseemakrure *Hymenodera* I u. II. Die Krystallkegel fehlen hier gänzlich. „Das becherförmig gestaltete Rhabdom reicht fast unmittelbar bis an die Cornea heran.“ Es erinnert „in der Gestalt mehr an einen Krystallkegel... als an ein Rhabdom“. Die größte Breite ist distal gekehrt, während es sich proximal ständig verjüngt.

Aus der geringen Distanz zwischen Cornea und Rhabdom ist zunächst zu schließen, daß hier das Entstehen eines Superpositionsbildes unmöglich ist. Für das Appositionsauge ist aber eben das Fehlen einer distalen Spitze, und weiter, für ein primitives Appositionsauge, in welchem jede Facette einen sehr weiten Sehwinkel besitzt, ist die distale Verbreiterung des Rhabdoms charakteristisch. So scheint mir denn die mit der Umwandlung des Superpositionsauges in ein Appositionsauge einhergehende Veränderung der Rhabdomform ein weiterer Beleg zu sein für die Richtigkeit der Auffassung.

Am deutlichsten aber wird die physikalische Bedeutung des Rhabdoms bewiesen durch die Fälle, in denen es sich nicht um geradlinig verlaufende Rhabdome handelt. So habe ich darauf hingewiesen, daß bei *Squilla* in bestimmten Bezirken des Auges die Rhabdome einen Bogen beschreiben. Da aber angenommen werden muß, daß auch die proximalen Hälften derselben Licht empfangen, so wie sie sich auch durch den Besitz von Nervenfibrillen als receptionsfähig erweisen, so zwingt dies uns weiter, eine Fortleitung der Strahlen in dem gekrümmten Rhabdom auf katoptrischem oder dioptrischem Wege zu fordern.

Ich vermutete zunächst, daß es sich hier um eine katoptrische Wirkung handeln würde, mußte mich aber bald vom Gegenteil überzeugen. Auf die feinere Struktur der Rhabdome werde ich an

andern Orte näher eingehen, zumal da meine Befunde wesentlich von den Beobachtungen HESSE's abweichen. Hier sei nur soviel erwähnt, daß die einzelnen Scheiben, die das Rhabdom zusammensetzen, am Rande stark abgerundet sind, so daß auf einem Längsschnitte die Begrenzungslinie des gesamten Rhabdoms gegen das umgebende Plasma arkadenförmig verläuft. Indem nun die Plasmakeile, die sich zwischen je zwei Scheiben einschieben, einen geringern Brechungsexponenten besitzen als die Rhabdommasse selbst, werden Strahlen, die um ein Geringes mit der Längsachse divergieren und so allmählich in die peripheren Bezirke und in die Region der Plasmakeile gelangen, wieder der Rhabdomlängsachse zugebrochen. Im übrigen muß ich hier auf die ausführlichere Darstellung meiner demnächst nachfolgenden Publikation verweisen.

Dies mag genügen, um zu zeigen, wie sehr der ganze Bau des Rhabdoms bis in die feinem Einzelheiten bestimmt wird durch die dioptrischen Forderungen, die an dasselbe gestellt werden.

Wenn aber im Facettenauge solche Faktoren eine sehr wichtige, formgebende Rolle spielen, so dürfen wir auch erwarten, in andern Augen ihre Wirkung konstatieren zu können. Es wäre seltsam, wenn wir im Alciopiden-Auge derartige Vorrichtungen vermissen würden, die dem Auffangen der Strahlen, der Weiterleitung und der optischen Isolierung dienen.

Wie wichtig aber eine Erhöhung des Reizes durch ein Einfangen der Strahlen in der Röhre ist und wie sehr der ganze Bau dieser Gebilde bei den Alciopiden in diesem Sinne bestimmt ist, wird durch Folgendes klar, das zugleich eine wichtige Stütze meiner Behauptung hinsichtlich der Bedeutung der Cuticularröhren bildet. Es ergibt nämlich eine genauere Beobachtung, daß das Verhältnis zwischen der Länge der Röhren und dem reziproken Werte der Mündungsfläche annähernd dasselbe bleibt. Der mittlere Wert für die Länge der Röhre am Boden des Retinabechers beträgt etwa 24μ , am Rande 5μ . Das Verhältnis der beiden ist mithin $5:1$. Die Mündungsfläche hat dort einen mittlern Wert von etwa $10 \mu^2$, hier $39 \mu^2$. Das reziproke Verhältnis ist also $4:1$. Es werden mithin in langen Röhren x Strahlen aufgenommen werden und die Länge h der Röhre durchsetzen. In den kurzen Röhren werden dagegen beispielsweise $10 \times$ Strahlen aufgenommen. Da sie aber eine

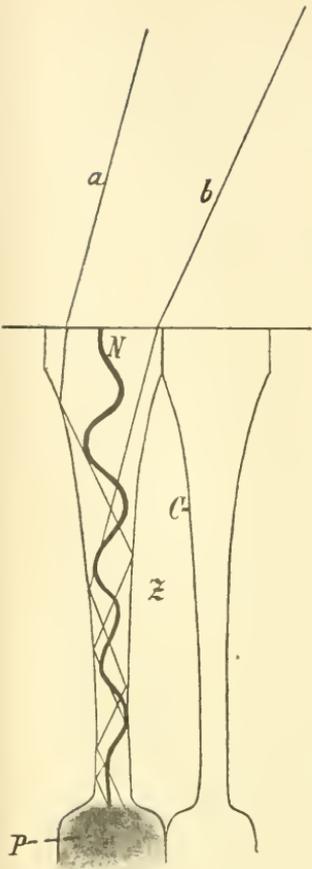


Fig. B.

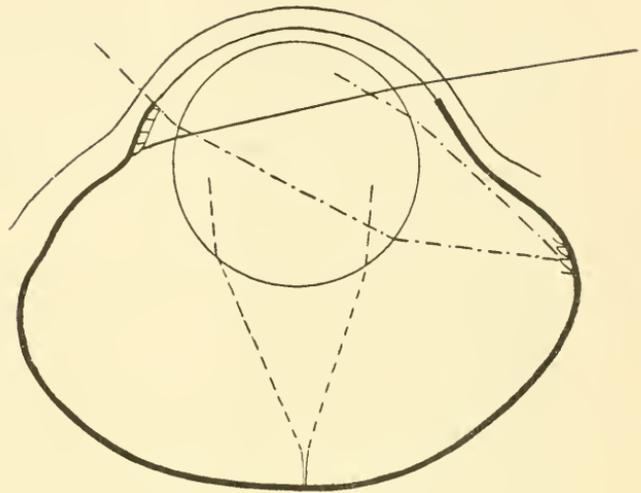


Fig. C.

Schlinien der verschiedenen recipierenden Elemente.

Röhre von nur $\frac{h}{10}$ Länge durchsetzen, wird ihre Reizwirkung etwa in derselben Größenordnung liegen.

Weiter ist hier noch auf die Anpassung der Mündungsrichtung an den Strahlenverlauf aufmerksam zu machen. Während nämlich die Röhren im Grunde des Bechers symmetrisch gebaut sind, macht sich in dem Randbezirke eine Asymmetrie geltend, die sich darin äußert, daß die proximale Röhrenwand etwa geradlinig verläuft, während die distale stark nach außen ausbiegt (Textfig. C), so daß die Mündung den Strahlen, die für diese Receptoren in Betracht kommen, gerade entgegensieht und auf diese Weise sehr wohl befähigt ist, die betreffenden Strahlen durch Totalreflexion aufzufangen und zusammenzuhalten. Auch dies scheint mir ein nicht unwesentliches Argument für die katoptrische Wirkung der Cuticularröhren zu sein. Schließlich deutet auch die Anordnung des Pigments am Ende der Röhre (Fig. 3 und Textfig. B) darauf hin, daß nur in den

Röhren Strahlen scleral vordringen. Ferner wird nur unter dieser Voraussetzung der Zickzackverlauf der Nervenfasern gegenüber einem geraden Verlauf eine wesentlich günstigere Ausnützung des Reizes ermöglichen. Ich glaube hiermit die Behauptung aufstellen zu können, daß die Funktion der Cuticularröhren in einem Sammeln und Zusammenhalten der Lichtstrahlen zu sehen ist, 1. um die Reizintensität zu erhöhen und 2. um die Nachbarelemente vor Strahlen zu schützen, die nicht ihrem Bildpunkte zugeordnet sind. Dazu mag dann noch 3. eine Stützfunktion kommen.

Da eine Untersuchung des Brechungsindex oder wenigstens des gegenseitigen Verhältnisses der optischen Dichten der einzelnen Medien mir nicht möglich war, da mir nur konserviertes Material zur Verfügung stand, konnte ich auch hieraus weder ein Argument für noch gegen meine Ansicht gewinnen. Doch sei immerhin erwähnt, daß bei konserviertem Material die Röhre stark lichtbrechend erscheint. Ferner sei nochmals darauf hingewiesen, daß die Röhre mit Plasma erfüllt ist, das vitral mit einer planen Fläche abschließt, und schließlich, daß eine Zwischensubstanz zwischen den Röhren nicht nachweisbar war und daß man daher wohl berechtigt ist, auf das Vorhandensein einer Flüssigkeit zu schließen, die nur sehr wenige Stoffe in Lösung hält. Nimmt man an, daß das Plasma optisch dichter ist als diese Flüssigkeit — eine Annahme, die wohl die nächstliegende ist —, so würde sich ein Strahlenverlauf ergeben, wie er etwa in beigegebenem Schema (Textfig. B) dargestellt ist und wie er auch den oben ausgeführten theoretischen Erwägungen entspricht. Es würden die Strahlen *a* und *b* beim Eintritt in das Plasma der Röhre dem Lot zugebrochen, denn da auch die Flüssigkeit der präretinalen Zone nur einen sehr geringen Niederschlag liefert, darf man wohl auch ihr eine geringere optische Dichte zusprechen als dem Plasma. Der geringe Brechungsindex der Zwischensubstanz (*z*) verhindert ein seitliches Austreten der Strahlen, so daß diese durch Totalreflexion bis an das Ende der Röhre fortgeleitet werden, wo die Absorption durch das Pigment erfolgt. Eventuell als Reflectoren (Tapetum) anzusprechende Gebilde habe ich hier nicht gefunden.

Nun ergibt sich die weitere Frage: wozu die Verschiedenheit der Cuticularröhren in derselben Retina? Die Antwort finden wir in den Daten, die wir hinsichtlich der Embryologie BÉRANEGK verdanken. Er weist darauf hin, daß ursprünglich diese Röhren sehr

breit und kurz angelegt werden. Es wird dadurch wahrscheinlich, daß in phylogenetisch ältern Stadien das ausgebildete Auge lediglich kurze, breite Röhren besaß. Da nun weiter der Vorteil, den eine Verlängerung und Verengung der Röhre mit sich bringen mußte, ohne weiteres ersichtlich ist, indem hierdurch auf dieselbe Fläche viel mehr Rezeptoren i. e. S. entfallen konnten, ohne daß die Reizintensität dadurch abnahm. und indem dadurch die Bildreception im selben Maße an Schärfe gewann, so steht auch zu erwarten, daß eine Veränderung der Röhren im angegebenen Sinne zuerst an der Stelle auftrat, die im Zentrum des von der Linse produzierten Bildes lag. Und so finden wir denn auch bei den Alciopiden in der Mitte der Retina eine Stelle deutlichsten Sehens entwickelt, indem hier die Rezeptoren i. e. S. am dichtesten stehen.

Der Vollständigkeit wegen sei hier noch erwähnt, worauf HESSE hingewiesen hat, daß infolge der Durchsichtigkeit des Körpers der *N. opticus* bis an die Pigmentlage der Retina von beliebigen Lichtstrahlen getroffen werden kann.

Besonders beachtenswert auch vom physiologischen Standpunkt aus ist das Vorkommen zweier nach verschiedenem Typus gebauten Photierzellen. Wie HESSE bereits eingehend an der Hand seiner Untersuchungen, namentlich der der Plattwürmer, gezeigt hat, ist die Anordnung der Rezeptoren i. e. S. in Form einer Stiftchenkappe als eine sehr primitive Stufe anzusehen, während andererseits das Aufnahmeorgan bei den höher differenzierten Augen immer mehr eine lineare Ausdehnung annimmt entweder in Gestalt eines Rhabdoms resp. Rhabdomers oder einer, eventuell auch mehrerer, einander parallelziehender Nervenfasern. Das Wesentliche hierbei ist, daß die linearen Rezeptoren stets parallel zur Richtung des einfallenden Lichtes stehen, während bei den einzelnen Stiftchen der primitivsten Photierzellen durch den Lichteinfall keine bestimmte Orientierung bedingt ist und somit auch keine besondere Vorkehrung besteht, den Reiz möglichst rationell auszubeuten. Dagegen ist in der Anordnung und Ausdehnung der Rezeptoren der höher entwickelten Augen eine solche Anordnung zur möglichst günstigen Ausbeute der als Reiz in Betracht kommenden Strahlen zu sehen. Dies wird aber auch in um so höherm Maße wünschenswert, als ein detaillierteres Formenrezipieren erstrebt wird. Denn hiermit wird der Receptionswinkel einer einzelnen Photierzelle und mithin die Intensität der für sie als Reiz in Betracht kommenden Strahlen immer geringer. Es müssen

daher die wenigen Strahlen nach Möglichkeit ausgenützt werden. Mit der geringen Divergenz der Strahlen ist auch die Form des Receptors i. e. S. gegeben, d. h. er wird mehr oder weniger eine lineare Ausdehnung in der Richtung der Lichtstrahlen annehmen müssen. Als Hilfsmittel tritt hinzu die oben erwähnte Totalreflexion bei den Rhabdomen und bei den Cuticularröhren.

Nicht uninteressant ist in dieser Hinsicht eine Betrachtung der primitivsten Facettenaugen, bei denen noch kein einheitliches Rhabdom sich entwickelt hat. Hier ist das Receptionsfeld eines einzelnen Ommas relativ groß; so beträgt es z. B. bei *Lepisma* etwa 26° . Bei so starker Strahlendivergenz würde jedoch auch durch Totalreflexion nur ein relativ geringer zentraler Teil des Lichtbündels in dem Rhabdom bis zu seinem Ende fortgeleitet werden können. Dementsprechend finden sich bei solchen Augen auch in jedem Omma mehrere Rhabdomere, die entsprechend der Strahlendivergenz in ihrem distalen Teile mehr oder weniger konvergierend an die brechenden Medien herantreten. Erst mit der Verminderung des Receptionsfeldes eines Ommas mußte im Sinne einer rationellen Ausnützung der Reizintensität eine Vereinigung der Rhabdomere zu einem einheitlichen Rhabdom stattfinden.

Ein sehr lehrreiches Beispiel ist in dieser Hinsicht das mittlere Stirnauge von *Helophilus*, einer Syrphide. Es wurde von HESSE eingehend beschrieben. Die Retinazellen sitzen hier nicht alle der schräg in die Cuticula eingelassenen Linse an. Dies gilt nur für den vordern Teil des Auges. Im hintern Teile dagegen biegen sie proximal aus und lassen so einen ziemlich beträchtlichen Zwischenraum zwischen Linse und Retina entstehen. In jenem Bezirke sind die Receptoren i. e. S. auf die vitrale Endfläche der Zellen beschränkt, hier nehmen sie die Seitenflächen in beträchtlichem Umfange ein. HESSE findet eine Erklärung dieser Verhältnisse darin, daß im ersten Falle die Mannigfaltigkeit der Reize größer, die Intensität aber geringer ist, während das Umgekehrte im zweiten Falle stattfinden soll. Ferner, da der erstgenannte Bezirk zweifelsohne zum Fernsehen, der zweite zum Nahsehen dient, glaubt HESSE in der Ausdehnung der Receptoren i. e. S., wie er sie bei den der Linse ferner liegenden Elementen fand, eine Anpassung an die stärkere Verschiebung des Bildpunktes beim Nahrecipieren sehen zu müssen. Bedenklich scheint mir bei dieser Erklärung die erste Annahme, die voraussetzt, daß von einer Photierzelle gleichzeitig verschiedene Er-

regungen ausgehen. Die Verhältnisse bei den Facettenaugen und hauptsächlich die bei den primitivsten Photierorganen sprechen entschieden gegen eine solche Annahme.

Mir scheint nun, daß diese Verhältnisse auch eine andere Erklärung zulassen. Ein höherer Grad von Formenrecipieren ist in erster Linie bei nahbefindlichen Objekten erwünscht. Erreicht wird dies jedoch nur durch Verkleinerung des Receptionsfeldes der einzelnen Photierzellen, wie dies auch hier der Fall ist. Nach der HESSE'schen Zeichnung entfallen auf denselben Achsenschnittwinkel im hintern Teile des Auges 5mal so viel Zellen wie im vordern. Damit sinkt aber beim Linsenauge unter sonst gleichen Umständen die Reizintensität um das 5fache herab. Um also auf der normalen Reizstärke zu verharren, müssen die jeder Zelle zukommenden Lichtstrahlen rationeller ausgenützt werden durch Anordnung der Rezeptoren i. e. S. parallel dem einfallenden Lichtstrahl. Also nicht die stärkere Verschiebung des Bildpunktes, sondern die Erhaltung der normalen und notwendigen Reizintensität hat, wenn meine Betrachtungsweise richtig ist, die verschiedenartige Anordnung der Rezeptoren i. e. S. hier bedingt.

Kehren wir nun zu den lenticulären Retinazellen der Alciopiden zurück und übertragen wir die vorausgegangene Betrachtung auf diesen speziellen Fall, so müssen wir vermuten, daß die Photierzellen dieser Retina stärkern Lichtreizen ausgesetzt sind als die der Hauptretina, da sie keine besondern Vorrichtungen zeigen, um den Reiz möglichst rationell auszunützen. Dieser stärkere Lichtreiz wird aber nur durch einen größern Receptionswinkel und bedeutendere Ausdehnung des einzelnen Elements ermöglicht. Mit dieser Vermutung steht die morphologische Untersuchung und die mutmaßliche Konstruktion des Receptionswinkels, wie ich sie in Textfig. A ausgeführt habe, in bestem Einklange. Infolge der Lage am Rande des Pigmentbeckers nähert sich der Receptionswinkel in der Äquatorialebene des Auges 180° . Aus dem umfangreichen Receptionsfelde dieser Elemente resultiert nun weiter eine weniger leistungsfähige Formenreception. Diese wird weiterhin noch durch die bandförmige Anordnung der Photierzellen wesentlich beeinträchtigt. Dadurch wird der Schluß nahe gelegt, daß die lenticuläre Retina der Alciopiden in erster Linie reflexauslösend wirkt in dem Sinne, daß sie auf gewisse Reize hin eine Augenbewegung auslöst, die das betreffende

Objekt nun in das Receptionsfeld der Hauptretina bringt.

Besonderes Interesse gewinnt, unter den oben ausgeführten Gesichtspunkten betrachtet, die Beobachtung BÉRANECK's, daß die lenticuläre Retina durch Abspaltung von der Hauptretina entsteht. Dies legt die Vermutung nahe, daß die Receptoren i. e. S. der Hauptretina phylogenetisch aus Stiftchenkappen hervorgegangen sind.

Sehen wir nun, wie sich die Ausbreitung der lenticulären Retina erklärt. Aus Textfig. A geht hervor, daß sie sich vorwiegend ventral vorn ausdehnt und mithin ihr Receptionsfeld dorsal hinten liegt. Aus der Stellung der Augen und der Ausdehnung der Hauptretina geht andererseits hervor, daß das Hauptreceptionsfeld nach vorn unten liegt, ferner daß sich das des rechten Auges mit dem des linken teilweise deckt, daß also in dieser Richtung ein binokulares Recipieren möglich ist. Das gemeinsame, nach vorn unten geschlossene Receptionsfeld muß jedoch nach oben hinten eine Lücke zeigen. Diese wird nun ausgefüllt durch das Receptionsfeld der lenticulären Retina, so daß auf diese Weise Objekte, die sich von dieser Seite nähern, zweckmäßige Augen- und Körperbewegungen auszulösen imstande sind, die dazu führen, daß ihnen die Hauptretina zugewandt wird.

Die Ausbildung zweier funktionell voneinander verschiedener recipierender Elemente steht nicht vereinzelt da. Ich brauche wohl kaum daran zu erinnern, daß die peripheren Netzhautbezirke beim menschlichen Auge in erster Linie zum Bewegungssehen dienen und durch Auslösen von Reflexen die Blicklinie dem betreffenden Objekt zuwenden. Ähnliches finden wir auch bei Facettenaugen. Wie ich in einer frühern Arbeit nachgewiesen habe, kann man bei den Augen von *Squilla* die reflexauslösenden Kuppenommen und eine Stelle deutlichsten Sehens unterscheiden. Auch bei den Heteropoden liegt wohl etwas Ähnliches vor. Hier hat HESSE darauf hingewiesen, daß die „Nebenzellen“, die sich vornehmlich an der Ventralwand des Auges finden, von dem gegenüberliegenden Fenster und nicht durch die Linse ihr Licht empfangen. Da die Tiere auf dem Rücken schwimmen, empfangen diese Zellen nur Licht von unten. An eine Bildreception ist hierbei nicht zu denken, da dies in erster Linie eine Bildproduktion auf der recipierenden Fläche voraussetzt. Da aber andererseits die viel sehtüchtigere Retina infolge der Beweglichkeit der Augen auch auf Objekte gerichtet werden kann, die bei ruhender Augenstellung nur für die Nebensehzellen in Betracht kommen

können, so ergibt sich, daß es sich bei der Entstehung dieser Zellen wohl kaum um eine Vergrößerung der Hauptretina gehandelt haben wird. Vielmehr scheint es mir, daß wir hier einen ähnlichen Fall vor uns haben wie bei *Squilla* und den Alciopiden, daß nämlich eine Arbeitsteilung insofern eingetreten ist, als diese Zellen lediglich der Auslösung von Augenbewegungsreflexen dienen, die zur Folge haben, daß das Objekt weiterhin für die Hauptretina als Reizgeber in Betracht kommt.

Zu dieser Analogie mit dem Squillen-Auge kommt noch eine weitere, die die Ausbildung einer Stelle deutlichsten Sehens betrifft. Dies wird bei Heteropoden dadurch erreicht, daß im lateralen Teile der Retina zwei weitere Reihen von Photierzellen zu den vorhandenen hinzutreten. Das zugehörige Receptionsfeld dieser Stellen deutlichsten Sehens würde für beide Seiten ein gemeinsames sein. Es tritt also hier noch der Vorteil des binokularen Sehens hinzu. Da nun dieses Receptionsfeld je nach dem Grade der Konvergenz der Augen mehr oder weniger entfernt vor der Mundöffnung liegen wird, so ist diese Einrichtung um so mehr in ihrem großen Nutzen zu verstehen, als diese Tiere keine Extremitäten besitzen, um die Beute zu ergreifen und daher allein auf ein sicheres Zuschnappen angewiesen sind. — Als Beute kommen in erster Linie kleine Fische und Krebse in Betracht. — Dies läßt eine besonders hohe Sehtüchtigkeit innerhalb der hierbei in Betracht kommenden Receptionsbezirke als sehr erwünscht erscheinen. Diese Tatsachen erinnern bis in das Detail an die Verhältnisse, wie sie *Squilla* zeigt, indem auch dort die Reception am günstigsten ist, wenn die Objekte sich in der Entfernung von dem Tiere befinden, in der es mit den Scheren zuzuschlagen pflegt.

In der Neigung der Blicklinien der Alciopiden nach unten darf man wohl eine Anpassung an die pelagische Lebensweise und besonders an das Schwimmen direkt unter der Wasseroberfläche, wie ich es mehrfach erwähnt finde (GREEFF, BÉRANECK) sehen, indem infolge davon die in Betracht kommenden Beutetiere sich in erster Linie in und unter der Horizontalebene, in der die Augen liegen, befinden werden. Die Wirkungsweise der Transversalmuskeln wurde im morphologischen Teil bereits behandelt, und es erübrigt nun, noch einiges über die Akkommodationsmuskeln zu sagen.

Es kommen hierfür zwei Muskeln in Betracht: der innere Cornealmuskel und die Meridionalmuskeln. HESSE nimmt an, daß beide gleichsinnig wirken, indem der erste die innere Cornea und

der zweite die übrige Vorderwand des Auges abflacht „und damit die Cornea mitsamt der Linse noch weiter gegen die Retina“ zieht. Weiter führt er aus: „Die Wände der Augenblase werden dem Drucke, der bei jener Abplattung von Cornea und Vorderwand auf den Augenhalt ausgeübt wird, nachgeben. Sie können das aber nicht in gleichem Maße; denn die Hinterwand des Auges liegt dem Körper des Tieres an und ist daher viel weniger beweglich als die Seitenwände. Bei diesen wird der Druck den geringsten Widerstand finden, sie werden sich seitlich vorwölben. So entsteht also durch Zusammenziehung dieses doppelten Muskelapparats eine Annäherung der Linse an den hintern Teil der Retina. — Auf diese Weise findet also eine Einstellung des Auges für fernere Gegenstände, eine Accommodation für die Ferne statt“.

Ich kann mich der Ausführung von HESSE nicht anschließen. Denn da die meridionalen Muskelfasern bereits in nächster Nähe des Randes der Hauptretina das Auge umziehen, könnte diese Ausbuchtung sich nur auf die peripheren Teile der Hauptretina selbst beziehen. Diese scheint mir aber nicht sehr nachgiebig zu sein, und, was viel wesentlicher ins Gewicht fällt, durch ein Ausbuchten dieser Bezirke würde der Radius der Retina oder, mit andern Worten, die sphärische Form der Retina geändert. Hat sie aber im Ruhezustand eine solche Form, daß das von der Linse produzierte Bild mit ihr zusammenfällt, so ist dies nicht mehr möglich, wenn die sphärische Rundung der Retina sich ändert, ohne daß auch die Linse irgendwelche Veränderung erfährt. Nun wird ja bei Fernakkommodation die Linse dem Mittelpunkt der Retina näher gebracht, und es müßte demnach auch der Abstand von den peripheren Teilen etwas verkürzt werden. Dies ist auch in der Tat der Fall, wenn wir der Retina eine bleibende Form zuerkennen; eine kleine Differenz wird freilich bestehen bleiben, indem die Linse sich etwas mehr der Mitte der Retina als deren Rändern nähert. Aus den Textfigg. Da, b, c, sowie aus den Tafelfiguren ist dies ohne weiteres zu ersehen. Während also auch eine Verringerung der Cornea-Retina-Distanz in den peripheren Teilen nötig ist und auch mit der Akkommodation erreicht werden soll, würde bei dem Vorgang, wie ihn HESSE schildert, gerade das Gegenteil zustande kommen, indem die Distanz vergrößert würde, und die Akkommodation könnte sich nur auf die zentralsten Teile der Retina beziehen, während das Sehen in den peripheren Teilen hierbei wesentlich beeinträchtigt würde.

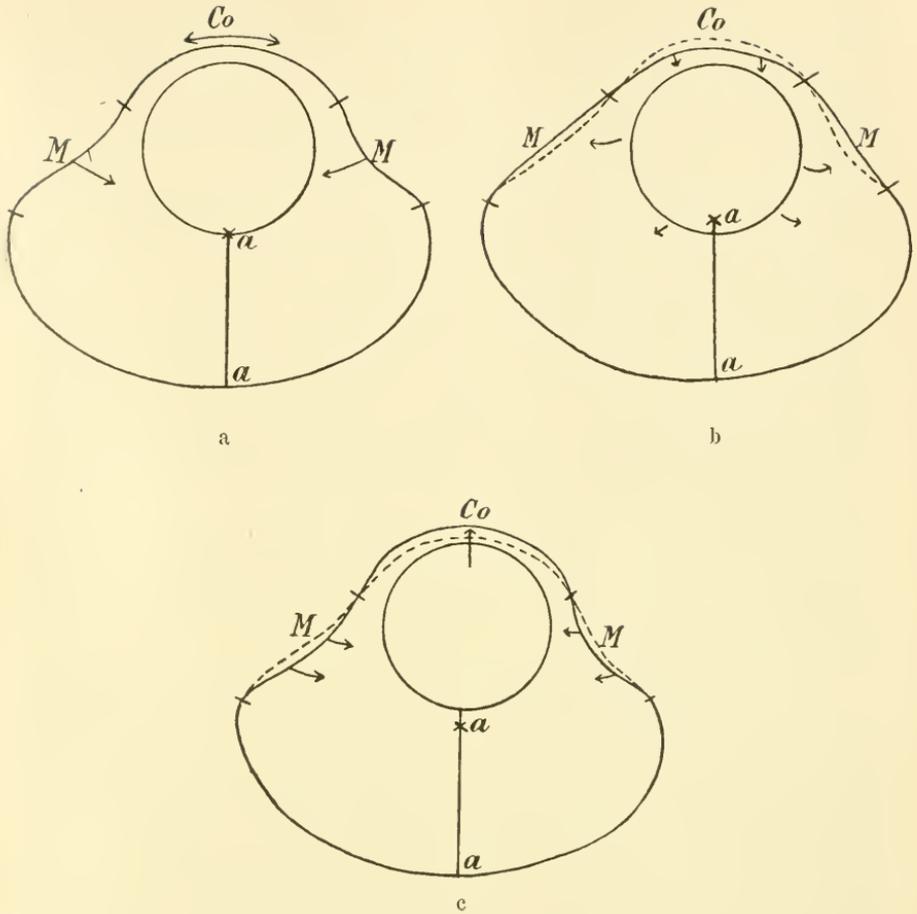


Fig. D.

Schema zur Erläuterung der Hypothese hinsichtlich der Wirkungsweise der Akkommodationsmuskeln. *Co* Cornea. *M* Bezirk der meridionalen Muskelfasern. a Ruhezustand. Mittlere Entfernungseinstellung. b Kontraktion der inneren Cornea. Dadurch wird die Linse der Retina nahe gebracht und der Bezirk *M* passiv nach außen gewölbt. Feineinstellung. c Kontraktion der Meridionalfasern. Linse und Cornea werden distal vorgedrängt. Naheinstellung. Die Pfeile in b und c geben die Druckwirkung an, in a die Kontraktionsrichtung der Muskeln.

Im Gegensatz zu HESSE vermute ich in den beiden Akkommodationsmuskeln zwei Antagonisten. In Textfig. Da, b, und c habe ich die Wirkungsweise unter dieser Voraussetzung darzustellen versucht. Fig. Da zeigt das Auge bei gewöhnlicher Einstellung. *Co* gibt den Bezirk der Cornea, *M*, *M* den Bezirk der meridionalen Fasern

wieder; *a-a* gibt in allen Figuren den Abstand der Linse von der Retina im ruhenden Auge. In Fig. Db und Dc sind die Konturen des ruhenden Auges mit unterbrochener Linie eingezeichnet. Die Pfeile in Fig. Da geben die Zugrichtung der Muskeln an.

Suchen wir uns nun zunächst die isolierte Wirkung des Cornealmuskels zu veranschaulichen. Es ist ohne weiteres klar, daß er die Cornea abflachen wird (Fig. Db). Da eine Verminderung des Volumens der Augenflüssigkeit der Linse und des Glaskörpers nicht gut denkbar ist, so muß man wohl annehmen, daß dieser Abflachung der Cornea eine Hervorwölbung eines andern Bezirkes nach außen entspricht. Die Retina kann, wie oben gezeigt, hierbei nicht in Betracht kommen. Am dünnsten ist die Augenwand in ihrer distalen Hälfte. Wird von dieser aber der eine Teil, die Cornea, kontrahiert, so kann eine Kompensation nur durch ein Ausbuchten des Bezirkes der meridionalen Fasern stattfinden. Auf diese Weise würde eine Ferneinstellung durch alleinige Kontraktion des Cornealmuskels zustande kommen, indem hierbei die Linse der Retina genähert wird, ohne daß hierdurch eine Deformation der Retina bedingt würde. (Die Pfeile in b geben die Wirkungsweise der Cornealabflachung an.)

In dem Meridionalmuskel sehe ich nun nicht allein einen Muskel, der die von dem Cornealmuskel bedingte Veränderung wieder rückgängig macht und das Auge wieder in Ruhestellung zurückbringt; vielmehr vermute ich, daß er noch darüber hinaus eine der vorigen entgegengesetzte Veränderung entstehen lassen kann, indem er die Zone *M* (Textfig. Dc) stärker als normal nach innen zu vorzubuchten vermag. Da jetzt die Cornea der einzige Bezirk der dünnern Augenhälfte ist, der nachgeben kann, so wird diese, um eine Volumverminderung zu verhüten, nach außen vorgewölbt werden. Dadurch wird aber auch die Linse mehr nach vorn treten und mithin den Abstand von der Retina vermehren. Somit führt eine Kontraktion des Meridionalmuskels zu einer maximalen Naheinstellung, die des Cornealmuskels zu einer Ferneinstellung, während das Auge auf mittlere Entfernungen eingestellt ist, wenn keiner der beiden Muskeln tätig ist.

Es wäre wohl denkbar, daß die Ruhestellung mit der Nah- oder der Ferneinstellung zusammenfällt, und man wird vielleicht um so mehr zu dieser Annahme neigen, als das Bedürfnis nach einer so sehr ausgedehnten Akkommodationsbreite nicht ohne weiteres zu

ersehen ist. Es scheint mir daher angebracht, die Momente zu erwähnen, die eine solche kompliziertere Einstellungsmöglichkeit in ihrem Nutzen für das Tier verständlich erscheinen lassen. *Alciopa* besitzt keine Extremitäten, um die Beute festzuhalten und sie zum Munde zu führen. Sie ist darauf angewiesen, sie sicher zu erschnappen. Dies setzt aber ein scharfes Sehen des Objekts in dem Moment voraus, in welchem dieses erfaßt werden soll. Nun liegt aber die Öffnung des ausgestülpten Schlundrohres in ganz unbedeutendem Abstand vor den Augen. Mithin ist hier eine maximale Nachakkommodation erwünscht. Vielleicht ist man geneigt, dieselbe Betrachtung auch auf die Fische anzuwenden, die ebenfalls die Beute erschnappen und dennoch nur zwei Akkommodationsstellungen haben. Hierzu ist anzuführen, daß bei den Fischen einmal durch ihre geradlinigere Fortbewegungsart ein Sehen der Objekte direkt vor der Mundöffnung nicht so unbedingt nötig erscheint wie bei dem mehr schlangentartigen Schwimmen der Alciopiden. Weiter kommt hinzu, daß der absolute Objektabstand bei den Fischen stets viel größer ist als bei den Alciopiden. Nehmen wir einen kleinen Raubfisch von der Länge von 20 cm. Nun wird man annehmen müssen, daß er im Augenblicke des Zuspinnens die von ihm abgelegene Hälfte des Beutetieres scharf sieht. Daraus ergibt sich etwa eine Einstellung auf 5 cm Objektabstand. Nehmen wir die 100fache Entfernung (5 m) als Maß für die Feineinstellung, so ergibt sich eine Differenz der Dioptrienstärke — die hier als Maß für die Linsenbewegung gelten mag — von $20 - \frac{1}{5} = 19\frac{4}{5}$ D. Nehmen wir andererseits für *Alciopa* eine Naheinstellung auf 5 mm an — ein Wert, der eher zu hoch als zu niedrig bemessen ist — und eine Feineinstellung auf 50 cm, so ergibt sich eine Dioptriendifferenz von $200 - 2 = 198$ D. Daraus geht hervor, daß bei Wechsel der Einstellung innerhalb geringerer Entfernungen ungleich stärkere Ortsveränderungen der Linse nötig werden. Dieses Moment scheint mir nicht unwesentlich bei der Beurteilung der 3 Akkommodationsstellungen der Alciopiden zu sein.

Schließlich wäre noch das Chiasma der Opticusnerven zu erwähnen. Was mich bei den Alciopiden eine Kreuzung vermuten ließ, war eine Anwendung der von RAMON Y CAJAL angestellten theoretischen Erwägung hinsichtlich der Bedeutung der Faserkreuzung im Sehnerv der Wirbeltiere auf die mit Linsenaugen begabten Raubanneliden. CAJAL hat gezeigt, daß das Verhältnis der gekreuzten und der nicht gekreuzten Fasern gegeben wird durch das Verhältnis

des panoramischen Sehfelds zu dem binokularen Sehfeld; d. h. es kreuzen jeweils die Fasern, deren Erregungen durch Reize verursacht werden, die von Objekten innerhalb des panoramischen Sehfelds ausgehen, sowie die Hälfte der übrigen. Die Erklärung dieser Verhältnisse findet CAJAL darin, daß auf diese Weise eine räumliche Projektion der Erregungsvorgänge im Gehirn zustande kommt, wie sie der räumlichen Anordnung der Objektpunkte entspricht. Nun wird man wohl berechnigte Bedenken haben gegen die Annahme, daß nur dadurch ein psychischer Vorgang zustande kommen kann, der die durch beide Sehnerven gegebenen Erregungskomplexe der Anordnung der objektiven Gegenstände entsprechend auffaßt, und daß ohne diese bestimmte Orientierung der einstrahlenden Fasern solches ausgeschlossen wäre. Jedenfalls aber muß man zugeben, daß es mit Rücksicht auf die Ausbildung der Reflexbahnen das rationellste ist.

Weiter gilt hier auch dieselbe Überlegung, wie ich sie an anderer Stelle für das Entstehen des Chiasmas der Wirbeltiere ausgesprochen habe. Auch hier wird die Bildung einer Sehnervenkreuzung an Stelle einer einfachen Drehung der Nerven von 180° um die Längsachse nur verständlich durch die Annahme, daß ursprünglich das binokulare Sehfeld dem panoramischen gegenüber stark im Übergewicht war und daß die seitliche Blickrichtung der Augen einen sekundären Zustand darstellt. Denn nur so konnte bei zunehmender Divergenz ganz allmählich eine Kreuzung sich herausbilden. Geht man jedoch von einer ursprünglich vorhandenen stärkern Divergenz der Blicklinien aus, so hätte das Chiasma plötzlich mit der Ausbildung eines bestimmten Grades des Formenrecipierens entstehen müssen, ein Bildungsmodus, der sehr unwahrscheinlich ist. Andererseits wäre unter solchen Bedingungen viel eher die Entwicklung einer Drehung des Opticus von 180° um seine Längsachse zu erwarten, wodurch derselbe Effekt erreicht würde wie durch die hier verwirklichte Kreuzung, nämlich eine gegenseitige räumliche Orientierung der einzelnen Erregungen entsprechend der räumlichen Anordnung der Objekte.

Die Kreuzung ist keine vollständige, sondern, wie ich im ersten Teil gezeigt habe, sind davon einige wenige hinten gelegene Fasern ausgeschlossen, die sich, schon bevor sie die Medianebene überschritten haben, in das Gehirn einsenken. Diese sich nicht kreuzenden Fasern entsprechen ihrer Lage nach dem hintern Teil der Retina, falls im Ganglion opticum keine Verlagerung der Fasern stattge-

funden hat. Dies wird aber sehr unwahrscheinlich, wenn man in Betracht zieht, daß nach oben angestellter Erwägung die Hälfte der Fasern nicht kreuzen darf, deren Receptoren i. e. S. dem binokularen Sehen zugeordnet sind. Im vorliegenden Falle sind dies aber in erster Linie eben die hintern Partien der Retina.¹⁾ Wenn also auch diese Partien des Sehnerven die einzigen sind, die nicht kreuzen, so darf man wohl hieraus den Schluß ziehen, daß im Ganglion opticum keine morphologisch wesentliche Verwerfung stattfindet.

Während nun die Verhältnisse des Chiasmata zu dem Vergleich mit dem Chiasma der Wirbeltiere drängen, muß anderseits auch auf einen nicht unwesentlichen Unterschied aufmerksam gemacht werden. Während bei den Wirbeltieren die Opticusganglien zentripetal von der Kreuzung liegen, finden wir das Ganglion opticum hier peripher davon. Dies ist aber insofern nicht unwesentlich, als keine totale Kreuzung stattfindet und auf diese Weise andernfalls nicht nur Fasern des einen Auges, sondern auch ein kleines vom andern Auge kommendes Bündel in das Ganglion einstrahlen würde. Diese Verhältnisse legen die Vermutung nahe, daß das Ganglion opticum der Alciopiden, wenn überhaupt ein Vergleich in weitesten Grenzen möglich ist, dann nicht dem Thalamus opticus etc. gleichzusetzen ist, sondern dem Retinaganglion der Wirbeltiere.

1) Sehr interessant scheint mir in dieser Hinsicht ein Befund von E. LINK an den Nerven der Stirnagen von *Panorpa communis*. Er fand eine teilweise Kreuzung der beiden lateralen Augennerven, und zwar sind es auch hier die medialen Partien, welche kreuzen. Ich vermute, daß man auch in diesem Falle dem Chiasma der Wirbeltiere analoge Verhältnisse vor sich hat.

Literaturverzeichnis.

- ANDREWS, E. A., On the eyes of Polychaeta, in: Zool. Anz., Vol. 14, No. 371, 1891.
- , On the eyes of polychaetous Annelids, in: Journ. Morphol., Vol. 7, 1892.
- APATHY, ST., Das leitende Element des Nervensystems etc., in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 12, 1897.
- BEER, TH., Über primitive Sehorgane, in: Wien. klin. Wochenschr., Jg. 1901, No. 11, 12, 13.
- BÉRANECK, E., Embryogénie et histologie de l'oeil des Alciopides, in: Rev. Suisse Zool., Vol. 1, 1893.
- CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Thiere, München u. Leipzig 1885.
- CHATIN, J., Les organes des sens, Paris 1880.
- CLAPARÈDE, E., Les Annélides chétopodes du golfe de Naples, 1868 und 1870.
- DEMOLL, R., Über die Augen und die Augenstielreflexe von Squilla mantis, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat.
- DOHRN, R., Über die Augen einiger Tiefseemakruren, Diss., Marburg 1908.
- EHLERS, E., Die Borstenwürmer, Leipzig 1864—1868.
- GARTEN, S., Die Veränderungen der Netzhaut durch Licht, in: GRAEFESAEEMISCH, Handb. ges. Augenheilk., Teil 1, Vol. 3, Kap. 12, 1907 und 1908.
- GRABER, V., Untersuchungen über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 17, 1880.
- GREEFF, R., Über die Augen, insbesondere die Retina der Alciopiden, in: SB. Ges. Bef. Naturw. Marburg, 1875.
- , Über die Augen der Alciopiden, Marburg 1876.
- , Untersuchungen über die Alciopiden, in: Nov. Act. Leop. Car. Akad., Vol. 39, No. 2, 1876.

- GRENACHER, H., Über die Augen einiger Myriapoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 18.
- HEIDENHAIN, M., Plasma und Zelle, Jena 1907.
- HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Tieren.
- II. Die Augen der Plathelminthen, insonderheit der tricladen Turbellarien, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62, 1897.
- V. Die Augen der polychäten Anneliden, *ibid.*, Vol. 65, 1899.
- VI. Die Augen einiger Mollusken, *ibid.*, Vol. 68, 1900.
- VII. Von den Arthropodenaugen, *ibid.*, Vol. 70, 1901.
- VIII. Weitere Thatsachen. Allgemeines, *ibid.*, Vol. 72, 1902.
- , Das Sehen der niederen Tiere, Jena 1908.
- KLEINENBERG, N., Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 44, 1886.
- KROHN, A., Zoologische und anatomische Bemerkungen über die Alciopiden, in: Arch. Naturg., Jg. 11, Bd. 1, 1845.
- LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, 1857.
- LINK, E., Über die Stirnagen der Neuropteren und Lepidopteren, in: Zool. Jahrb., Vol. 27, Anat., 1909.
- MERTON, H., Über die Retina von *Nautilus* und einigen dibranchiaten Cephalopoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79, 1905.
- DE QUATREFAGES, A., Études sur les types inférieurs de l'embranchement des Annelés, in: Ann. Sc. nat. (3), Zool., Vol. 13, 1850.
- RAMÓN Y CAJAL, S., Die Struktur des Chiasma opticum (Deutsch von F. BRESLER), Leipzig 1899.
- SCHREINER, K. E., Histologische Studien über die Augen der freilebenden marinen Borstenwürmer, in: Bergen Mus. Aarbog, 1897, No. 8.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 42.

Fig. 1. Kopfteil von *Alciopa cantrainii*, von der Seite gesehen. 55 : 1. *T* Tentakeln, *MF* Mundfeld, *FC* Fühlercirren, *L* Längsachse des Tieres, *S* Projektion der Blicklinie auf die Mediansagittalebene.

Fig. 2. Kopfteil, von unten gesehen. 55 : 1. *AM* Transversaler Augenmuskel, *MZ* Zone des Meridionalmuskels, *K* dorsoventral verlaufender Grat, *T* Tentakel, *FC* Fühlercirren.

Fig. 3. Teil der Hauptretina. 1350 : 1 (gezeichnet bei 930 : 1). *Z* Zwischensubstanz, *Par* Parenchym, *p* Pigment, *H* Hüllmembran. *a*, *b* und *c* geben die Schnittebene von Fig. 4 *a*, *b*, *c* an.

Fig. 4. Schnitt durch eine Gruppe von Cuticularröhrchen (s. Erkl. Fig. 3). 2100 : 1. *N* Neurofibrille, *C* Cuticularröhre, *Z* Zwischensubstanz.

Fig. 5. Schnitt durch die lenticuläre Retina. 390 : 1. *L* Linse, *G* Glaskörper, *N* Nervenfasern, *MM* meridionale Muskelfasern im Querschnitt, *MK* deren Kerne, *H* Hüllmembran, *X*, *X*₁ präretinaler Spaltraum.

Fig. 6. Querschnitt durch Elemente der lenticulären Retina. 1550 : 1 (gez. bei 930 : 1). *J* Zwischensubstanz.

Fig. 7. Schnitt durch die Cornea eines jüngern Tieres (37 Segmente). 550 : 1. *IC* innere Cornea = Cornealmuskel, *AC* äußere Cornea = Hypodermis, *H* Hüllmembran.

Fig. 8. Einmündung der Glaskörperdrüse in das Augeninnere. 1200 : 1. *G* Glaskörper, *G. D* Glaskörperdrüse, *AK* akzessorischer Kern, *P. R* präretinaler Raum, *x* Fortsetzung desselben als präretinaler Spaltraum.

Fig. 9. Teil des Ganglion opt. Querschnitt. 675 : 1. Der Pfeil deutet die zentripetale Richtung an. *B. z. k* Kern einer Bindegewebszelle.

Fig. 10. Horizontalschnitt durch das obere Schlundganglion. 270 : 1. *M* Medianlinie. Das Blutgefäß *B* liegt vorn. *N. o. s* und *N. o. d* Nerv. opt. sin. u. dex., *G. o* Gangl. opt., *G. Z* Ganglienzellen, *O. S. G* oberes Schlundganglion, *H* cuticulare Hüllmembran.

Fig. 11. Schnitt durch ein hypodermales Sinnesorgan. 980 : 1 (gez. bei 930 : 1).

Fig. 12. Teil eines Querschnitts durch den Kopfteil, rekonstruiert. 170 : 1. *R* Chemoreceptoren, *X* Nervenfasern der Photierzellen, die von der Glaskörperdrüse zusammengedrängt werden, *SK* Kerne des syncytialen Parenchyms.



Fig. 1.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 4.

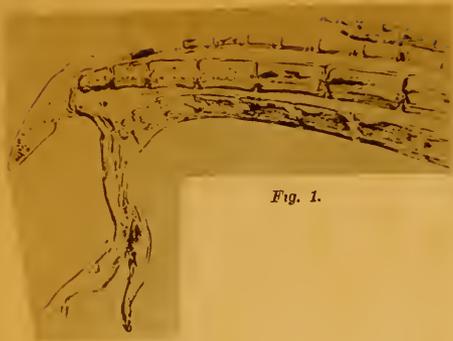


Fig. 1.

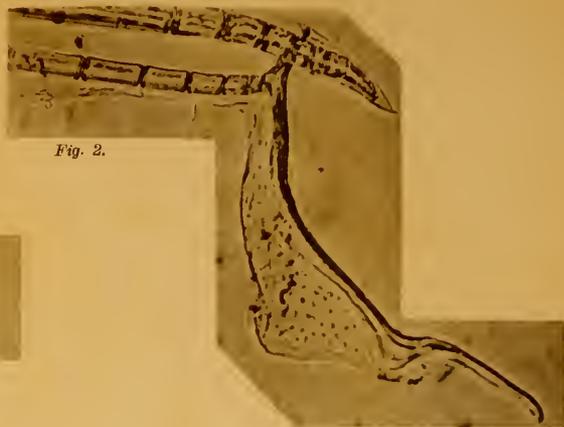


Fig. 2.



Fig. 5.



Fig. 6.



Fig. 3.



Fig. 7.



Fig. 4.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.

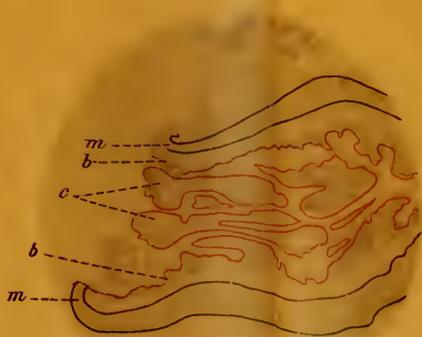


Fig. 13.



Fig. 5.



Fig. 9.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 13.

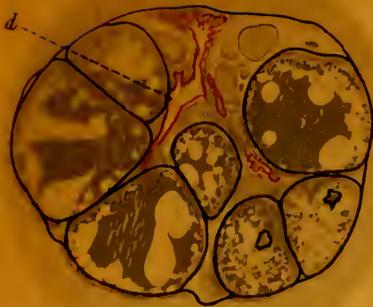


Fig. 14.

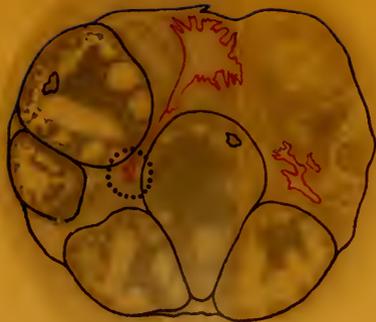


Fig. 15.



Fig. 17.



Fig. 18.



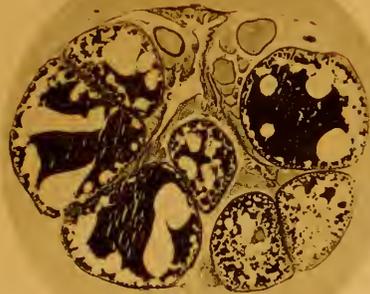


Fig. 14.



Fig. 15.



Fig. 16.

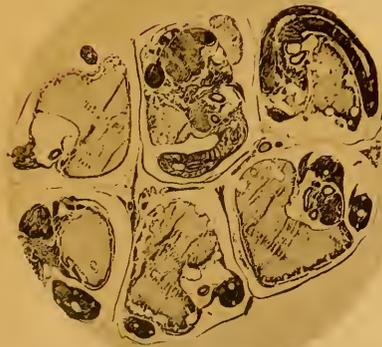


Fig. 17.



Fig. 18.

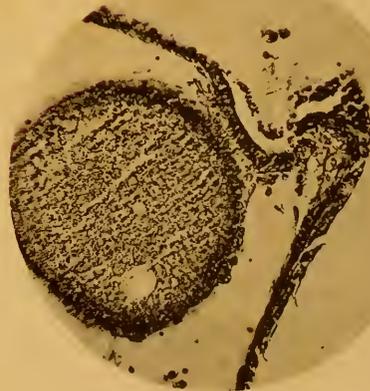


Fig. 19.



Fig. 20.



Fig. 27.

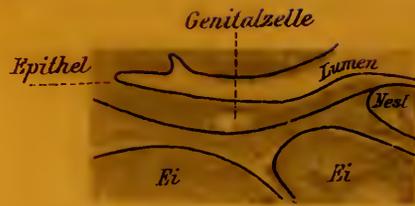


Fig. 28.

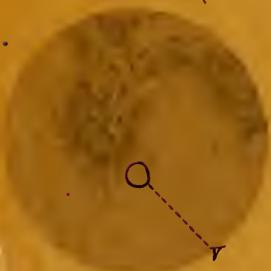


Fig. 21.

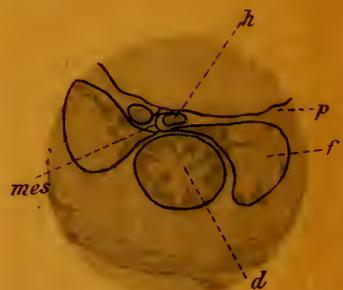


Fig. 26.

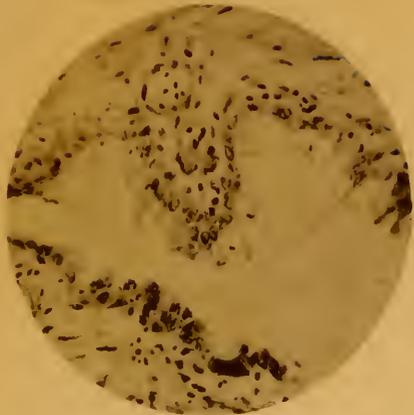


Fig. 20.



Fig. 22.



Fig. 27.



Fig. 24



Fig 21.



Fig. 23.

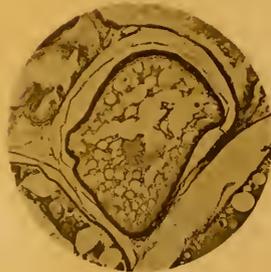


Fig. 25.



Fig. 26.

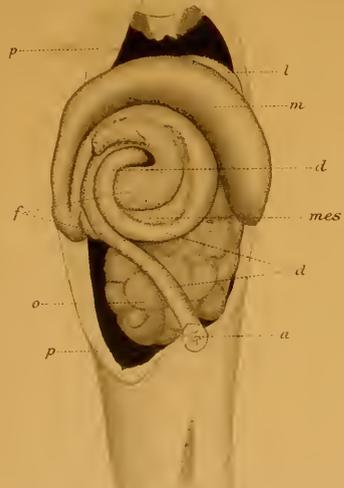


Fig. 28³¹.

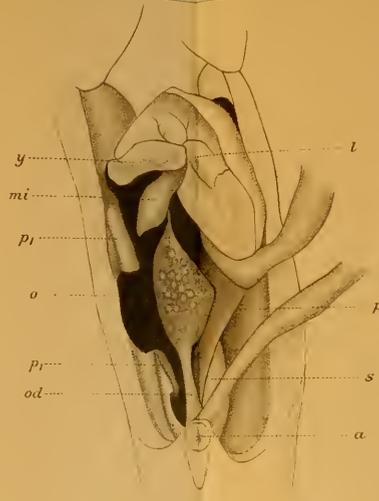


Fig. 29⁶²¹.

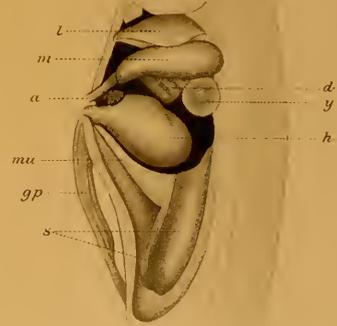


Fig. 30⁶⁵¹.

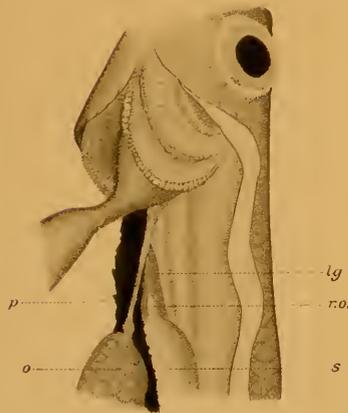


Fig. 31⁶³¹.



Fig. 32⁶⁰¹.



Fig. 33⁵⁰¹.



Fig. 34³⁶⁶¹.



Fig. 40



Fig. 41



Fig. 42



Fig. 44

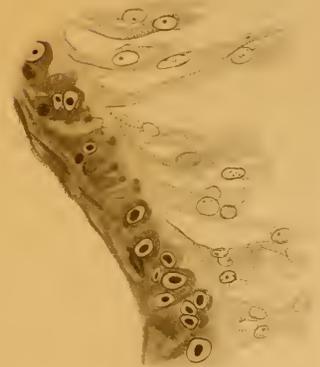


Fig. 45



Fig. 49



Fig. 43



Fig. 47

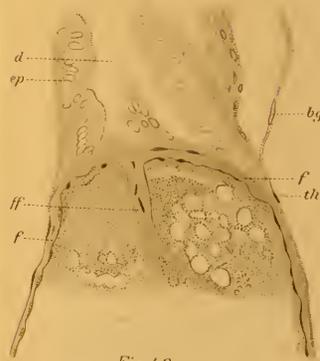


Fig. 48

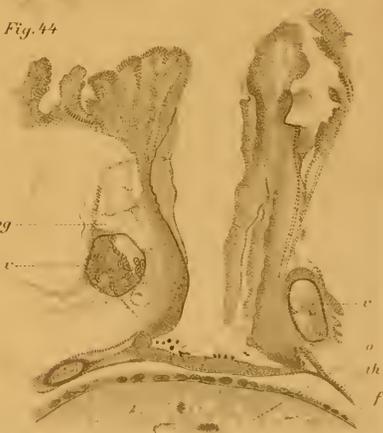


Fig. 46

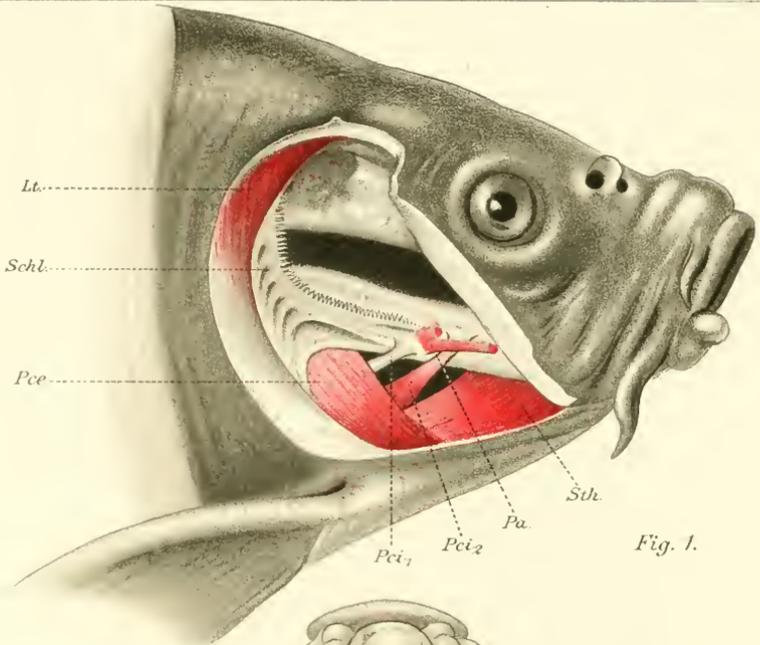


Fig. 1.

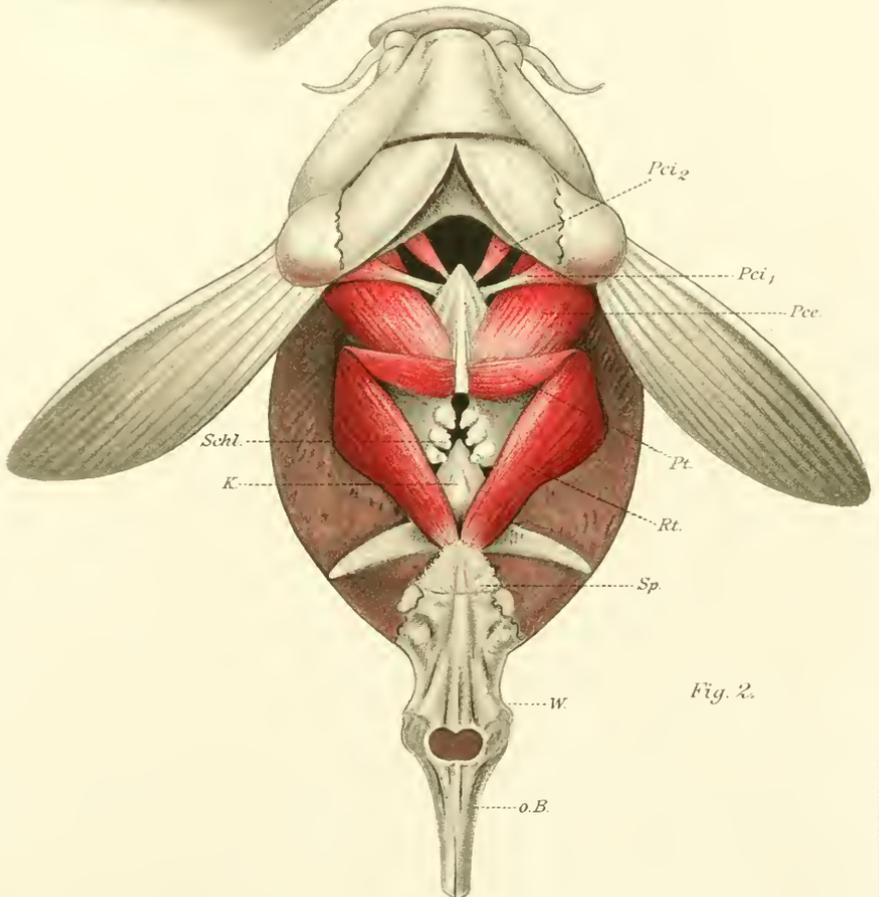


Fig. 2.

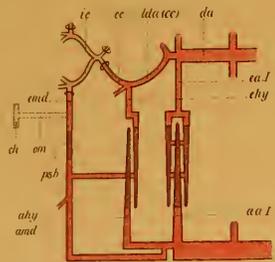


Fig. 1. Scylliidae (young embryo)

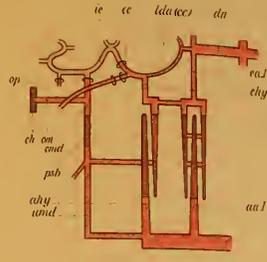


Fig. 2. Scylliidae (older embryo)

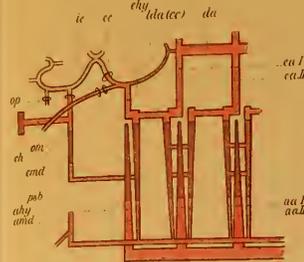


Fig. 3. Musculus antarcticus

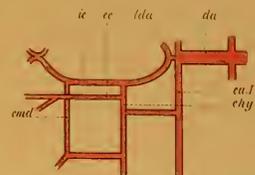


Fig. 4. Chlamydoselachus anguineus



Fig. 5. Raja

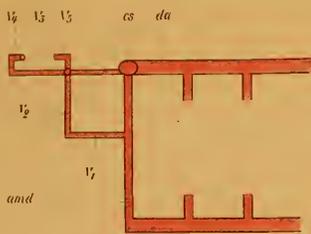


Fig. 7. Torpedo embryo (7mm long)

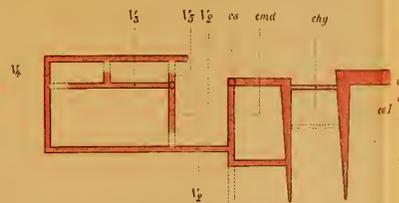


Fig. 8. Torpedo embryo (over 7mm long)

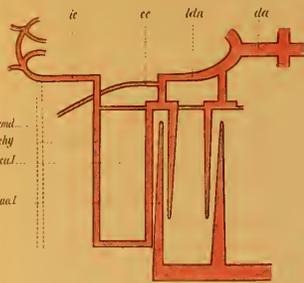


Fig. 9. Ceraolodus

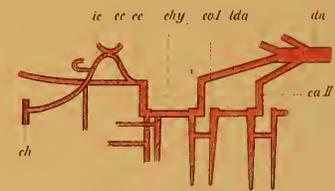


Fig. 6. Torpedo (Adult)

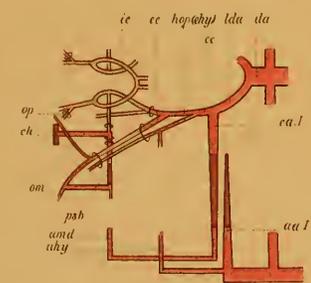


Fig. 10. Amia calva

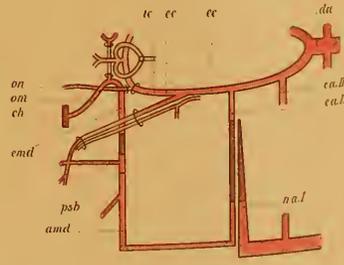


Fig. 11. Loricati

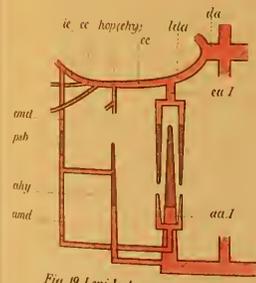


Fig. 12. Lepidosteus ossetes

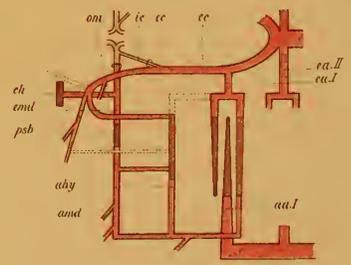


Fig. 13. Aripenser

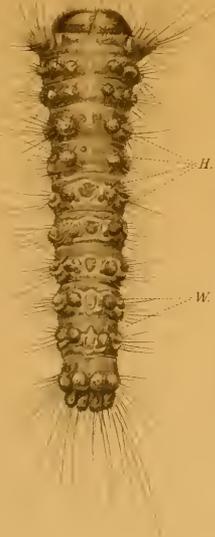


Fig. 1 $\frac{3}{4}$.

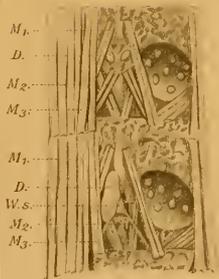


Fig. 2 $\frac{70}{1}$.



Fig. 3 $\frac{70}{1}$.

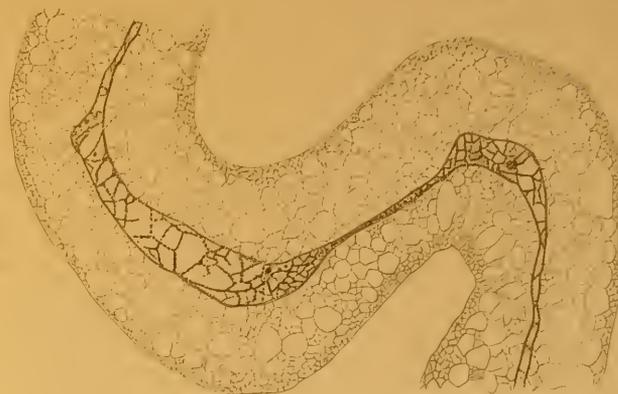


Fig. 4 $\frac{1000}{1}$.



Fig. 5 $\frac{1000}{1}$.

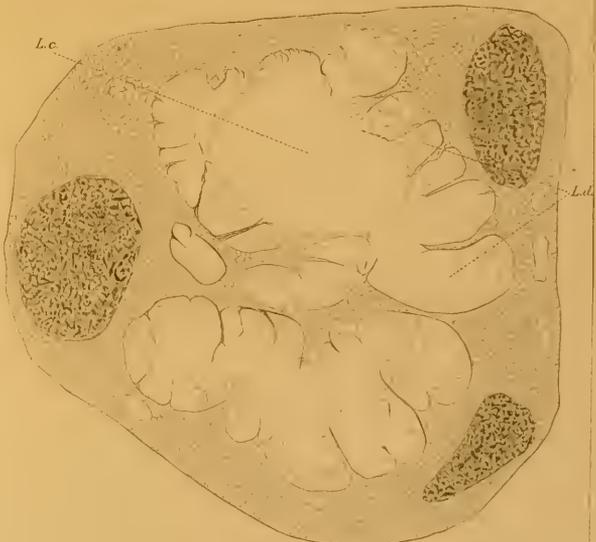


Fig. 6 $\frac{1000}{1}$.





Fig. 14¹⁰⁰¹

Fig. 15¹⁰⁰¹



Fig. 17³⁴¹



Fig. 19²⁰¹

Da.



Fig. 20³³¹

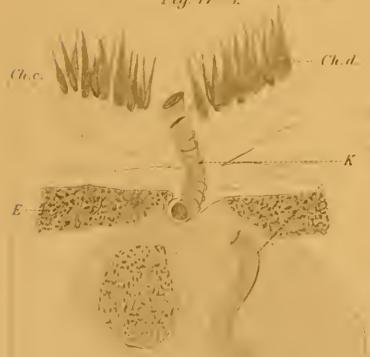


Fig. 16¹⁰⁰⁰¹

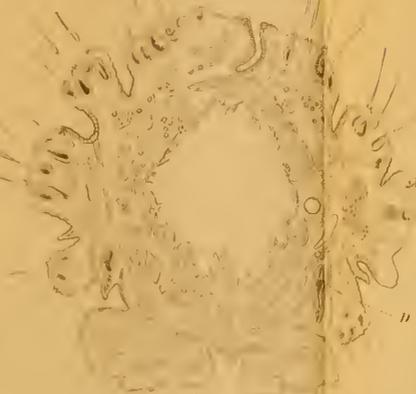


Fig. 18³³¹

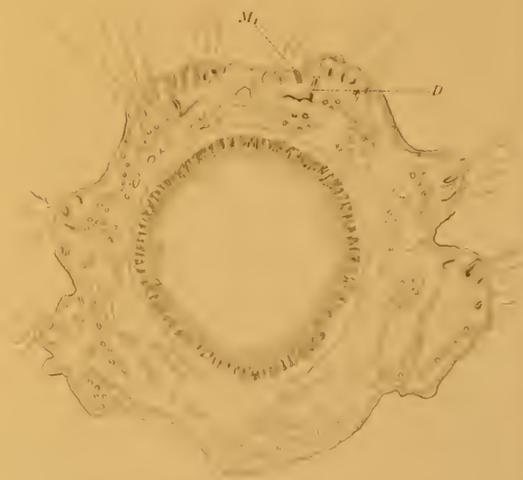


Fig. 21³³¹



Fig. 1



Fig. 4



Fig. 3



Fig. 5



Fig. 3



Fig. 6

1200
1200



Fig. 1



Fig. 6



Fig. 3



Fig. 7



Fig. 2



Fig. 4



Fig. 5

Demöll.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.

aa, bb, Schnitten
der Ommen

Fig. 8.

Längsschnitt, etwas
medial von der Me-
dianebene des Auges.

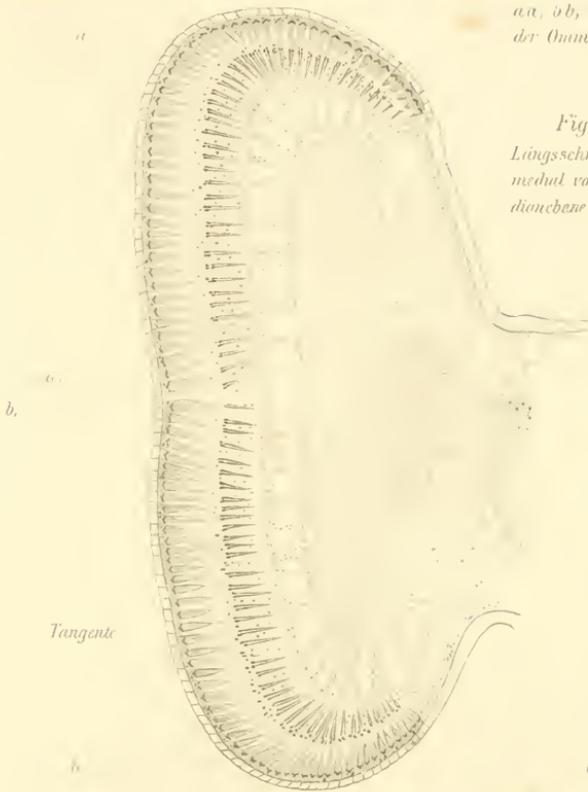
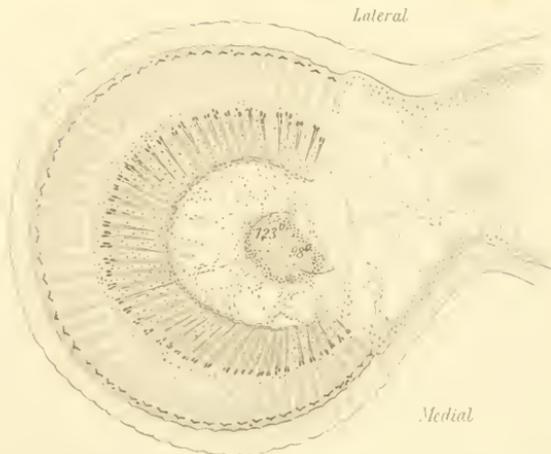
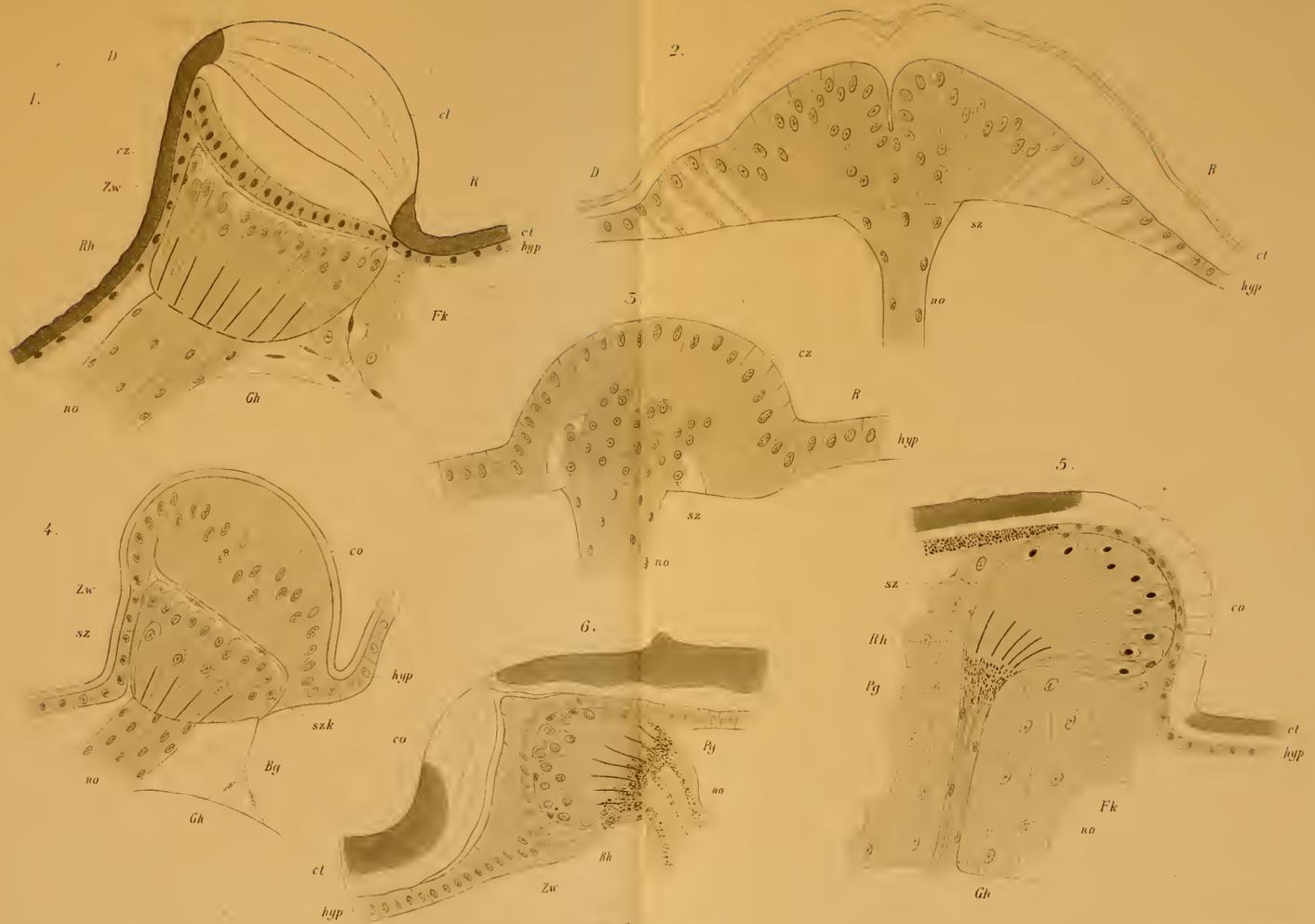
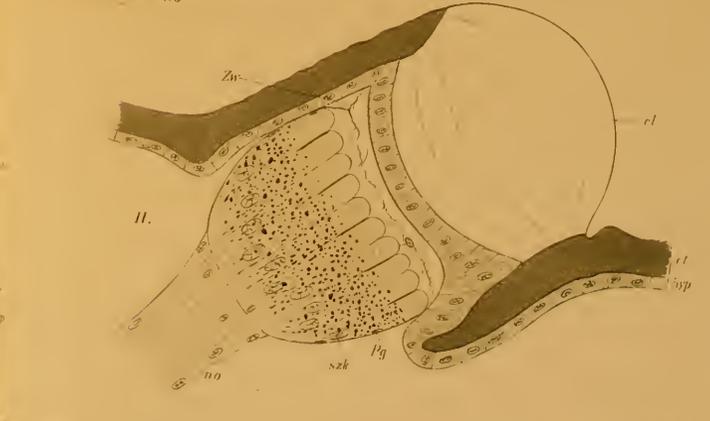
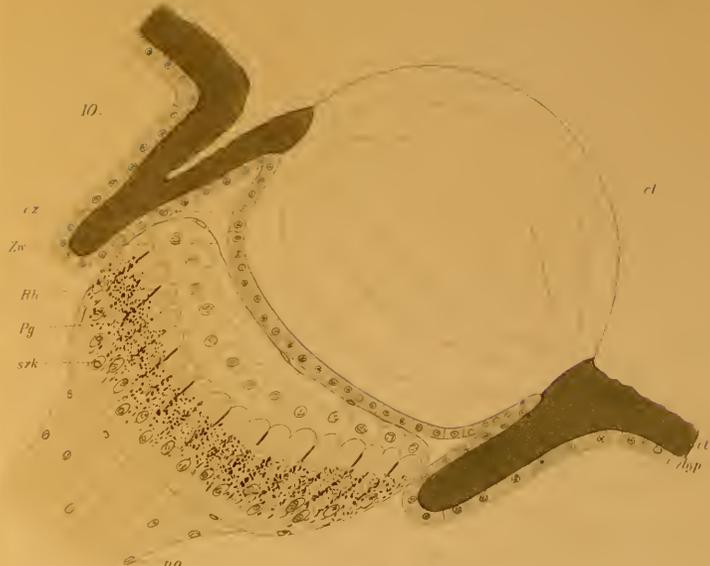
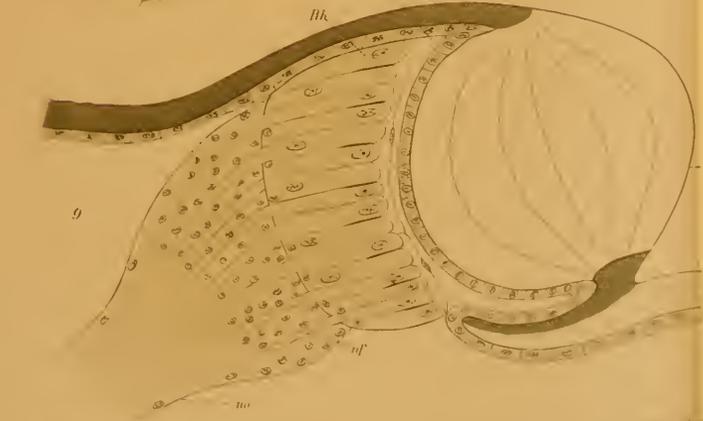
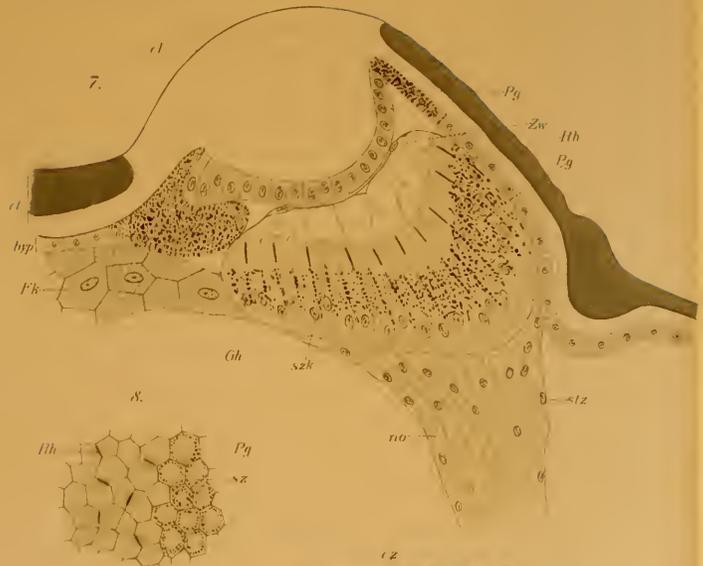


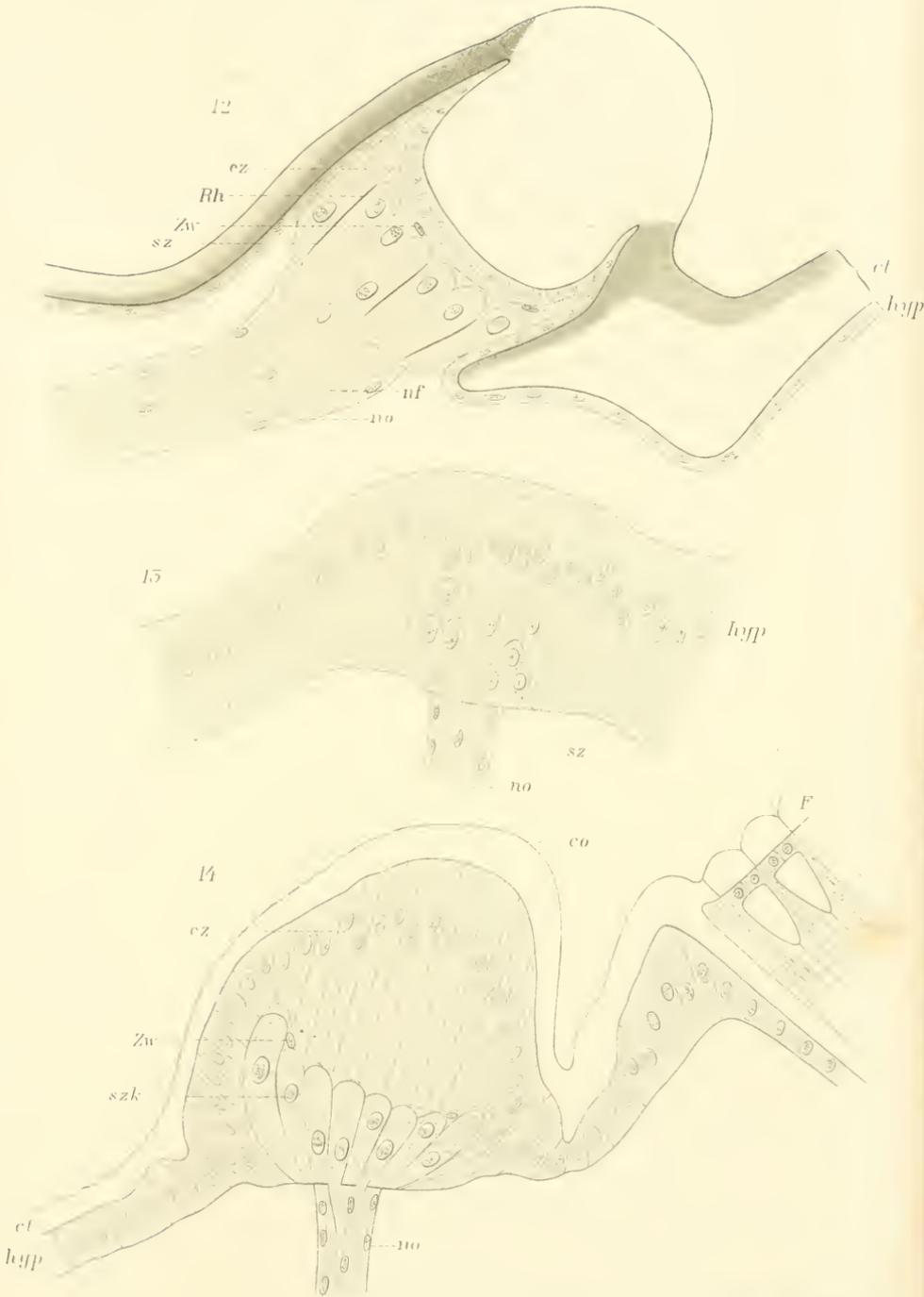
Fig. 9.
Querschnitt



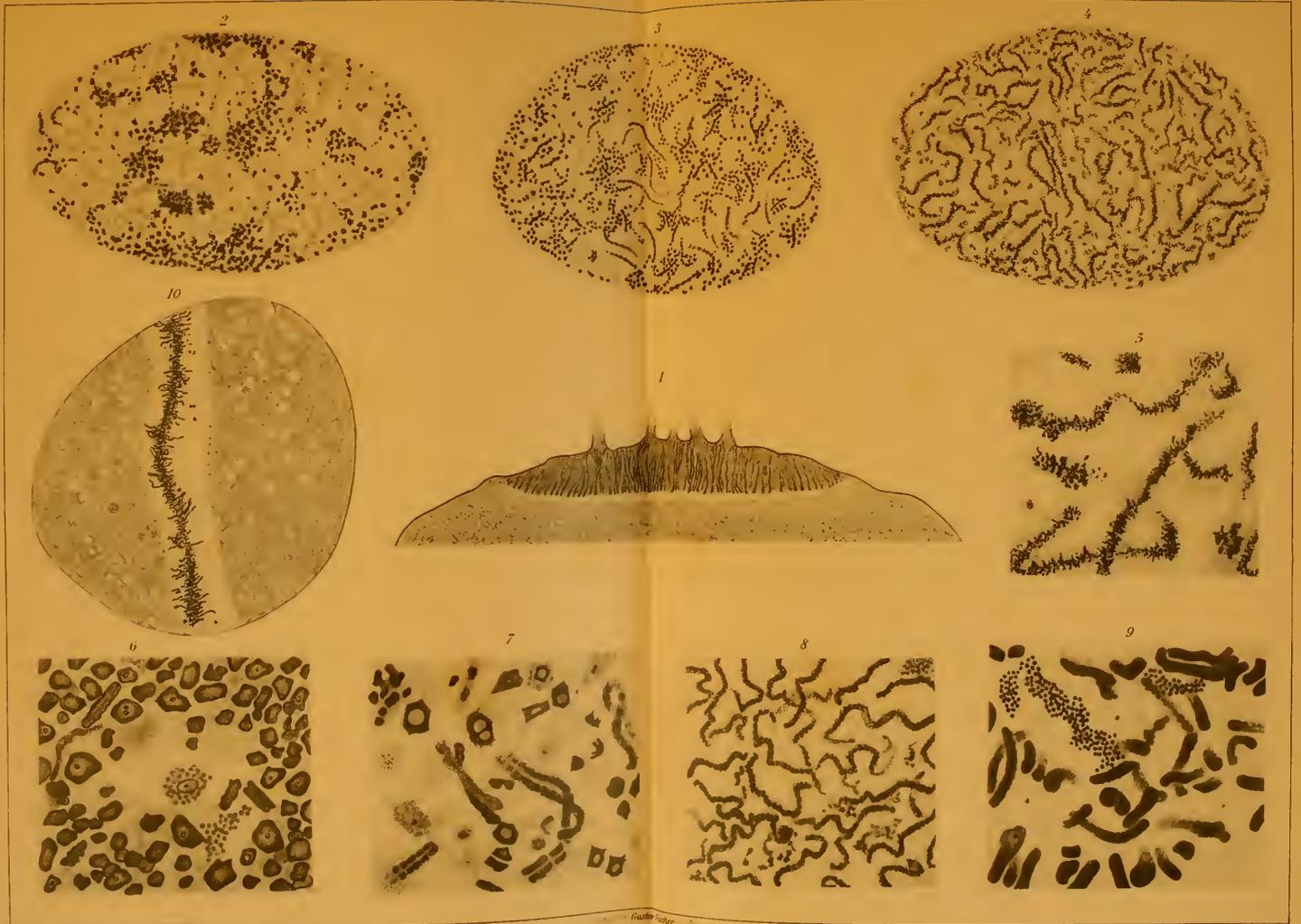
Längsachse der
Augenstiele.



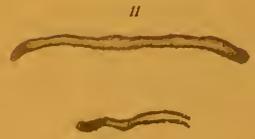
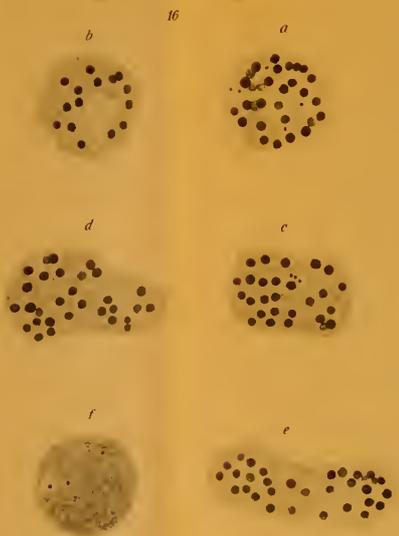
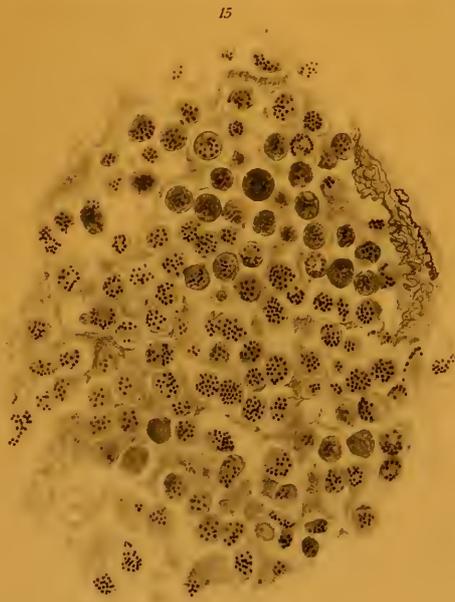
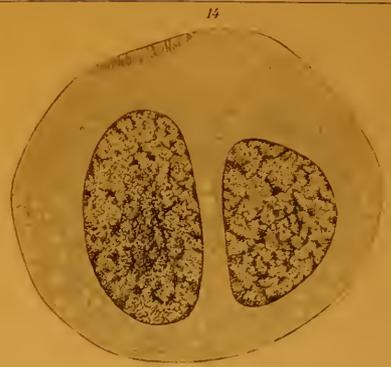
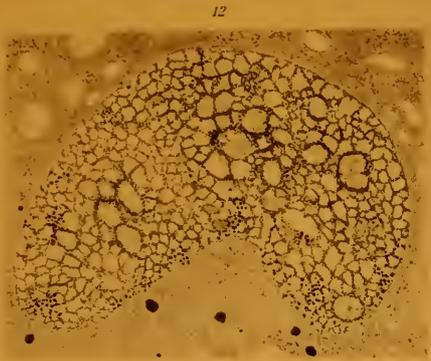


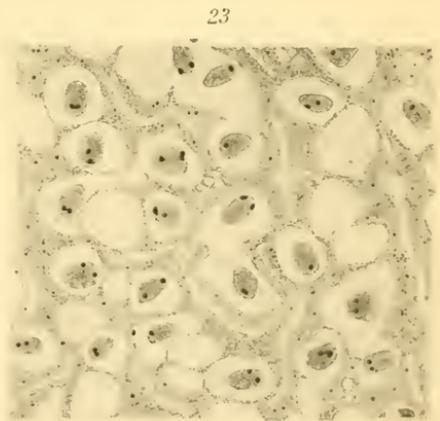
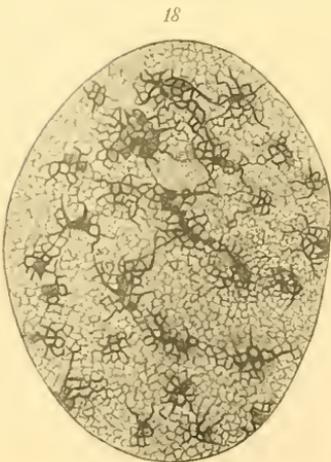
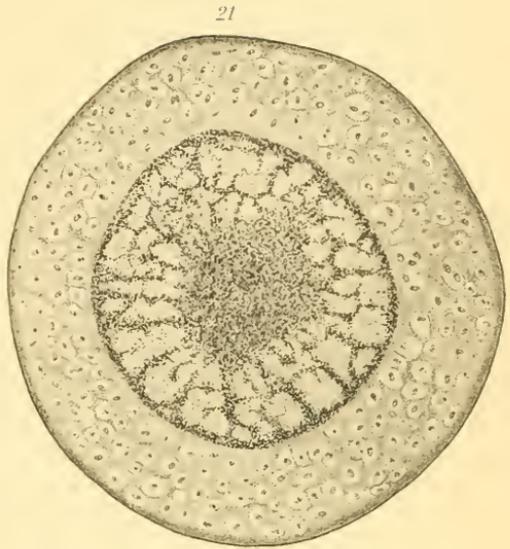


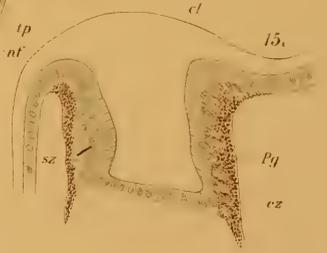
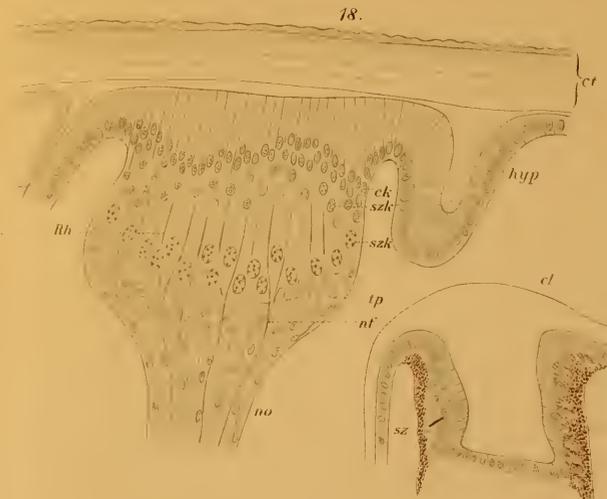
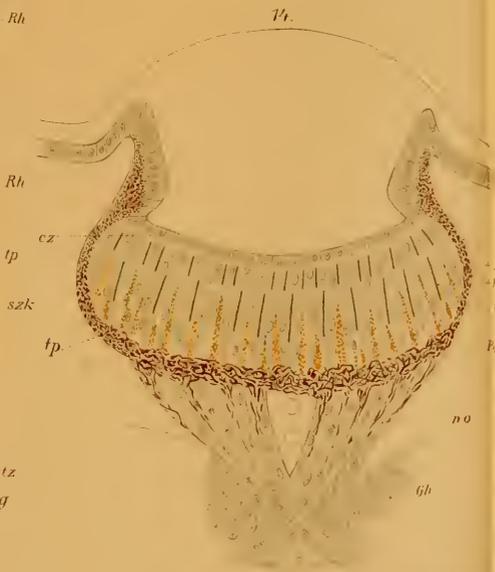
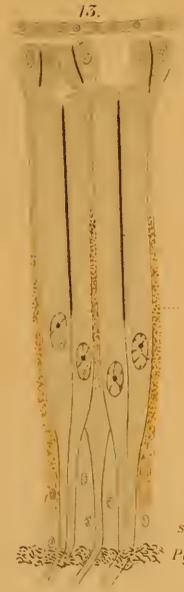
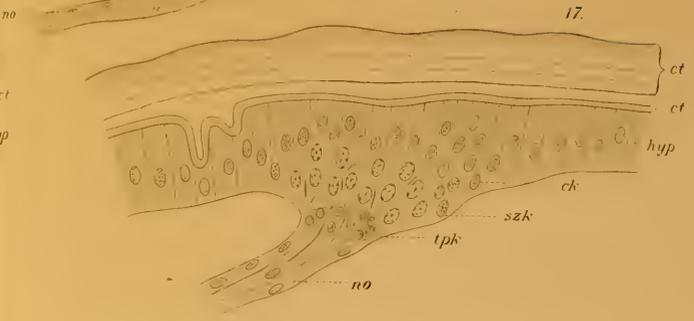
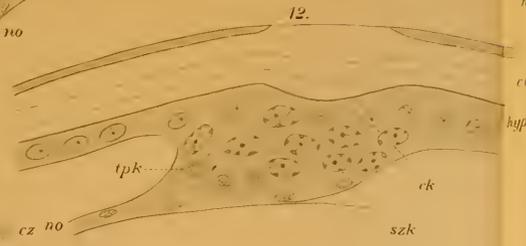


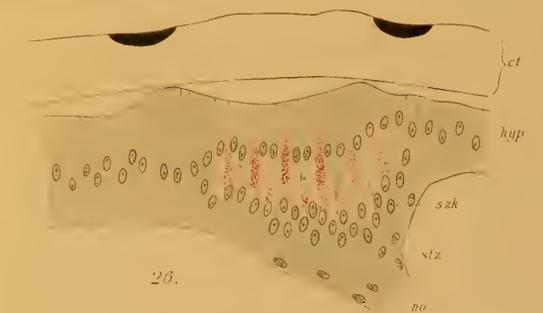
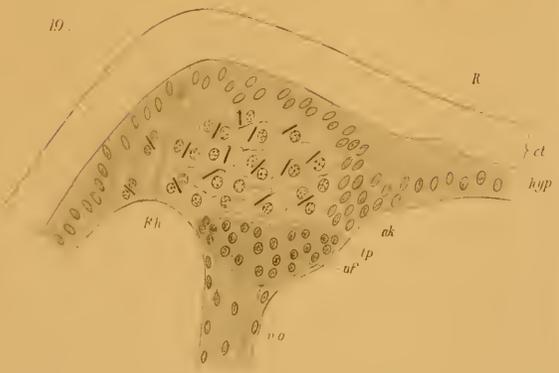
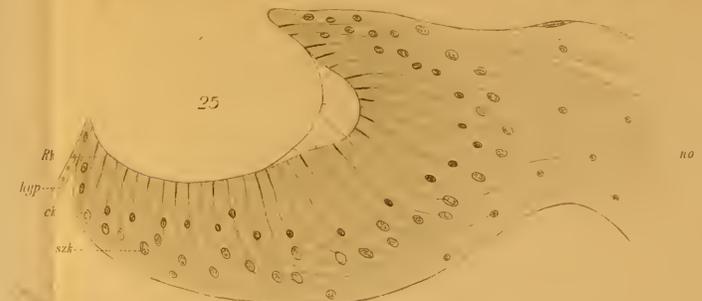
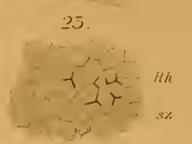
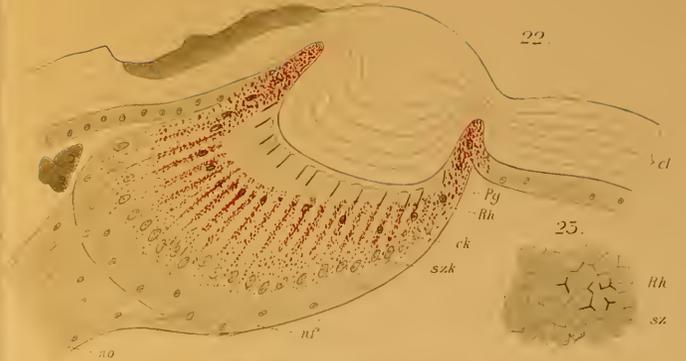


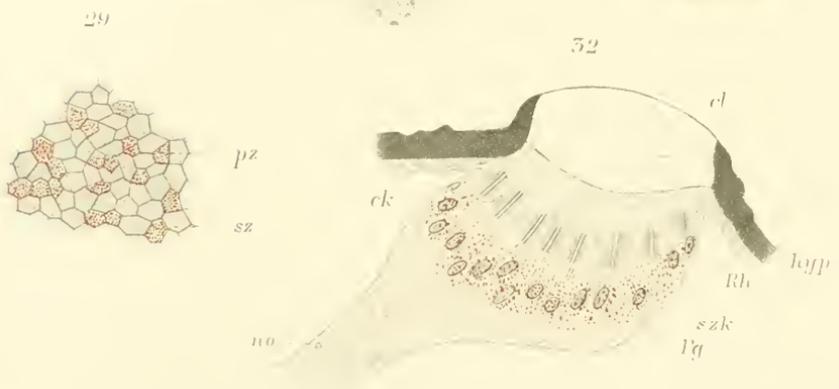
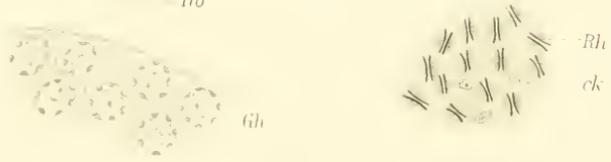
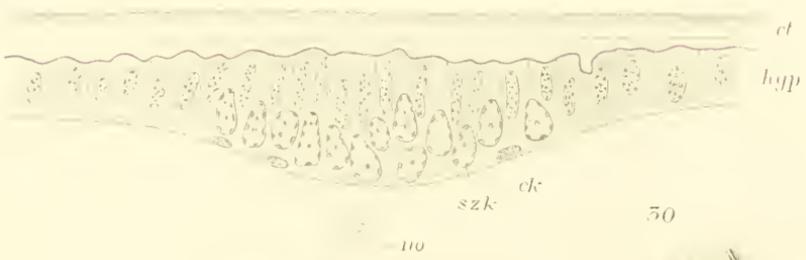
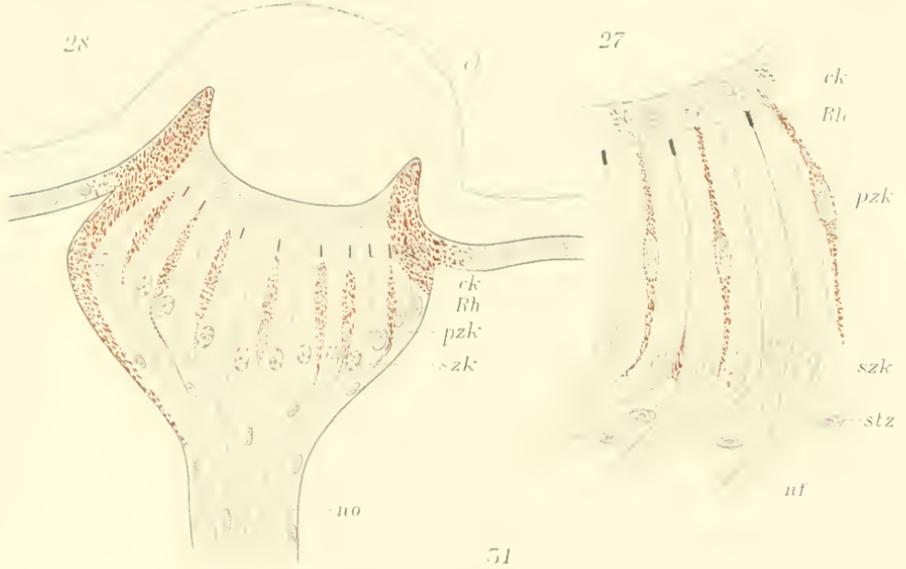












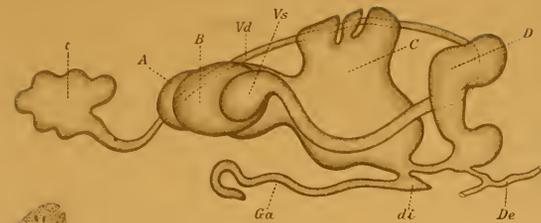


Fig. 1.



Fig. 3.

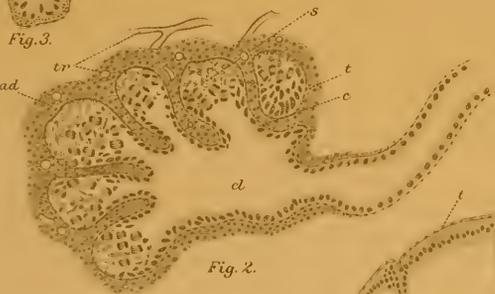


Fig. 2.

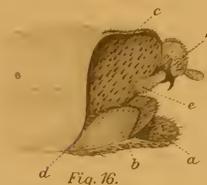


Fig. 16.



Fig. 19.

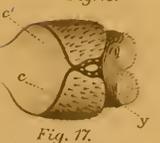


Fig. 17.

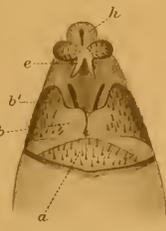


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 10.



Fig. 11.



Fig. 12.



Fig. 9.

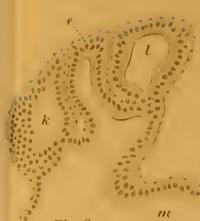


Fig. 8.



Fig. 5.



Fig. 13.



Fig. 14.

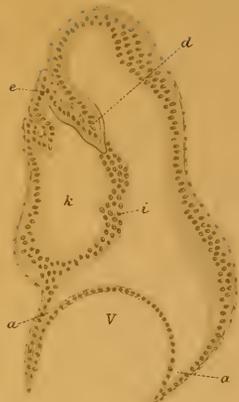


Fig. 7.

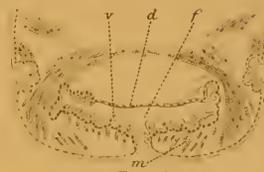


Fig. 15.

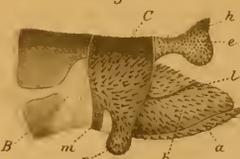


Fig. 22.



Fig. 25.

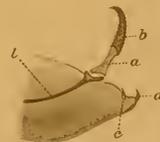


Fig. 24.

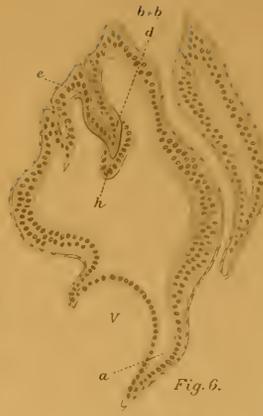


Fig. 6.

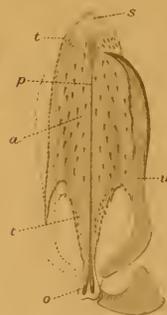


Fig. 23.



Fig. 26.



Fig. 28.

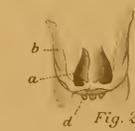
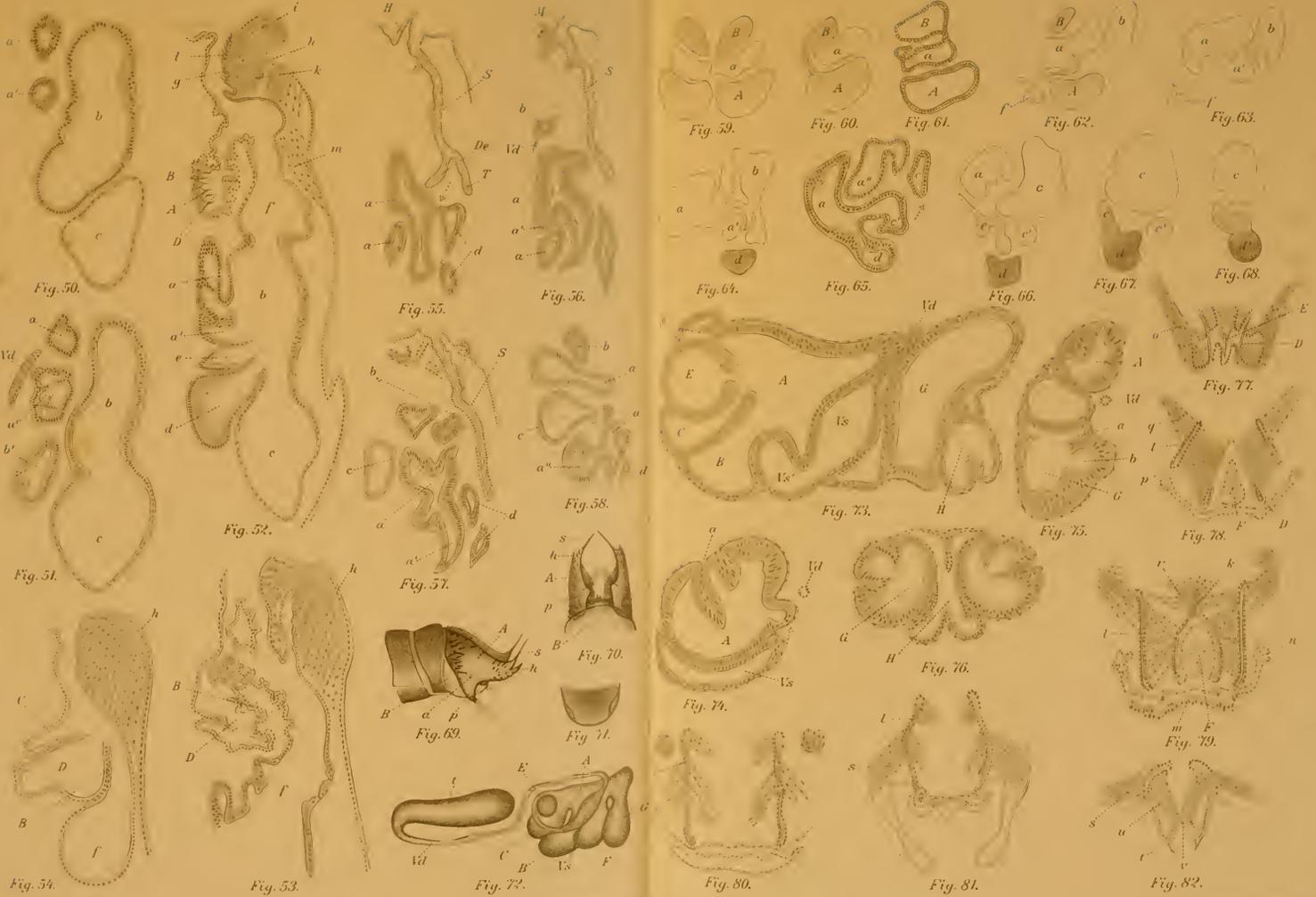


Fig. 27.



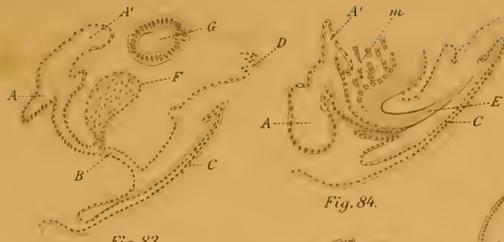


Fig. 83.

Fig. 84.

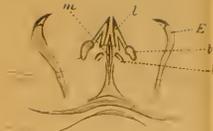


Fig. 85.



Fig. 89.



Fig. 90.



Fig. 91.



Fig. 87.

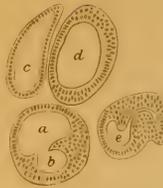


Fig. 86.

Fig. 86a.

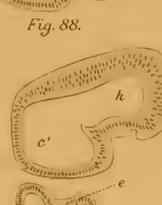


Fig. 92.



Fig. 93.



Fig. 94.



Fig. 95.



Fig. 96.

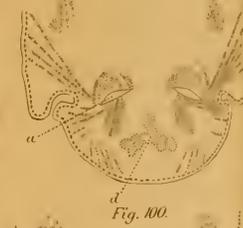


Fig. 97.



Fig. 98.



Fig. 99.



Fig. 105.



Fig. 102.

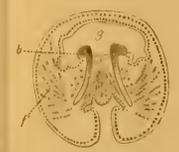


Fig. 103.



Fig. 106.

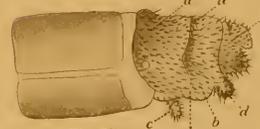


Fig. 104.



Fig. 107.

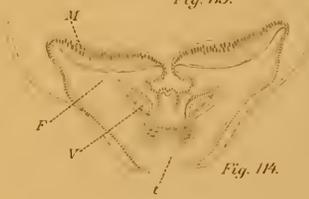


Fig. 114.

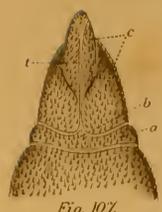


Fig. 107.

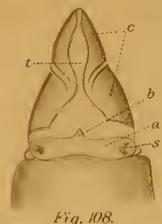


Fig. 108.

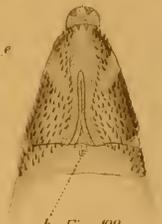


Fig. 109.



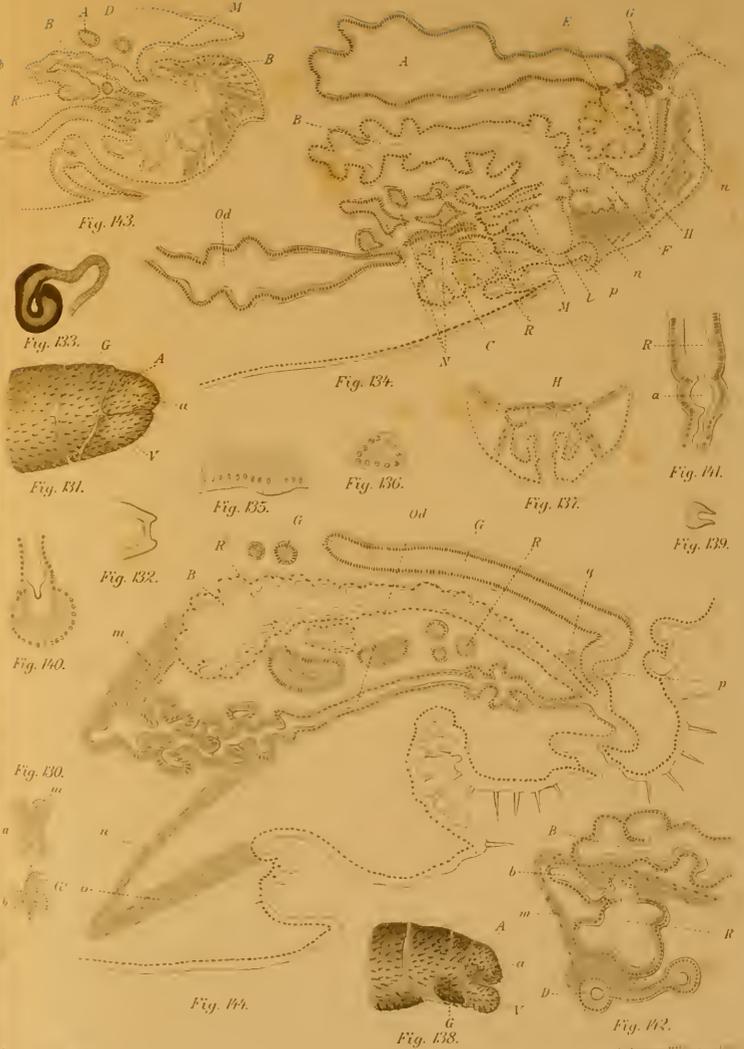
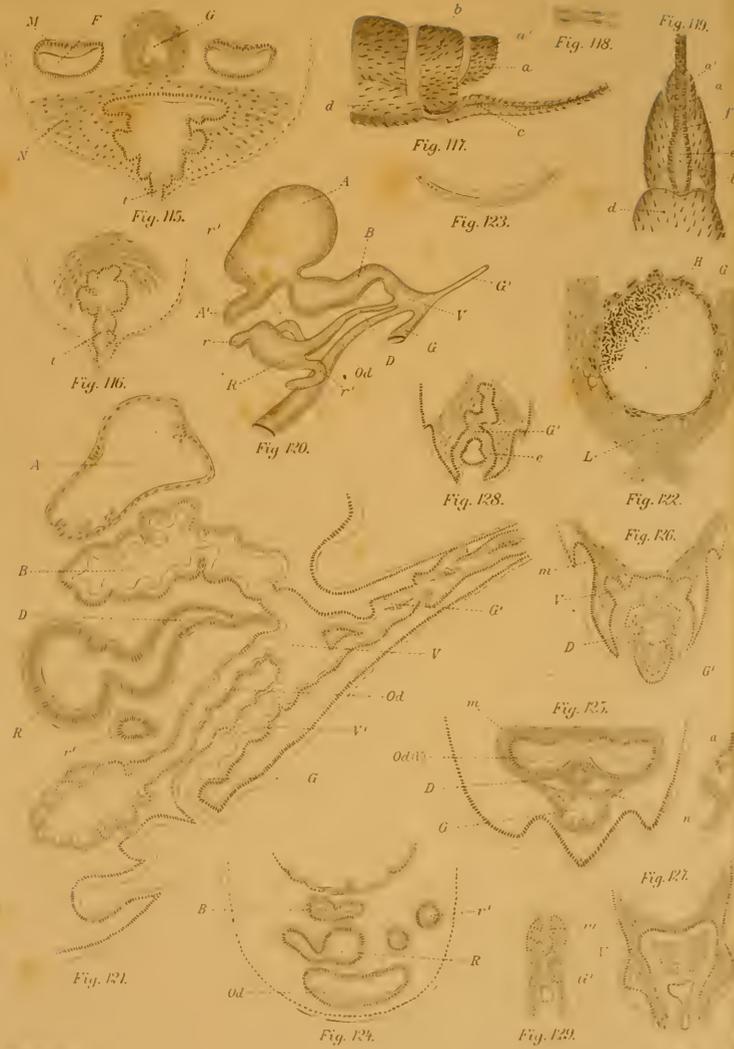
Fig. 110.

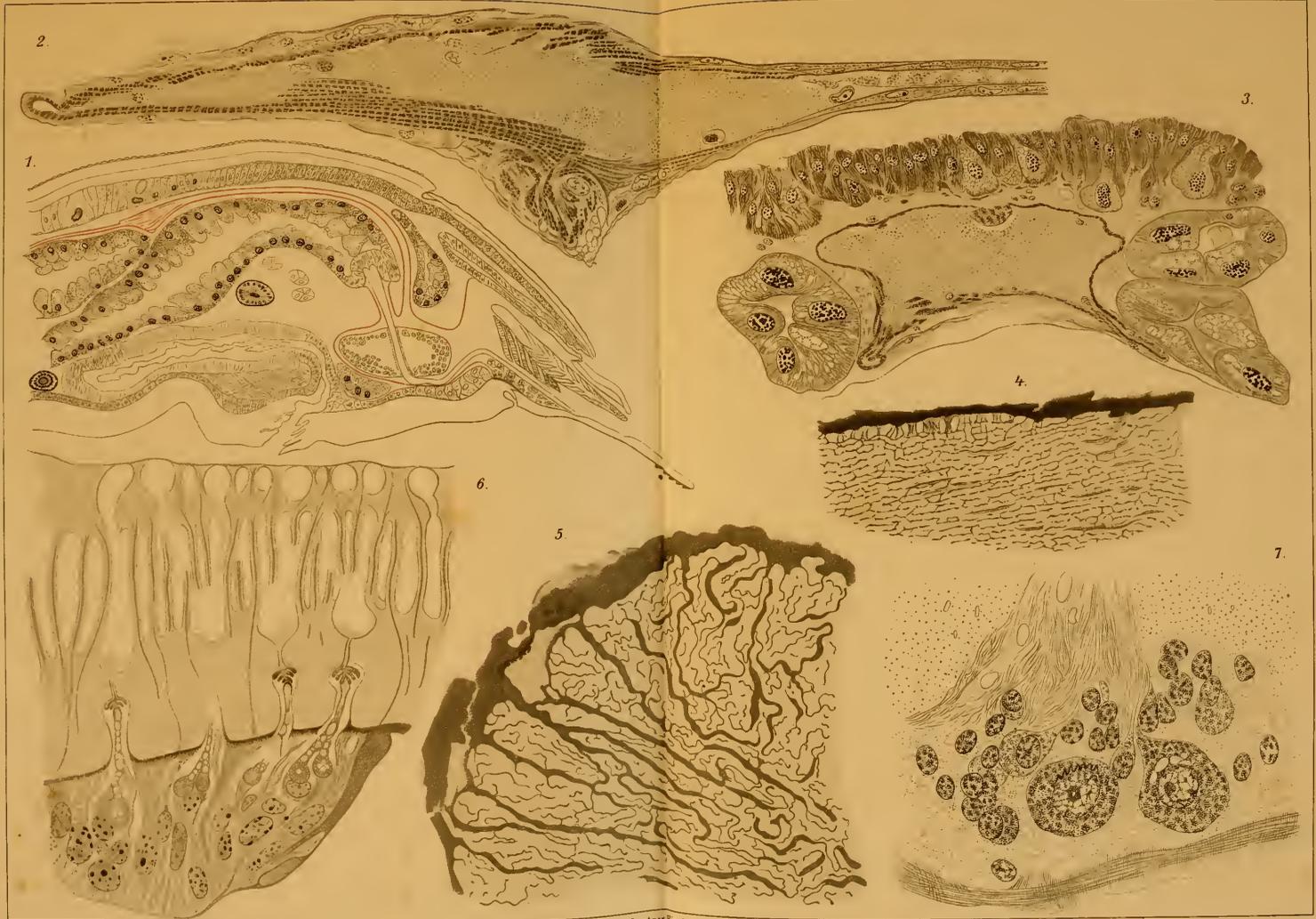


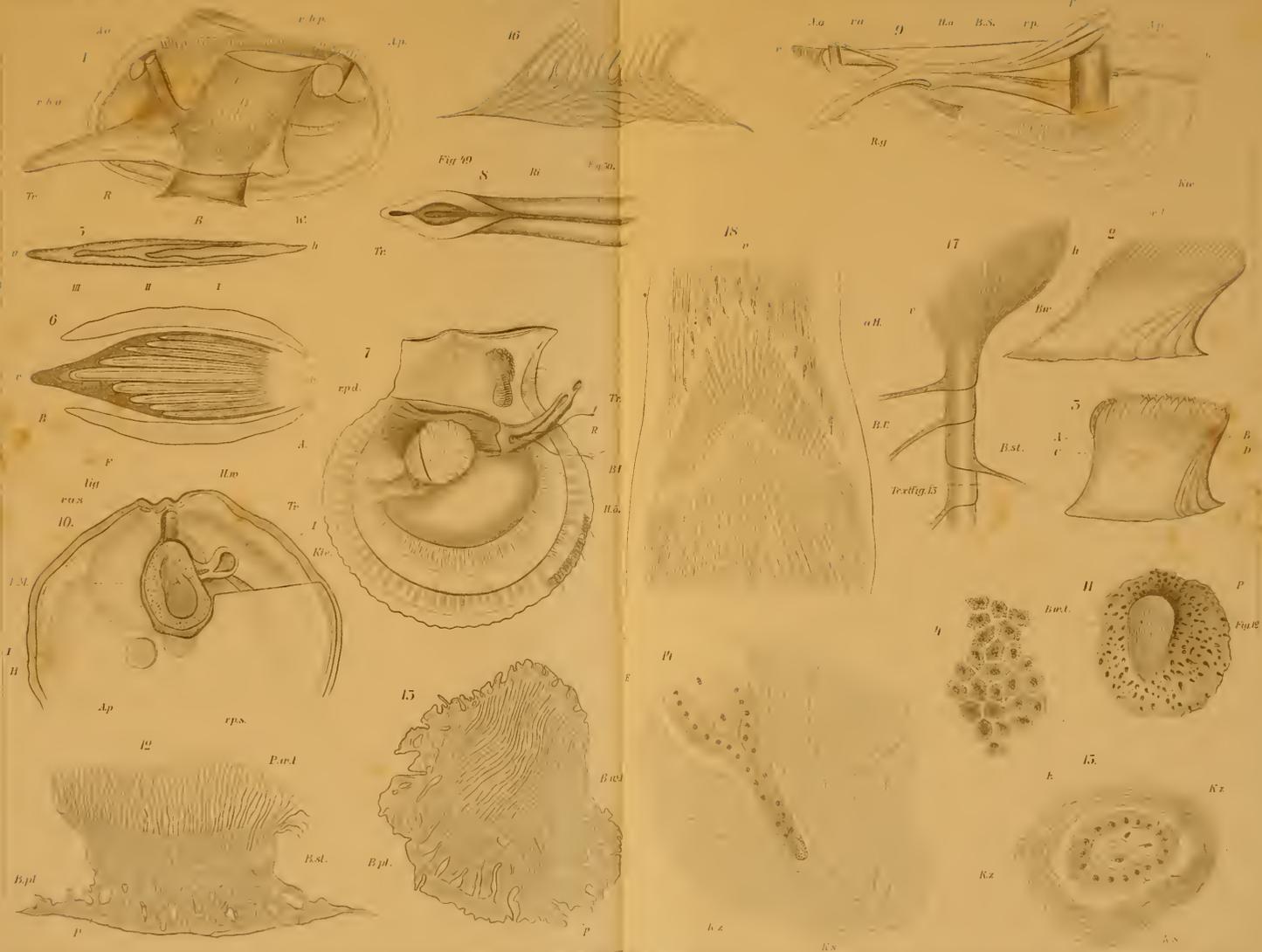
Fig. 112.

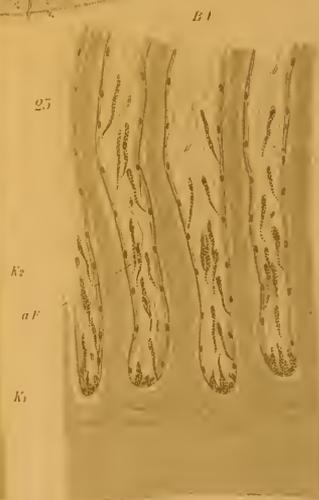
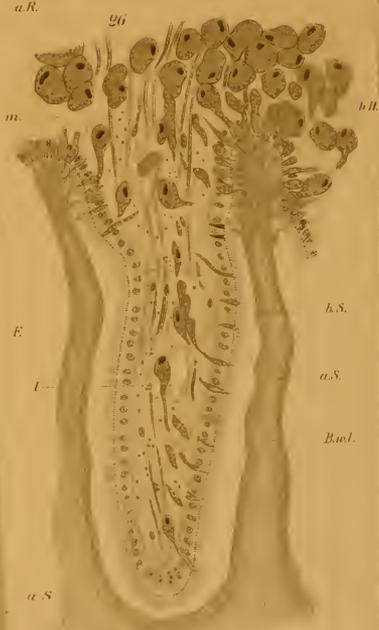


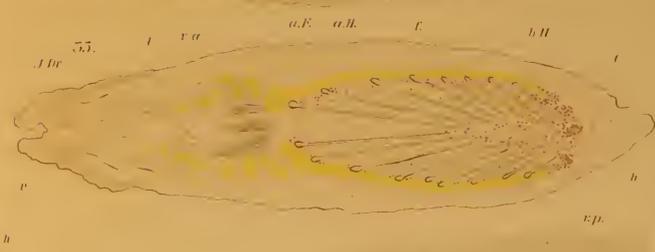
Fig. 111.





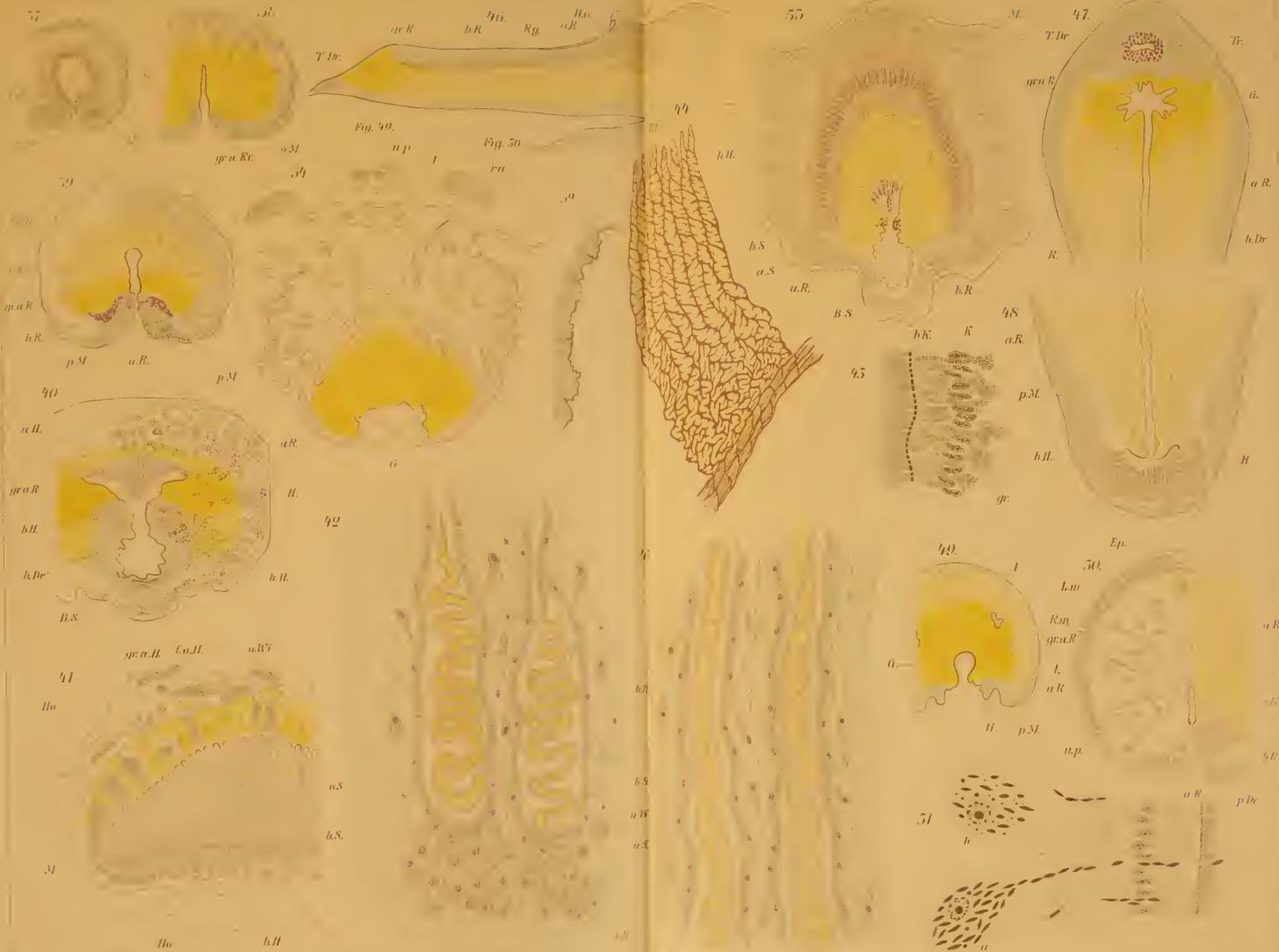






V W III II I
III II I

p.M.



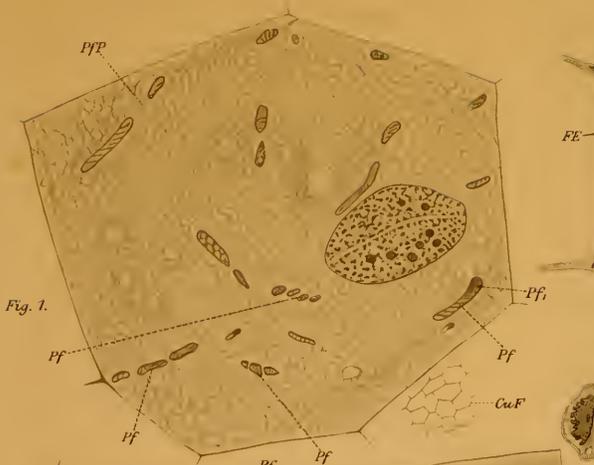


Fig. 1.

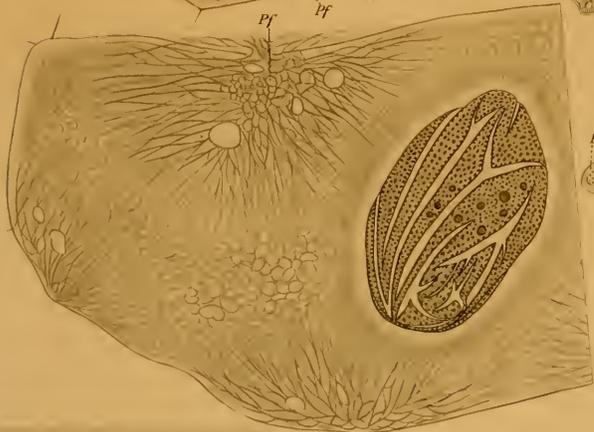


Fig. 4.



Fig. 6.

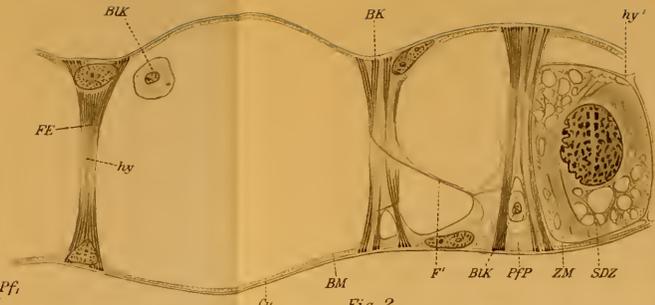


Fig. 2.

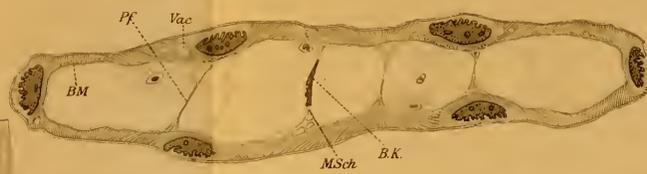


Fig. 3.



Fig. 7.

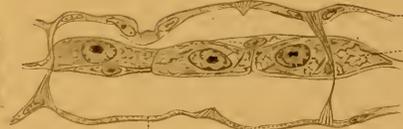


Fig. 8b.



Fig. 5.

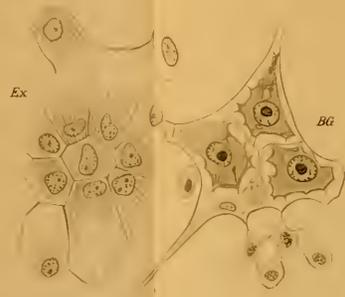


Fig. 8a.

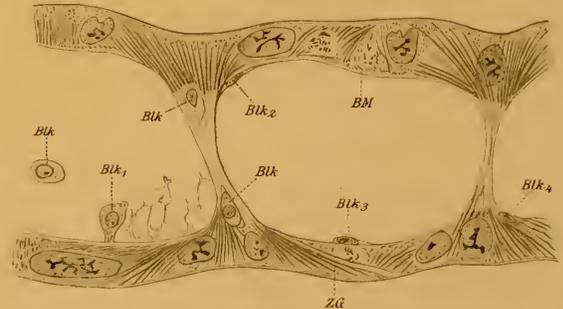


Fig. 9.

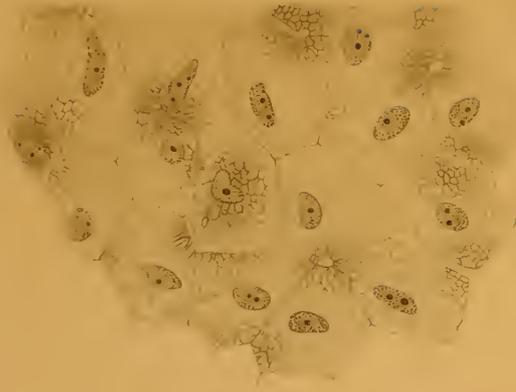


Fig. 10.

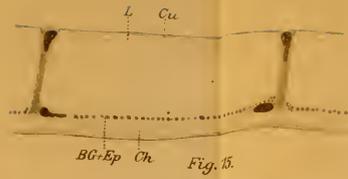


Fig. 15.

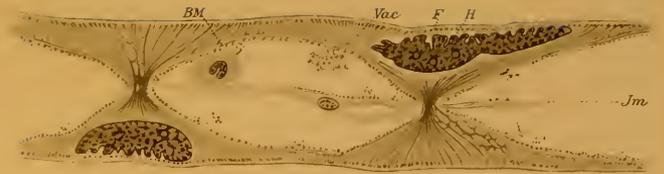


Fig. 16.

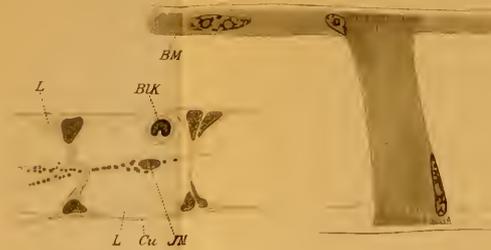


Fig. 14.



Fig. 13.

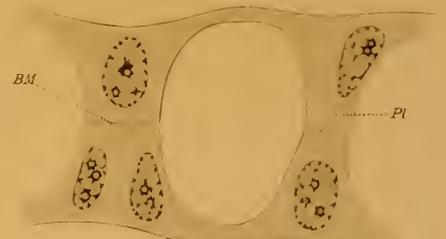


Fig. 12.

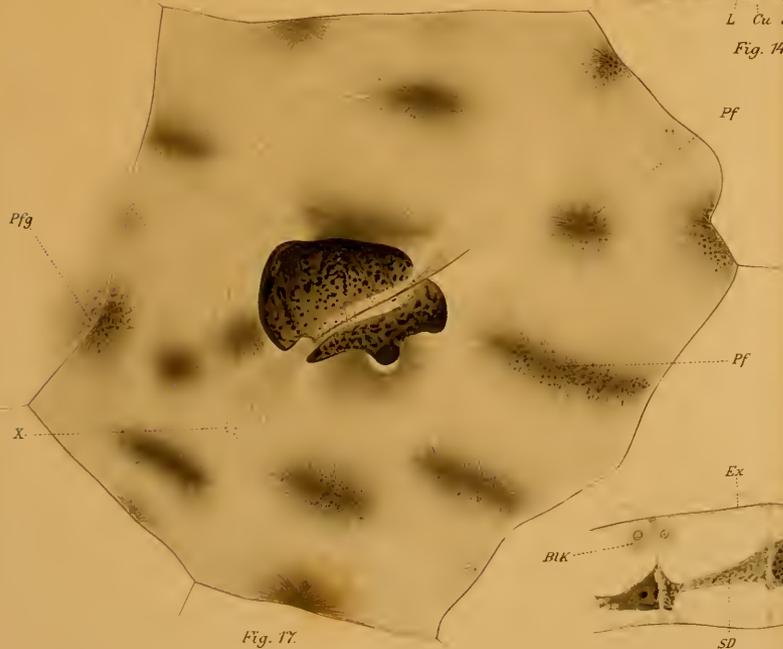


Fig. 17.



Fig. 19.

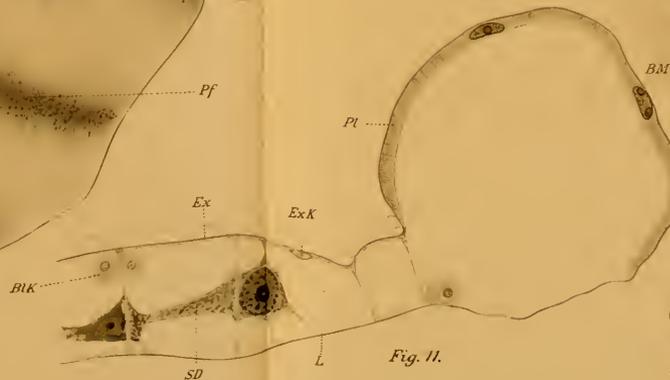


Fig. 11.

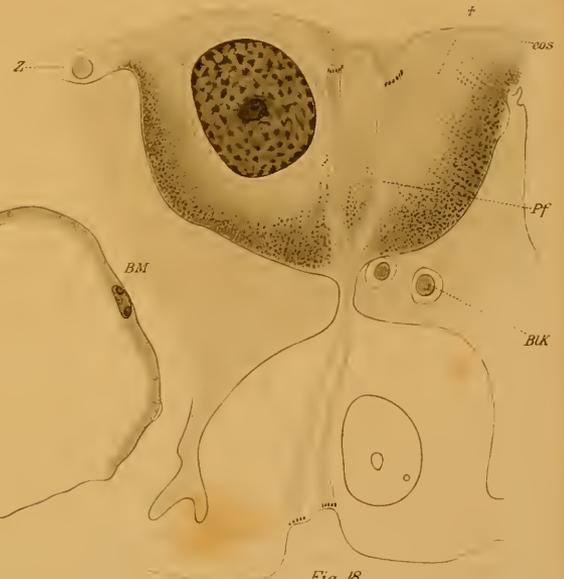


Fig. 18.

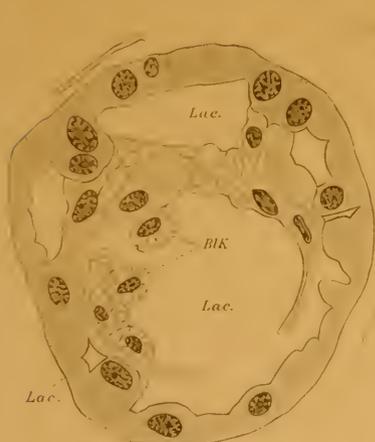


Fig. 20.



Fig. 21.



Fig. 22.

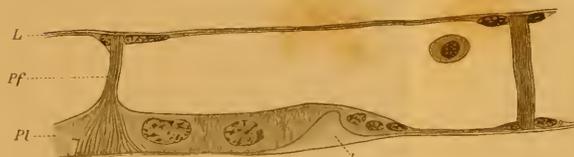


Fig. 29.



Fig. 23.



Fig. 24.

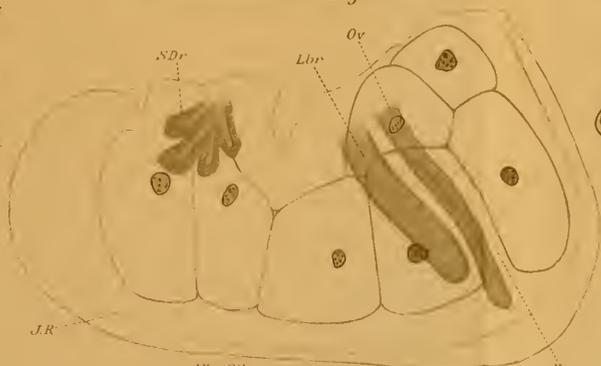


Fig. 33.

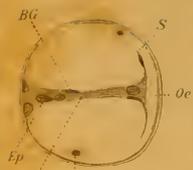


Fig. 25.



Fig. 27.

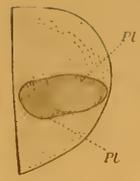


Fig. 28.

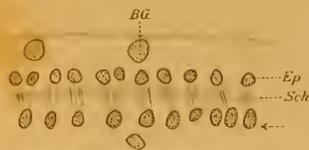


Fig. 26.

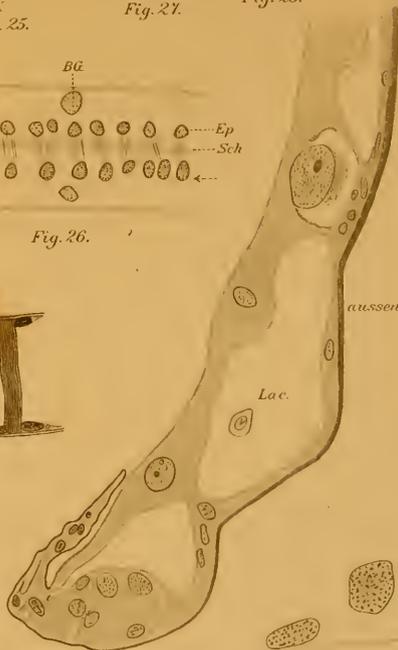


Fig. 31.

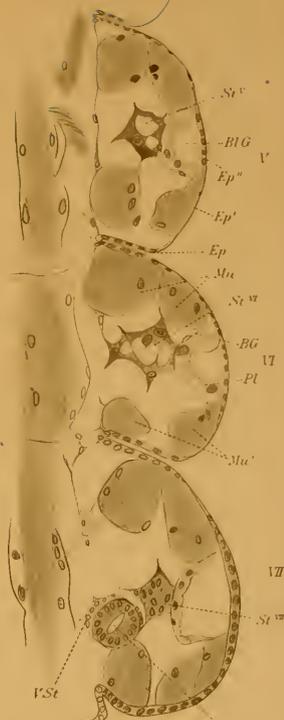


Fig. 32.

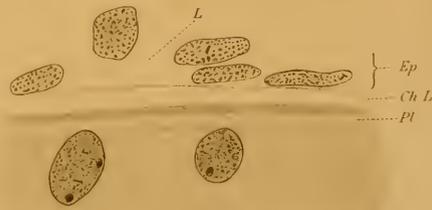


Fig. 30.

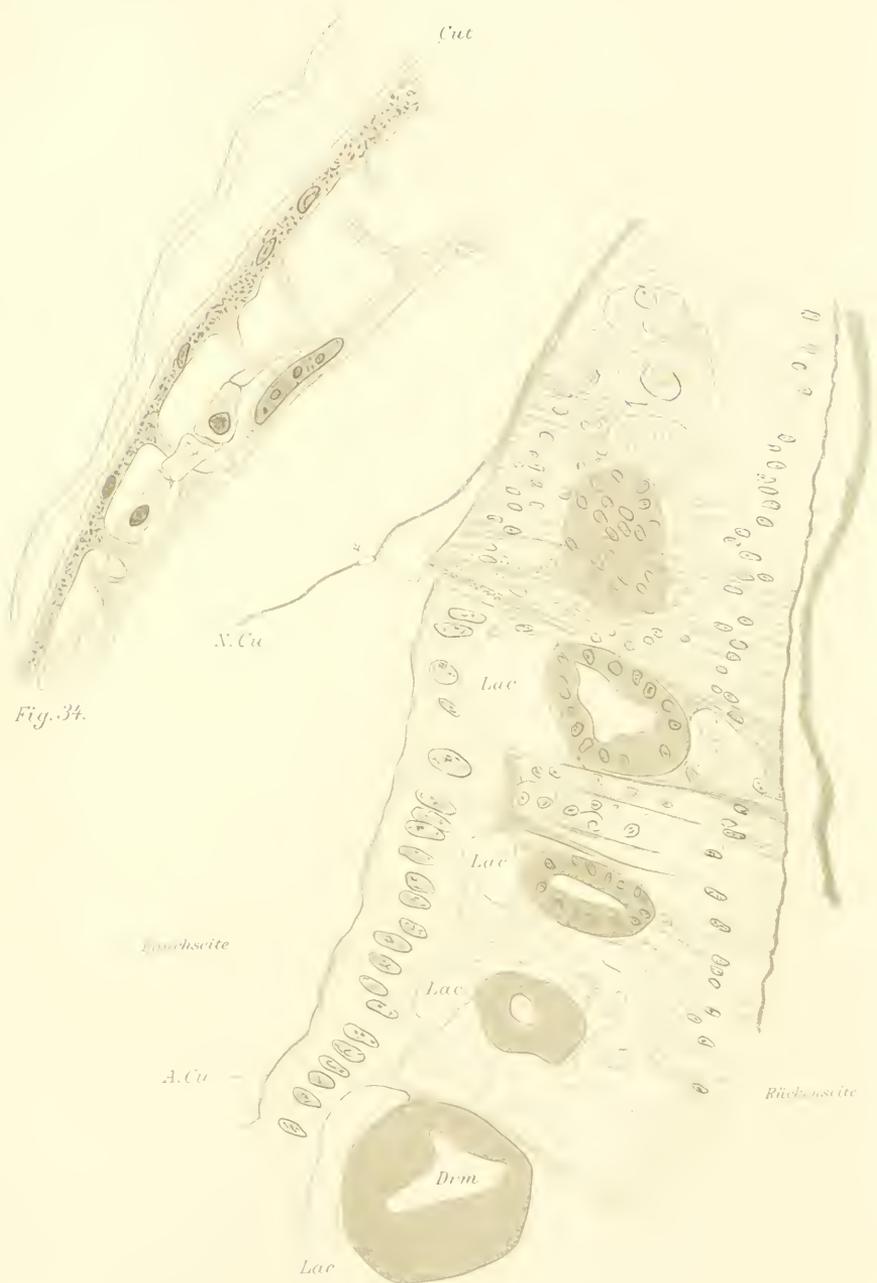


Fig. 34.

Fig. 35.

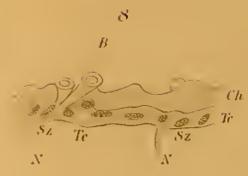
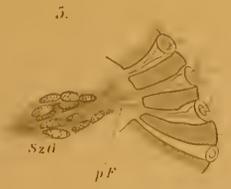
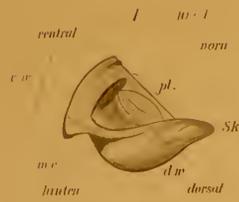




Fig. 1.

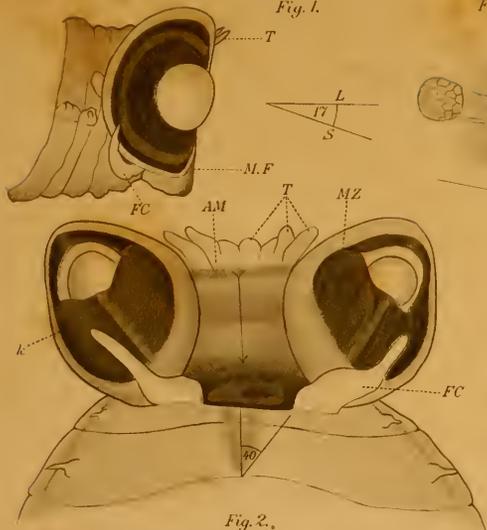


Fig. 9.

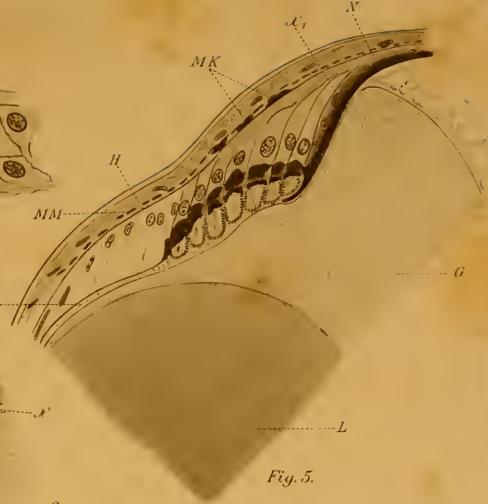
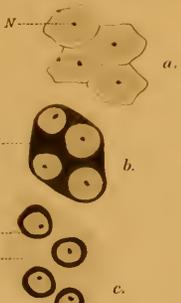
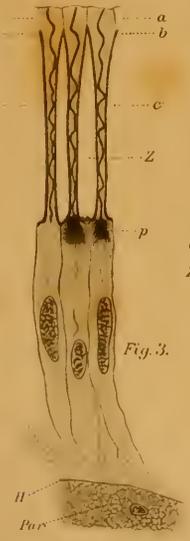
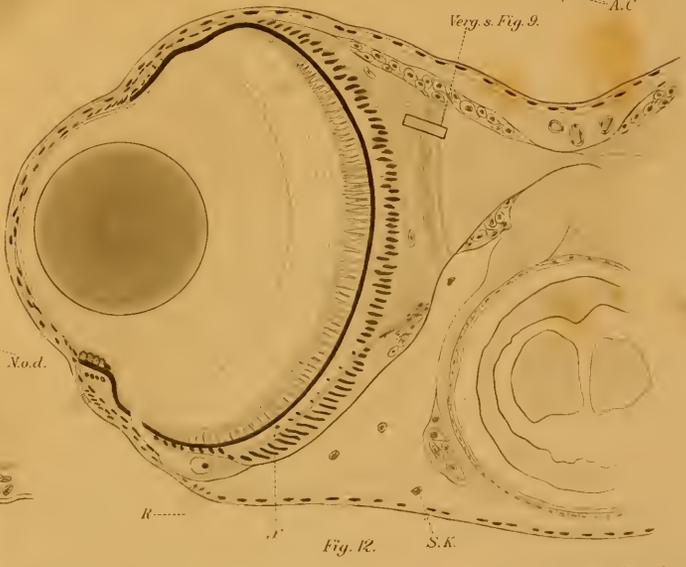
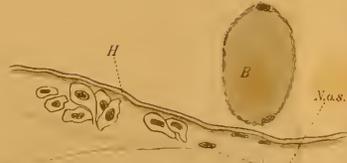


Fig. 2.



P.R.

Fig. 8.



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04634

1614

