





# ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

---

ABTHEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE  
DER THIERE.

---

HERAUSGEGEBEN

VON

**PROF. DR. J. W. SPENGLER**  
IN GIESSEN.

---

VIERTER BAND.

MIT 43 LITHOGR. TAFELN UND 33 ABBILDUNGEN IM TEXTE.

---



J E N A

VERLAG VON GUSTAV FISCHER.

1891.

Σ

1591

# Inhalt.

## Heft I

(ausgegeben am 16. December 1889).

	Seite
KORSCHOLT, EUGEN, Dr., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes. Mit Tafel I—VI . . . . .	1
WEISMANN, A., und ISCHIKAWA, C., Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben. Mit Tafel VII—XIII . . . . .	155

## Heft II

(ausgegeben am 30. September 1890).

SCHUBERG, AUGUST, Dr., Zur Kenntniss des Stentor coeruleus. Mit Tafel XIV . . . . .	197
ERLANGER, R. v., Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After. Mit Tafel XV u. XVI . . . . .	239
SPENGLER, J. W., Prof. Dr., Beitrag zur Kenntniss der Kiemen des Amphioxus. Mit Tafel XVII u. XVIII . . . . .	257
SCHOEBEL, EMIL, Dr., Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien. Mit Tafel XIX—XXI . . . . .	297

## Heft III

(ausgegeben am 11. December 1890).

v. WAGNER, FRANZ, Dr., Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von Microstoma, nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich. Mit Tafel XXII bis XXV . . . . .	349
--	-----

Inhalt.

	Seite
SALENSKY, W., Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen. Mit Tafel XXVI—XXVIII . . . . .	424
HOLT, ERNEST, W. L., Observations upon the Development of the Teleostean Brain, with especial reference to that of <i>Clupea</i> <i>harengus</i> . Mit Tafel XXIX—XXXI . . . . .	478

**Heft IV**

(ausgegeben am 6. Juni 1891).

PLATE, LUDWIG H., Dr., Studien über opisthopneumone Lungen- schnecken. Mit Tafel XXXII—XXXVII . . . . .	505
BÜRGER, OTTO, Dr., Zur Kenntniss von <i>Nectonema agile</i> Verr. Mit Tafel XXXVIII . . . . .	631
WILDER, HARRIS H., Ph. Dr., A Contribution to the Anatomy of <i>Siren lacertina</i> . Mit Tafel XXXIX—XL . . . . .	653
BÜRGER, OTTO, Dr., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hiru- dineen. Zur Embryologie von <i>Nephelis</i> . Mit Tafel XLI—XLIII	697

# Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Zellkernes.

Von

**Dr. Eugen Korschelt,**

Privatdocenten und Assistenten am zoologischen Institut in Berlin.

Hierzu Tafel I—VI.

## Einleitung.

Die Frage nach der Bedeutung des Kernes für die Zelle konnte bisher noch nicht in befriedigender Weise gelöst werden. Darüber, dass dem Kern eine bedeutungsvolle Rolle im Leben der Zelle zukommt, herrscht kaum ein Zweifel. Es spricht dafür vor allem sein beinahe constantes Auftreten in den Zellen des pflanzlichen und thierischen Körpers. Vielfach hält man ihn für den wichtigsten Bestandtheil der Zelle. Die Structurveränderungen, welche er während der Zelltheilung durchmacht, und die hierbei sich vollziehenden Umlagerungen im Zellplasma deuten auf einen leitenden Einfluss hin, welchen der Kern auf den Zellkörper ausübt. Es fragt sich nun, ob eine Beeinflussung der Zelle durch den Kern nur während des Processes der Zellvermehrung stattfindet, oder ob dem Kern auch eine Antheilnahme an den sonstigen Verrichtungen der Zelle zuzuschreiben ist. Für bestimmte Vorgänge im Zellenleben scheint das Vorhandensein des Kernes unbedingt nöthig zu sein, wie das Studium der Regenerationserscheinungen an Protozoen und Algen gelehrt hat. Sicher ist auch, dass die Kerne in den Drüsen der Wirbelthiere während der Production und Abgabe des Secrets Gestalts- und Structurveränderungen erleiden. Aus beiden Thatsachen lässt sich schliessen, dass der Kern an der Thätigkeit der Zelle theilhaftig ist. Im Folgenden soll eine Anzahl von Beobachtungen mitgetheilt werden, welche ebenfalls eine Antheilnahme des Kernes an

der Thätigkeit der Zelle erkennen lassen. Sie beziehen sich zum Theil auf Eier, zum Theil auf secernirende Zellen. Angestellt wurden sie zu dem Zweck, die Frage nach der Bedeutung des Kernes für die Zelle ihrer Lösung näher zu führen. Wenn sich auch in Gestalt-, Structur- und Lageveränderungen des Kernes seine Betheiligung an der Zellthätigkeit zu erkennen giebt, so bleibt doch die Art und Weise dunkel, in welcher der Kern auf die Zelle wirkt. Darüber lassen sich vorläufig nur Vermuthungen aufstellen. Zuerst kam es darauf an, die Veränderungen des Kernes festzustellen, welche in Beziehung zur Thätigkeit der Zelle zu erkennen sind. Darin wurde die Hauptaufgabe der vorliegenden Arbeit gesehen, und die Untersuchungen brachten nach dieser Richtung neue Ergebnisse. — Ausserdem wurden aus der Literatur solche Fälle zusammengestellt, welche für innige Beziehungen des Kernes zum Zellkörper zu sprechen schienen. In dieser Zusammenstellung sind besonders characteristische Fälle im Vergleich mit den eigenen Befunden behandelt. Sie macht keinen Anspruch darauf, in erschöpfender Weise alles zu bieten, was jemals über den Kern und seine Beziehungen zum Zellplasma mitgetheilt worden ist. Dies verhindern schon die Zerstretheit und der grosse Umfang des über verschiedene Gebiete ausgedehnten Stoffes. Auch mit der aufgelegten Beschränkung konnte nicht verhindert werden, dass das Material über das beabsichtigte Maass anwuchs. — Schliesslich muss noch hervorgehoben werden, dass die Beziehungen, wie sie sich bei der Zelltheilung zwischen Kern und Zellplasma zeigen, nur insoweit berücksichtigt wurden, als dies unbedingt nöthig war. Die Vorgänge der Karyokinese bilden ein Gebiet für sich, welches eine besondere Behandlung verlangt und diese auch in reichem Maasse gefunden hat, während die Verhältnisse des nicht in Theilung begriffenen Kerns bisher weit geringere Berücksichtigung erfuhren.

#### Untersuchungsmaterial und Methoden.

Der bei weitem überwiegende Theil der Beobachtungen wurde an Insecten gewonnen, doch lieferten neben einigen weiteren Arthropoden (Spinnen und Krebsen) auch andere Thierkreise Material. Diese letzteren Untersuchungen bezogen sich auf das Verhalten der Keimbläschen bei gewissen Schwämmen, Cölenteraten, Würmern und Echinodermen. Vieles wurde frisch und dann in 0,75%iger Kochsalzlösung untersucht. Dabei musste sorgsam darauf geachtet werden, dass die beobachteten Erscheinungen normale und nicht etwa durch das Ab-

sterben veranlasst waren. Bei einiger Erfahrung vermag man bald die letzteren Vorgänge von dem normalen Verhalten zu unterscheiden. Hauptsache ist ein möglichst rasches Operiren, um zwischen der Section und der Beobachtung der dem Thier entnommenen Organe so wenig Zeit als möglich verstreichen zu lassen. Wo es darauf ankam, die am frischen Object beobachteten Erscheinungen an Schnitten weiter zu verfolgen, verfuhr ich so, dass ich die eine Hälfte des Materials (z. B. eines Ovariums) zu sofortiger Untersuchung verwandte, die andere direct aus dem Thier in die Härtungsflüssigkeit brachte.

Ueber die Präparationsmethoden conservirt zu untersuchenden Materials lässt sich hier allgemein nicht viel sagen, weil die zu behandelnden Objecte zu mannigfaltig waren und dementsprechend eine verschiedene Behandlung verlangten. Nur einiges soll hervorgehoben werden.

Einlegen der herauspräparirten Organe in concentrirte Sublimatlösung, welches ebenfalls unmittelbar nach der Präparation zu erfolgen hat, gibt auch für die Erhaltung des Characters subtiler Vorgänge, wie z. B. das Ausstrecken von Pseudopodien durch die Keimbläschen, gute Resultate. Für diesen Zweck allerdings etwas weniger geeignet, dagegen für den Nachweis der in das Ei von aussen eingetretenen Nährsubstanzen gut zu verwenden ist die von Dr. VON MÄHRENTHAL geübte Methode einer Behandlung der frischen Objecte mit Osmiumsäure und nachfolgender Reduction mit Methylalcohol. Ich verwandte Chrom-Osmium-Essigsäure, in welche ich die Objecte, je nach der Grösse, 15—30 Minuten einlegte, um sie nach dem Abspülen mit Wasser auf ungefähr ebenso lange Zeit in den Methylalcohol zu übertragen. Die Zeichnungen Fig. 28—43 (Taf. II) u. a. sind nach solchen Präparaten angefertigt.

## Erster Abschnitt.

Untersuchungen über die Kerne von Eizellen<sup>1)</sup>.

## I.

## Gestaltveränderung der Kerne und Beziehungen zu ihrer Umgebung.

1. Beobachtungen an *Dytiscus marginalis*.

Die Ovarien von *Dytiscus marginalis* setzen sich aus einer grossen Anzahl von Eiröhren zusammen, welche gemeinsam in den Eierkelch einmünden. Letzterer dient als Theil des Leitungsapparats und setzt sich nach hinten in den Eileiter fort. — Jede Eiröhre beginnt mit dem sog. Endfaden, welcher in die Endkammer, das Keimfach der Insecteneiröhren, übergeht. Auf die kolbig aufgetriebene Endkammer folgt sodann die eigentliche Eiröhre (Fig. 1, Taf. I und Fig. 28, Taf. II).

1) Für die Kerne der Eizellen vor der Reifung wird zumeist die Bezeichnung Keimbläschen gebraucht, während man nach O. HERTWIG'S Vorgang den Kern nach vollzogener Reifung als Eikern anzusprechen pflegt. Wenn man sich mit der Function des Kernes der in der Bildung begriffenen Eizelle zu beschäftigen und ihn mit den Kernen anderer Zellen in Vergleich zu setzen hat, wird es oft lästig, den Kern des Eies nicht als Eikern ansprechen zu dürfen. Zudem scheint es nicht geeignet, die Bezeichnung „Eikern“ allein für ein bestimmtes, nur kurze Zeit währendes Stadium der Ausbildung zu reserviren und sie der übrigen Lebensdauer der Eizelle zu entziehen. Nach dem jetzigen Stand unserer Kenntnisse über das Ei erscheint es am richtigsten, den Kern der wachsenden Eizelle als Eikern anzusprechen und für den Kern nach Ausstossung der Richtungskörper lieber die VAN BENEDEN'SCHE Bezeichnung „weiblicher Vorkern“ zu verwenden. Uebrigens findet man schon hier und da das Keimbläschen als Eikern bezeichnet, also mit einem Namen belegt, der nach bisheriger Auffassung einen ganz anderen Begriff in sich schliesst. Verwechslungen sind infolgedessen nicht zu vermeiden. Ich werde die Bezeichnung Eikern als gleichbedeutend mit Keimbläschen gebrauchen. Den letzteren Namen des Eikernes fallen zu lassen, scheint nicht angezeigt, da er sich als eine sehr bezeichnende Benennung des Eikernes historische Berechtigung erworben hat.

Hier liegen die Eifollikel, je zwei durch ein Nährfach getrennt, perlschnurartig hinter einander. Wie das Eifach vom Follikelepithel ausgekleidet ist, finden sich auch im Nährfach Epithelzellen, jedoch mehr vereinzelt. Auf die Ausführung dieser und anderer Details, die hier nicht von Bedeutung sind, ist zumeist in den Zeichnungen nicht besonders Rücksicht genommen, zumal da diese Verhältnisse in einer früheren Arbeit (70) eingehender behandelt wurden.

#### A) Beziehungen der Nährzellen zum reifenden Ei.

Die Erscheinungen am Keimbläschen, welche wir zunächst in's Auge zu fassen haben, stehen im Zusammenhang mit dem Verhalten der zwischen je zwei Eiern angehäuften Zellen. Die Bedeutung derselben wird schon durch die Bezeichnung ausgedrückt, welche sie in den alten Arbeiten von STEIN (114) und LUBBOCK (84) führen. Dotter- oder Dotterbildungszellen nennen sie diese Autoren und glaubten, dass sie in irgend einer Weise zur Lieferung des Nährmaterials für das Ei beitragen. LEYDIG (79), WEISMANN (127), CLAUS (25) und andere Autoren schliessen sich dieser Meinung an. In neuerer Zeit stellt WILL (132 u. 133) eine derartige Function der Nährzellen, wie wir sie entsprechend ihrer Bedeutung nennen wollen, in Abrede. Er hält sie nur für abortive Eier. Dass sie ursprünglich von gleicher Bedeutung wie die Eizellen waren, versuchte auch ich in einer früheren Arbeit nachzuweisen (70). In dieser Beziehung stimme ich also mit WILL überein, nicht aber darin, dass ihnen keine Bedeutung für die Ernährung des Eies zukäme. Ich glaube vielmehr, dass diese „abortiven Eizellen“ ihre Function wechselten, indem sie sich allmählich zu Nährzellen der eigentlichen Eier heranbildeten. Aehnliche Vorgänge finden wir ja auch sonst im Kreis der Arthropoden. Ich erinnere an die Daphniden, bei denen die Bedeutung der dem Ei beigegebenen Zellen und Zellgruppen als Nährzellen zweifellos ist <sup>1)</sup>, und bei denen doch ursprünglich Ei- und Nährzellen völlig gleichartig und nicht von einander zu unterscheiden sind.

Bei den Hemipteren findet sich am blinden Ende der Eiröhren ein grosser, mit reichlichem Zellenmaterial erfüllter Behälter, die modificirte Endkammer, deren Zellen hauptsächlich zur Ernährung der in der Eiröhre gelegenen reifenden Eier dienen. Von letzteren ziehen durch das Follikelepithel hindurch protoplasmatische Stränge nach der Endkammer, um in deren Mitte zu endigen. Offenbar kommt diesen

1) Man vergl. die Arbeiten von WEISMANN u. a.

Strängen keine andere Aufgabe zu, als den Eiern aus der zum Nährfach umgewandelten Endkammer Nährsubstanz zuzuführen. — Während die zelligen Elemente der Endkammer sonst den Character von Keimzellen zeigen oder doch Uebergänge aus den indifferenten Keimzellen zu den verschiedenen Zellelementen der Eiröhre darstellen, zeigen sie sich in dem Fall, wo die Endkammer zum Nährfach umgewandelt ist, in eigenthümlicher Weise modificirt. Sie sind bedeutend gewachsen und haben schon dadurch den Character von Keimzellen verloren. Ihr Kern ist sehr voluminös und mit Chromatinkörnern reichlich erfüllt. Gegen die Mitte der Endkammer hin erfahren die Zellen eine Auflösung, und es bildet sich hier eine Anhäufung plasmatischer Substanz, in welche jene von den Eiern herkommenden Stränge einmünden <sup>1)</sup>).

In dem soeben betrachteten Fall ist also nur eine Nährkammer vorhanden, welche für alle Eier genügen muss. Bei den Insecten mit mehrfachen Nährkammern findet man oft, dass die Eier einen ziemlich langen protoplasmatischen Fortsatz in das vor ihnen gelegene Nährfach, zwischen die Nährzellen hinein, entsenden. LEYDIG (79) beobachtete ein solches Verhalten bei *Bombus terrestris*, ich sah es ebenfalls bei einer Hummel sowie bei *Dytiscus*. Die betr. Fortsätze der Eier sind naturgemäss nicht so lang wie diejenigen bei den Hemipteren, die ja von weit unten bis hinauf in die terminale Nährkammer reichen müssen, dienen aber offenbar demselben Zweck.

Bei einer so starken Ausbildung der Nährkammern, wie sie bei vielen Dipteren, Lepidopteren, Coleopteren und Hymenopteren stattfindet, die umfangreichen Zellen allein für abortive Eier ohne bestimmte Bedeutung zu erklären, fällt mir schwer. Bei *Procrustes coriaceus* beispielsweise enthält jedes Nährfach an 50 Nährzellen, von denen immer die untersten, d. h. die dem zu ernährenden Ei am nächsten liegenden, die umfangreichsten sind. Dieses letztere Verhalten kehrt bei anderen Carabiden sowie bei Dytisciden wieder und findet sich bei verschiedenen anderen Insecten. — Nicht weniger Zellen als die Nährfächer jenes obengenannten Käfers enthalten wohl diejenigen mancher Hymenopteren, die zu einer gewissen Zeit der Ausbildung des zugehörigen Eies umfangreicher sind als dieses selbst. Ausserdem besitzen die Nährzellen der Hymenopteren ebensowohl wie

1) Eine eingehende Darstellung dieser interessanten Rückbildungsprozesse von Zellen zum Zweck der Bildung einer Nährmasse findet sich in Abhandlung 70.

die der Lepidopteren verzweigte Kerne, und wir werden im Laufe dieser Betrachtungen erfahren, dass es besonders secernirende Zellen sind, denen solche zukommen.

Zu den angeführten Gründen liefern die sogleich zu besprechenden Erscheinungen einen zweifellosen Beweis, dass die Nährzellen wirklich an der Ausbildung des Eies betheiligt sind.

Bringt man die Eiröhren einer Carabide oder Dytiscide sofort nach der Abtödtung des Thieres unter das Microscop, so fällt Einem in den meisten Fällen sofort eine ganz eigenthümliche Erscheinung in dem Dotter der jüngeren Eianlagen auf. Es ist dies nichts anderes als die schon von LEYDIG beobachtete Ansammlung von Körnchen, die in ihrer Gestaltung die mannigfachsten Modificationen zeigt. Zumeist zieht sie sich als eine breite Strasse von dem oberhalb des Eies gelegenen Nährfach nach dem Keimbläschen hin (Fig. 5, 6 u. 7, Taf. I) und umgiebt dies in einer mehr oder weniger breiten, je nach der Gestalt des Keimbläschens elliptisch oder kreisförmig umschriebenen Zone, etwa so, wie dies die beiden unteren Eifächer der Fig. 1 zeigen, nur dass bei ihnen zugleich eine ähnliche Strasse von Körnchen vom unteren Nährfach her nach dem Keimbläschen zieht. Dieses Verhalten fand ich als das bei weitem seltenere; meistens erscheint nur am Grunde des oberen Nährfachs eine solche dunkle Körnchenanlagerung, und über dem unteren tritt höchstens ein leichter Schatten auf, welcher auf das Vorhandensein weniger Körnchen hinweist.

Die Anhäufung der hellen, ziemlich stark lichtbrechenden Körnchen im Körper der Eizelle ist zurückzuführen auf eine Ausscheidung von Substanz durch die Nährzellen. Dafür spricht einmal, dass die Körnchen meistentheils dem Nährfach dicht angelagert sind (Fig. 1, 3, 5, 6) und von da nach dem Keimbläschen hinziehen. Sodann erstreckt sich aber zuweilen die Strasse der Körnchen bis in das Nährfach und zwischen die Nährzellen hinein (Fig. 7, 8). Es hängt das zusammen mit der Bildung jenes schon erwähnten Fortsatzes des Eikörpers, welcher zuweilen tief in das Nährfach hineindringt und einen langen Stiel am Ei darstellt. Eine derartige Gestaltung des Eies scheint aber nur in solchen Zeitpunkten einzutreten, wenn die Ernährung des Eies durch die Nährzellen eine ganz besonders energische ist, denn bei denselben Insecten, an deren Eiröhren ich einen solchen Eistiel beobachtete (*Dytiscus marg.*, *Carabus nemoralis*, *Bombus sp.*) fand ich ihn zu anderen Zeiten nicht.

Vor allem maassgebend für die Auffassung der Nährzellen als solche ist das Auftreten ganz ähnlicher Körnchen in ihrem Plasma,

wie diejenigen, welche die Anlagerung im Eikörper bilden. Sehr oft fand ich in den Nährzellen stark lichtbrechende Kügelchen in grösserer oder geringerer Menge enthalten (Fig. 4, 8, 14, 18, Taf. I; Fig. 56, 65, 66, Taf. III). Ob diese Kügelchen thatsächlich dieselben sind wie die im Ei liegenden, ist freilich schwer zu sagen, doch spricht ihr ganzes Aussehen dafür. Auch scheinen solche Bilder wie Fig. 8 und 14 auf einen directen Uebertritt der Kügelchen in das Ei hinzudeuten.

In den jüngsten Eianlagen sind die Kügelchen durchschnittlich grösser (Fig. 14, Taf. I), und dies gilt dann sowohl für die in den Nährzellen, wie die im Ei liegenden Partikel. — Ob die Kügelchen nur im Protoplasma der Nährzellen oder auch in deren Kernen liegen, wie es oft schien, vermochte ich weder am frischen Object, noch an Schnitten mit Sicherheit zu entscheiden.

Bei der Behandlung mit Osmiumsäure werden die in den Nährzellen wie die im Ei liegenden Kügelchen in gleicher Weise schwarz gefärbt (Fig. 28, Taf. II). Auch gegen Färbung mit Lyoner Blau schienen die im Ei- und Nährfach vertheilten Partikel gleichartig zu reagiren, doch muss diese Reaction einer späteren Besprechung vorbehalten bleiben, da die hier in Rede stehenden kleinsten Kügelchen sich gegen dieselbe nicht als empfindlich erwiesen. Immerhin ist schon jetzt mit ziemlicher Sicherheit anzunehmen, dass die vom Nährfach producirte Substanz an das Eifach abgegeben wird, sei es in Form jener Kügelchen, sei es dass sie erst gelöst und dann in ähnlicher Weise wieder constituirt wird.

## B) Verhalten des Kernes gegen den Eikörper.

- a) Vertheilung des von den Nährzellen an das Ei gelieferten Materials.  
Beziehungen desselben zum Keimbläschen.

Wie schon die Umlagerung des Keimbläschens mit Körnchen zeigt, treten dieselben in eine gewisse Beziehung zu demselben. In den allermeisten Fällen wandern sie direct gegen den Kern hin. Er scheint also eine gewisse Anziehung auf sie auszuüben. Diesen Eindruck erhält man durchaus von solchen Bildern, wie denen der unteren Eifächer der in Fig. 1 abgebildeten Eiröhre. In dem betreffenden Fall liefert auch die unterhalb des Eifaches gelegene Nährkammer Substanz an dieses ab, ein Fall, welcher seltener vorkommt. In Fig. 3 ist ein ähnlicher dargestellt. In letzterem scheint sogar augenblicklich die Abscheidung vom unteren Nährfach aus eine stärkere zu sein als die vom oberen. Ueberhaupt lassen sich gewisse Perioden in der secernirenden

Thätigkeit der Nährfächer unterscheiden. Wahrscheinlich vermag das Ei die aufgenommene Substanz oft nicht so rasch zu verarbeiten, wie es nöthig wäre, um wieder neues Material aufnehmen zu können. Dann stockt der Zufluss vom Nährfach her. Das zuletzt gelieferte Material zieht sich allmählich in die Nähe des Keimbläschens. Zwischen Keimbläschen und Nährfach entsteht infolge dessen zunächst ein von Körnchen freier Raum. Auf diese Weise sind z. B. die Figuren 2, 10, 11, 12 (Taf. I), sowie Fig. 45, 46 und 47 (Taf. II) zu erklären. Bei ihnen findet sich nur das Keimbläschen von Körnchen umlagert, dagegen fehlt die Verbindung mit dem Nährfach.

Von den Ernährungsverhältnissen des Eies hängt wohl auch die verschiedenartige Umlagerung des Keimbläschens mit Körnchen ab. Ehe wir auf dieselbe eingehen, haben wir aber der Gestaltung des Keimbläschens selbst unsere Aufmerksamkeit zu widmen, da dieselbe vielfach zu der Form der Körnchenzone in gewissen Beziehungen steht.

b) Die Form des Keimbläschens und seine Gestaltveränderungen  
in Beziehung zu den Vorgängen im Eikörper.

In den jüngeren, in der Nähe der Endkammer gelegenen Eifächern ist das Keimbläschen gewöhnlich kugelförmig, wenn es nicht gerade die specifischen, bald zu besprechenden Gestaltveränderungen aufweist (Fig. 3, 8, Taf. I; Fig. 28, Taf. II), weiter nach unten hin nimmt es allmählich eine ellipsoidische Form an (Fig. 1, 3, 4, Taf. I). Auffallend ist dabei die ganz ausserordentlich bedeutende Grösse, welche es im Verhältniss zum Eikörper erreichen kann. Die Figuren 11, 12, 23 (Taf. I), besonders aber Fig. 18 stellen solche umfangreiche Keimbläschen dar. Wir werden später sehen, dass auch dieser auffallende grosse Umfang der Keimbläschen zu den Ernährungsverhältnissen des Eies in Beziehung steht.

Unter den Gestaltveränderungen, welche das Keimbläschen von *Dytiscus* erleidet, ist zunächst als die auffälligste das Ausstrecken pseudopodienartiger Fortsätze zu erwähnen.

Am frischen Object konnte ich beobachten, dass die jüngeren Keimbläschen sämtlicher Eiröhren des Ovariums in der Weise, wie es die Figuren 20, 21, 22 und 24 (Taf. I) darstellen, Fortsätze bildeten. Die Fortsätze werden auf der Seite des Keimbläschens ausgesendet, welche gegen die Körnchenanlagerung zu gerichtet ist. Sie sind sehr verschiedenartig gestaltet, oft ziemlich lang und dünn

(Fig. 20), in anderen Fällen kurz und gedrunken (Fig. 21 u. 22) oder nur als kleine höckerige Ausbuchtungen des Keimbläschens erscheinend (Fig. 5 u. 25).

Beim ersten Anblick der geschilderten Erscheinung war ich sehr geneigt, dieselbe für eine künstlich hervorgebrachte zu halten, überzeugte mich aber bald, dass ich es mit Vorgängen zu thun hatte, die zwar nicht regelmässig, aber auch nicht ganz selten an den Eiröhren von *Dytiscus* zu beobachten sind. Sie bieten sich dem Beschauer sofort nach Herausnehmen der Eiröhre aus dem noch lebenden Thier dar. An eine Schrumpfung der Keimbläschen ist aus diesem Grunde nicht zu denken; auch zeigen die künstlich, etwa durch Eindringen von Reagentien (oder Wasser) verursachten Veränderungen ein ganz anderes Aussehen. — Zuweilen konnte ich an solchen Keimbläschen, deren Fortsätze nicht sehr lang waren, beobachten, wie dieselben allmählich verschwanden, und das Keimbläschen eine kugelige Gestalt annahm. Eine solche Veränderung desselben würde nicht erfolgt sein, wenn die Fortsätze selbst eine Folge unnatürlicher Veränderung des Keimbläschens gewesen wären. Vielmehr ist anzunehmen, dass die ausgebuchtete Gestalt dem natürlichen Verhalten entsprach und die Abrundung erst infolge des Absterbens eintrat. Ueber Erscheinungen, welche diese Auffassung bestätigen, werde ich weiter unten von anderen Objecten berichten.

Demselben Ovarium, von dessen Keimbläschen die Abbildungen Fig. 20, 21, 22 und 24 (Taf. I) angefertigt wurden, entstammen auch die in den Fig. 29—39 und 42 (Taf. II) abgebildeten. Einige der betreffenden Eiröhren wurden vor dem Conserviren untersucht und zeigten die nämlichen Verhältnisse, wie sie oben beschrieben wurden. Es ist ein interessantes Verhalten von *Dytiscus* und wohl auch von anderen Insecten, dass im ganzen Ovarium, ja in beiden Ovarien eines Thieres die reifenden Eier von ungefähr gleichem Alter auch in gleichem Zustand sich befinden<sup>1)</sup>. Sah ich in einer Eiröhre Keimbläschen mit

1) Einen Fall, in welchem sich dies nicht so verhielt, möchte ich hier kurz characterisiren, weil er einen Beitrag zur Pathologie der Insecten liefert und insofern nicht ohne Interesse ist. Er betrifft eine Erkrankung des Ovariums. Während sich das eine Ovarium eines geschlechtsreifen *Dytiscus marginalis* in durchaus normalem Zustande befand und den Umfang eines mit halbreifen Eiern versehenen Eierstocks besass, zeigte das andere eine unverhältnissmässige Grösse, so dass es sich durch sein unförmliches Aussehen sofort als krankhaft verändert zu erkennen gab. Es lief nicht wie normale Ovarien nach vorn spitz

Pseudopodien, so war ich ziemlich sicher, dieselben auch in allen anderen Eiröhren zu finden. Zeigte die Anlagerung der Körnchen um das Keimbläschen in einer Eiröhre eine gewisse charakteristische Gestaltung, so war dies auch in allen anderen der Fall. Traten in den jüngeren Ei- und Nährfächern besonders starke Körnchenausscheidungen auf, so wiederholte sich dies durch das ganze Ovarium. Aehnliches gilt für die eigenthümlichen bisquitförmigen und anderen Gestaltungen der Keimbläschen, die wir weiter unten noch zu besprechen haben werden.

Ich kehre jetzt zur Betrachtung der Stadien zurück, in welchen die Keimbläschen Fortsätze bilden (Fig. 5, 21—25, Taf. I). Es ist ganz auffällig, dass oft die Peripherie des Keimbläschens nur so weit mit Fortsätzen versehen ist, wie sich die Anlagerung der Körnchen am Keimbläschen erstreckt (Fig. 21 u. 22). Die Figuren 32 und 34 (Taf. II) lassen dies an Objecten erkennen, welche mit Chrom-Osmium-Essigsäure und Methylalcohol behandelt wurden. Sehr auffällig ist die Erscheinung in den Figuren 5 und 25 (Taf. I), auf denen das Ausstrecken der Fortsätze nicht, wie gewöhnlich, nach oben oder nach unten, sondern seitlich erfolgt. In diesen Fällen findet sich auch die Körnchenanlagerung ausnahmsweise seitlich am Keimbläschen, so dass die Fortsätze wiederum gegen sie hin gerichtet sind. Nicht minder bemerkenswerth ist das Verhalten der beiden in Fig. 20 abgebildeten Keimbläschen. Dieselben gehören zwei Eiern an, welche in der Eiröhre auf einander folgen. Während aber für das erstere die darüber gelegene Nährkammer die Ausscheidung von Körnchen übernommen hat, thut dies für das zweite Ei die unterhalb desselben liegende Nähr-

---

zu, sondern erschien dort dick aufgetrieben. Die Farbe war bräunlich bis gelb. — Beim Eröffnen erwies sich das Ovarium gefüllt mit (ihrer Grösse nach) reifen und halbreifen Eiern, die zum andern Theil schon ein Chorion besaßen, zum Theil desselben entbehrten. Der Inhalt dieser Eier bestand aus unregelmässig gestalteten, braun oder gelb gefärbten Klumpen; er war gänzlich degenerirt. Aehnlich verhielt sich der Inhalt der übrigen Eiröhre, auch der des Keimfachs. Junge Eiröhren ohne grössere Eianlagen waren nur wenige vorhanden. Auch in ihnen zeigten sich die zelligen Elemente schon theilweise zerfallen, und zwar galt das von ihrem unteren Abschnitt, während nach oben hin die Eianlagen, Nähr- und Epithelzellen noch ihr gewöhnliches Verhalten aufwiesen. Dieses Verhalten war für mich von Interesse, weil ich früher Fälle von Ovarialerkrankungen beobachtet hatte (72), die aber ganz anders geartet waren. Dort trat eine Wucherung des Follikelepithels auf, die hier fehlte.

kammer. Die Nährkammer zwischen beiden Eiern nimmt gar keinen (wenigstens nicht sichtbaren) Antheil an der Ernährung der betreffenden Eier. Dementsprechend findet sich denn auch die Körnchenanlagerung das eine Mal über, das andre Mal unter dem Keimbläschen, und die Pseudopodien sind in dem einen Fall nach oben, im anderen nach unten ausgestreckt (Fig. 20), ein weiterer Beleg dafür, dass sie nicht in einer bestimmten Richtung, sondern nach der Gegend ausgesendet werden, wo sich jene Anhäufung von Körnchen befindet. Dies bestätigen auch die nach Schnitten angefertigten Figuren 30, 34, 36 und 43 (Taf. II). Bei diesen ist zu bemerken, dass hier nicht die Körnchen als solche erhalten sind, dass aber, wie die Vergleichung mit dem frischen Object ergab, die dunkel gehaltene Partie am Keimbläschen jener Anhäufung von Körnchen entspricht. Die Bilder geben in ihrem Ton ziemlich genau die Färbung der Präparate wieder.

Oft sind die Fortsätze der Keimbläschen nicht so auffallend entwickelt wie in den hervorgehobenen Fällen, sondern der Rand zeigt da, wo sich die körnige Anlagerung befindet, nur eine unregelmässige, gezackte oder ausgebuchtete Begrenzung, während er im Uebrigen regelmässig gestaltet ist (Fig. 29, 32 u. 35, Taf. II). Auch hierbei tritt deutlich hervor, wie die Unregelmässigkeit in der Gestaltung des Keimbläschens der Erstreckung der Körnchenanlagerung entspricht.

In vielen Fällen, zumal in etwas älteren als den bisher betrachteten Eiern, finden sich die Keimbläschen in ihrem ganzen Umfang von Körnchen umlagert. Dann gewährt die Beobachtung am frischen Object zuweilen keinen sicheren Befund über das Verhalten der Keimbläschen, weil die dichte Umlagerung desselben seine Grenzen un deutlich macht. An Schnitten durch solche Stadien erkennt man aber, dass hier entsprechend der totalen Umlagerung die ganze Peripherie des Keimbläschens unregelmässig begrenzt ist (Fig. 31, 37—39, Taf. II). In Fig. 31 sieht man die dunkle Anlagerung direct an den Umfang des Keimbläschens heranreichen. So ist es vielfach der Fall. Oft aber tritt um den Kern noch eine helle Zone auf. Es ist dies offenbar dieselbe, welche von LEYDIG (80—82), BRASS (19) und anderen Autoren gesehen und beschrieben wurde. Die Keimbläschen der Fig. 37—39 wurden für die Zeichnung ausgewählt, weil auf ihnen die Zone besonders gut hervortrat. Auf ein Kunstproduct kann dieselbe schon deshalb kaum zurückzuführen sein, weil sie den Kern in ganz verschiedener Weite umzieht. In Fig. 37 beispielsweise fehlt sie an dem einen Ende des ovalen Keimbläschens gänzlich, während sie am entgegengesetzten Ende ziemlich breit ist. Ähnliches tritt in den Fig. 38 und 39

hervor. Sehr oft, wie z. B. in Fig. 31 (demselben Ovarium entstammend), ist sie gar nicht vorhanden. Wir werden später bei der Betrachtung der Nährzellkerne ein ganz entsprechendes Verhalten kennen lernen. Dort lässt sich noch viel weniger an ein künstliches Entstandensein jener Zone denken, wie auch schon hier das ganze Aussehen gegen ein solches spricht.

Bei der Mannigfaltigkeit der Bilder, welche das Verhalten der Keimbläschen gegen die Körnchenanlagerung gewährt, könnte man ganze Tafeln damit anfüllen. Ich musste mich damit begnügen, eine Anzahl derselben herauszugreifen.

Nachdem wir das eigenthümliche Verhalten des Eikerns gegen die von den Nährzellen gelieferte Substanz kennen lernten, gilt es nunmehr, die Bedeutung dieser Erscheinung zu erklären. Da die körnige Substanz offenbar den Werth von Nährmaterial hat, welche der Masse des Eies assimiliert werden soll, so können wir die Anziehungskraft, welche der Kern auf die Körnchen ausübt, sowie seine auffallenden Gestaltveränderungen nur damit erklären, dass er entweder direct an der Assimilation betheilig ist oder doch einen entschiedenen Einfluss auf die entsprechende Thätigkeit der Zelle ausübt.

Die von den Nährzellen an das Ei abgegebene Substanz zieht in Form kleiner Körnchen oder Kügelchen gegen den Kern hin, um sich an ihn anzulagern oder ihn gänzlich zu umgeben. Dementsprechend erfolgt das Aussenden der Fortsätze im ersteren Falle nur an dem berührten Theil, im letzteren am ganzen Umfang des Kernes. Die Fortsätze können wir uns nicht anders entstanden denken als durch das Bedürfniss, die Oberfläche des Kernes zu vergrößern, um an jenen Stellen die Wirkung des Kernes auf die Zelle intensiver zu machen. Welcher Art diese Wirkung ist, vermochte ich nicht festzustellen. Sicher ist, dass zur Zeit derselben auch die Structur des Kernes eine Aenderung erfährt, indem er sich mit grossen Kugeln stark lichtbrechender Substanz anfüllt (Fig. 20—25, Taf. I; Fig. 30, 32, 34, Taf. II). Gleichzeitig weist auch das Aussehen der Nährzellen in solchen Fällen auf eine intensive Thätigkeit hin. Sie sind dicht erfüllt von den Kügelchen stärker lichtbrechender Substanz, die sich in entsprechender Weise im Ei wiederfinden.

Auch bei älteren Keimbläschen als die bisher besprochenen konnte ich ein Ausstrecken von Pseudopodien wahrnehmen. Die Fig. 33 a und b (Taf. II) stellen zwei solche Keimbläschen dar, das eine bei

schwächerer, das andere bei etwas stärkerer Vergrößerung. Von letzterem ist nur die eine Hälfte wiedergegeben; die fehlende verhält sich ganz ähnlich. Man sieht auch hier vom Kern Fortsätze ausgehen, deren Umgrenzung gegen das Protoplasma hin unendlich wird, so dass es scheint, als wenn hier eine directe Communication mit dem Zellkörper stattfände. Leider waren die schon in früherer Zeit angefertigten Schnitte bez. die Objecte nicht so behandelt worden, dass eine Erkennung der hier wahrscheinlich ebenfalls vorhandenen Körnchenanlagerung möglich gewesen wäre. Die Structur des Keimbläschens von Fig. 33 b weist darauf hin, dass es sich in ähnlichem Zustand befinden dürfte wie diejenigen der Fig. 20—25.

An ein Entstehen der zuletzt besprochenen Bilder durch Schrumpfung des Keimbläschens oder des Eies überhaupt ist auch hier nicht zu denken. Der Follikel zeigte sich ganz vom Ei erfüllt, wie auch die Fig. 33 a erkennen lässt. Wenn aber am Keimbläschen allein eine Schrumpfung stattgefunden hat, wie das oft vorkommt, so ist das Bild ein ganz anderes. Das Eiplasma liegt dann dem Kern nie so dicht an, wie dies in den Fig. 33 a und b der Fall ist. Auch spricht die ganz verschiedenartige Gestalt und Länge der Fortsätze gegen eine solche Deutung.

Aus gewissen Bildern, wie man sie öfters bei *Dytiscus* beobachten kann, geht hervor, dass das Keimbläschen an verschiedenen Stellen seines Umfangs eine verschieden starke Anziehung auf die Nährsubstanz des Eies ausüben kann.

Zuweilen besitzt das Keimbläschen eine bisquitförmige Gestalt (Fig. 2, 23, Taf. I). Dann nehmen auch die Körnchen eine eigenthümliche Lagerung an. Sie bilden nämlich einen Ring, welcher den eingeschnürten Theil des Keimbläschens umgiebt (Fig. 2). Findet sich die Körnchenanlagerung auch am übrigen Umfang des Keimbläschens, so ist sie doch an dem eingeschnürten Abschnitt am stärksten (Fig. 23). Es scheint also, dass dieser Abschnitt eine ganz besonders intensive Anziehung auf die Körnchen ausübt. In vielen Fällen ist der Ring von Körnchen noch viel dichter, als dies in Fig. 2 abgebildet wurde. Wo er an das Keimbläschen anstößt, scheint dessen Begrenzung verwischt, wie die Keimbläschen von der geschilderten auffallenden Gestaltung überhaupt vielfach eine unregelmässige Begrenzung zeigen (Fig. 23). An manchen Stellen scheint der Inhalt des Kernes direct in das Zellplasma überzugehen. Der Contour ist an solchen Stellen nicht nachzuweisen (Fig. 23, unten). Dies dürfte ebenfalls ein Beweis dafür sein, dass jene Kerne sich in einem be-

sonderen Zustand der Thätigkeit befinden, welcher sie in innigere Beziehungen mit dem Zellplasma bringt.

Dass in den Eiröhren mit bisquitförmigen Keimbläschen eine regere Thätigkeit stattfindet, dafür spricht auch das Verhalten jüngerer Keimbläschen solcher Eiröhren (Fig. 2). Der Rand derselben ist gegen die Körnchenanhäufung hin unregelmässig, ausgebuchtet, eine Erscheinung, welche wir oben als mit der Ernährung des Eies in Zusammenhang stehend ansprechen durften. Desgleichen entstammen die in den Figuren 33a und b (Taf. II) abgebildeten beiden Keimbläschen mit den im Protoplasma sich verlierenden amöboiden Fortsätzen solchen Eiröhren, in deren jüngeren Follikeln die bisquitförmigen Keimbläschen auf den Schnitten in ihrer charakteristischen Form nachzuweisen sind.

Bemerkenswerth ist im Hinblick auf die zuletzt besprochenen Stadien, dass dieselben, wenn sie einmal zur Beobachtung gelangten, in ziemlich gleichmässiger Weise in allen Eiröhren der beiden Ovarien des betreffenden Thieres wiederkehrten. So fanden sich in sämtlichen Eiröhren des Käfers, welchem die in Fig. 2 dargestellte Eiröhre entstammt, drei Keimbläschen von ungefähr gleicher Beschaffenheit wie die gezeichneten. Sie folgten immer in der gleichen Ordnung auf einander: ein jüngeres, nach der Gegend der Körnchenanlagerung unregelmässig begrenztes, darauf folgend ein bisquitförmiges und schliesslich ein ebensolches, nur umfangreicheres als das vorhergehende (Fig. 2). Die Einschnürung des letzteren erscheint zuweilen tiefer, zuweilen weniger tief als in der Figur. Im letztgenannten Falle nähert sich seine Form schon mehr dem Ellipsoid, welche Gestalt den in der Eiröhre nach unten folgenden Eianlagen zukommt.

Von anderen Formveränderungen des Keimbläschens, wie sie noch verschiedentlich auftreten, hebe ich nur noch eine besonders auffallende hervor. Dieselbe wird durch Fig. 9 illustriert. Sie zeigt das Keimbläschen nach unten hin in einen stumpfen, stielförmigen Fortsatz verlängert, welcher dicht von den Körnchen umlagert ist, während dieselben am übrigen Umfang des Eies nur spärlich vertheilt sind. Auch diese Form wurde mehrfach beobachtet.

Da ich mich hier ausser mit den Gestaltveränderungen des Keimbläschens selbst mit der zu ihr in Beziehung stehenden Anordnung der Nährsubstanz zu beschäftigen hatte, so sei an dieser Stelle einiger merkwürdiger Lagerungsverhältnisse der Körnchen gedacht, welche eine bestimmte Bedeutung für das Ei haben dürften.

Als das gewöhnlichste Verhalten der von dem Nährfach gelieferten Substanz lernten wir kennen, dass die Kügelchen oder Körnchen in

mehr oder weniger dichter Anlagerung von beiden Nährfächern oder nur von einem gegen das Keimbläschen hin ziehen, um dieses in einer schmäleren oder breiteren Zone zu umgeben (Fig. 1, 5–8, 13 u. a.). Wenn eine solche Strasse von Körnchen fehlte und trotzdem eine reiche Umlagerung des Keimbläschens stattfand (Fig. 45 u. 47, Taf. II), so liess sich dieses Verhalten dadurch erklären, dass früher eine Abscheidung durch die Nährzellen stattgefunden hatte und dieselbe augenblicklich nur unterbrochen wurde, vielleicht weil das Ei nicht so rasch im Stande war, alle dargebotene Substanz zu assimilieren. Solche Stadien, wie die von Fig. 45 und 47, könnten dann für ein Wiederbeginnen der Secretion gelten. Man sieht hier bereits eine Menge von Körnchen in den Nährzellen angehäuft. In Fig. 18 (Taf. I) treten dieselben schon in das Ei ein, und in den beiden oberen Eiern der Fig. 1 sind sie bereits weiter gegen das Keimbläschen vorgezogen. Bald werden sie dasselbe erreichen und dann eine ununterbrochene Strasse zwischen Nährfach und Keimbläschen bilden.

Oft sind die Lagerungsverhältnisse nicht so einfach und leicht zu verstehen. Schon bei Fig. 1 sieht man nicht ein, weshalb in den beiden obersten Eiern die Körnchen seitlich den Keimbläschen angelagert sind und nicht, wie in Fig. 18, den beiden Polen anliegen, als denjenigen Stellen, die ihrer Lieferungsstätte am nächsten gelegen sind. In Fig. 5 und 25 (Taf. I) scheint die seitliche Anlagerung daher zu rühren, dass das Keimbläschen nach der Wand der Eikammer verlagert ist, und der nach der andern Seite hin freibleibende Raum zur Ausbreitung der Nährsubstanz benützt wird. In Fig. 25 weisen sogar noch die beiden dunklen Stellen auf die Abstammung der Körnchen von den beiden anliegenden Nährfächern hin.

Für diejenige Form der Anlagerung, wie sie bei den bisquitförmigen Keimbläschen stattzufinden pflegt (Fig. 2, 23) mussten wir die Erklärung darin suchen, dass an der eingeschnürten Stelle die anziehende Kraft des Kernes am stärksten sei. Schwieriger dagegen ist die Anordnung zu erklären, wie sie uns in Fig. 19 entgegentritt. Ausser einer continuirlichen Zone legt sich noch ein dichter Reif von Körnchen um das kugelförmige Keimbläschen, und stärkere Anlagerungen finden sich ausserdem an den Polen. Die letzteren könnten ebenso wie die stärkeren Anhäufungen in Fig. 17 Reste der von den beiden Nährkammern herziehenden Strassen sein, am Aequator scheint aber unter Umständen eine stärkere Anziehung stattzufinden; aus welchem Grunde, ist freilich nicht ersichtlich. — Auch bei diesen Er-

scheinungen ist zu bemerken, dass Bilder, wie die der Fig. 17 und 19, welche ich seltener gesehen habe, wenn sie einmal auftraten, in sämtlichen Eiröhren der betreffenden Thiere ungefähr in gleicher Weise zu finden waren, nur in verschiedenen Eiern einigermaassen modificirt, entsprechend ihrer verschiedenartigen Ausbildungsstufe. So wiederholte sich das Bild der Figur 17 mit seiner gegen das Eiplasma scharf abgegrenzten Körnchenzone und den dichten Anlagerungen an beiden Polen regelmässig in je vier Eianlagen sämtlicher Eiröhren des betreffenden Individuums. Auffallend ist hierbei, weshalb sich die beiden polaren Anhäufungen, wenn sie Ueberreste der Strassen sind, nicht schon früher an die übrige Umgebung des Keimbläschens vertheilt haben, wie sie das sonst zu thun pflegen.

c) Einwirkungen des Keimbläschens auf das Nährmaterial des Eies.

In vorhergehenden Abschnitt hatte ich darzustellen, wie der Kern der Eizelle durch seine Gestaltung zu erkennen giebt, dass er in gewisse Beziehungen zu der von den Nährzellen gelieferten Substanz tritt. Mein Bemühen war nun weiter darauf gerichtet, nachzuweisen, welcher Art diese Beziehungen sind. Ich kann nicht sagen, dass meine Untersuchungen nach dieser Richtung von besonderem Erfolg begleitet gewesen wären, immerhin ergaben sie aber, dass unter dem directen Einfluss des Kernes eine Umwandlung der ihn umlagernden körnigen Masse eintritt. Die Beobachtungen, welche mich zu einer solchen Annahme führten, sind folgende:

In solchen Fällen, wenn das Keimbläschen stark von Körnchen umlagert ist, sieht man zuweilen an ihm grössere Körner oder Ballen einer Substanz anliegen, deren Lichtbrechungsvermögen ein ganz ähnliches ist wie dasjenige der kleineren Körnchen. Ihr ganzes Aussehen deutet darauf hin, dass sie durch Zusammenfliessen der letzteren entstanden sind. Diese Bilder, bei denen es in erster Linie auf das optische Verhalten der in Frage stehenden Gebilde ankommt, lassen sich durch Zeichnungen leider nicht in der gleichen überzeugenden Weise wiedergeben, welche die Präparate auszeichnet. Trotzdem habe ich versucht, durch die Fig. 44—51 (Taf. II) wenigstens die morphologischen Verhältnisse darzustellen. Diese Eier stammen alle aus den Ovarien eines und desselben Individuums, und es muss hervorgehoben werden, dass in den Nährzellen dieser Ovarien ebenfalls Ballen und Körner gefunden wurden, welche in Bezug auf Gestaltung und Lichtbrechungsvermögen denen im Ei glichen. Späterhin werde ich zu

zeigen haben, dass sie ihnen auch im Verhalten gegen Reagentien entsprechen.

Das Verhalten der Nährzellen in jenem Ovarium (ähnliche Erscheinungen wurden mehrfach beobachtet) spricht offenbar dafür, dass sich dieses im Zustande einer intensiven Thätigkeit befand, d. h. es wurde zur Zeit stark an der Vergrösserung der Eizellen gearbeitet. Eine solche intensive Erfüllung der Nährzellen mit Körnchen, wie sie in Fig. 52 dargestellt ist, findet sich in jenem Ovarium vielfach vor. Dass diese aber die Production von Nährsubstanz für das Ei bedeutet, musste ich im Laufe dieser Betrachtungen schon mehrfach hervorheben, und ich habe auch jetzt wieder auf einige Punkte aufmerksam zu machen, welche dafür sprechen. Das ist zuerst die grosse Uebereinstimmung in Form, Färbung und Lichtbrechungsvermögen zwischen den in den Nährzellen enthaltenen und den Körnchen innerhalb der Eier. Bilder wie Fig. 8 und 14 (Taf. I) lassen eine solche Uebereinstimmung beinahe zweifellos erscheinen. Aber nicht nur jene kleineren Körnchen zeigen das gleiche Verhalten, sondern, wie erwähnt, gilt dies auch von den grösseren Ballen, welche in Ei- und Nährzellen auftreten. Desgleichen verhalten sie sich gegen Farbstoffe in entsprechender Weise. Bei Doppelfärbung der Schnitte mit Boraxcarmin und Lyoner Blau <sup>1)</sup> zeigen sich jene Ballen inmitten des rothgefärbten Ei- und Nährzellenplasmas als blaugüne Körper (Fig. 55—56, Taf. III). Die Färbung gelingt nicht auf jedem Präparat in gleicher Weise, zuweilen erscheint sie, wie in den Fig. 65 und 66, etwas dunkler. In diesem Präparat sind auch kleinere Körnchen grün gefärbt, eine Differenzirung, die nur selten gelingt.

Wie durch die Färbung mit Lyoner Blau documentiren die Körnchen im Ei- und Nährfach auch durch das Verhalten gegen Osmiumsäure ihre Uebereinstimmung. Die Figuren 28, 40 und 41 (Taf. II) geben darüber Aufschluss. Was dort durch unregelmässige dunkle Flecken angedeutet ist, löst sich bei stärkerer Vergrösserung in dicht bei einander liegende, grössere und kleinere Kügelchen auf. Die Uebereinstimmung in der Reaction ist nicht zu verkennen.

Man wäre vielleicht geneigt, aus der Schwarzfärbung durch die Osmiumsäure zu schliessen, dass man es hier mit fettähnlicher Substanz zu thun hat, obwohl dies wenig wahrscheinlich ist. Es ist aber, wie HEIDENHAIN (51) zeigt, nicht alles Fett, was durch Osmiumsäure geschwärzt wird. So fand er in den Leucocyten der LIEBERKÜHN'schen

---

1) Von BLOCHMANN (16) angegeben.

Drüsen im Dünndarm des Hundes Körnchen, die sich zwar mit Osmiumsäure schwärzen, die aber selbst bei tagelangem Einlegen der Schnitte in Aether oder Xylol nicht gelöst werden, also nicht Fett sein können.

Aus der Blaufärbung der in das Eiplasma eingelagerten Partikel (durch Lyoner Blau) schliessen zu wollen, dass wir hier schon Dotter vor uns haben, wäre verfehlt, denn die geformte Substanz, welche wir als Dotter zu bezeichnen gewöhnt sind, wird erst später gebildet. Auch ist es höchst wahrscheinlich, dass die von den Nährzellen gelieferte Substanz im Ei selbst noch eine Umwandlung erfährt.

Eigenthümlich ist das Verhalten der von den Nährzellen gebildeten Kügelchen in Bezug auf ihre Grösse, wie man dies in vielen Ovarien sehr schön beobachten kann. Während man sie in den jüngeren Ei- und Nährfächern schon bei mässiger Vergrösserung als öltröpfchen-ähnliche Gebilde erkennen kann (Fig. 14, Taf. I), nehmen sie nach unten zu immer mehr an Grösse ab, so dass sie in älteren Eifächern bei der gleichen Vergrösserung nur noch als feinste Pünktchen zu erkennen sind. Ein solcher Unterschied tritt übrigens nicht immer auf.

Für die Abstammung der Körnchen im Ei von den Nährfächern spricht weiter eine Beobachtung, die man sehr oft machen kann. Die verschiedenen Ei- und Nährkammern einer Eiröhre stehen in Bezug auf ihre Ernährungsverhältnisse nicht immer auf gleicher Stufe. So findet man inmitten solcher Eifächer, die beinahe körnchenfrei sind, mitunter andere, deren Keimbläschen so dicht von Körnchen umlagert wird, dass es bei durchfallendem Licht ganz schwarz erscheint. Dementsprechend findet sich dann in dem darüber liegenden, zugehörigen Nährfach ebenfalls eine reiche Ausscheidung von Körnchen, während dieselbe jenen Nährfächern fehlt, deren zugehörige Eier keine oder nur eine geringe Körnchenanhäufung aufweisen. — Uebrigens ist, wo Körnchenausscheidung in den Nährfächern vorkommt, dieselbe immer in den zu unterst, d. h. dem zu ernährenden Ei am nächsten gelegenen Zellen am stärksten, ebenfalls ein gewichtiger Grund, an die Ernährung des Eies durch diese Zellen zu glauben. Dass die untersten Nährzellen eines Faches immer die umfangreichsten sind, wurde früher schon betont.

Was nun die Assimilirung der von den Nährzellen gelieferten Substanz durch die Eizelle betrifft, so lassen sich darüber vorläufig nur Vermuthungen aufstellen. Bezüglich jener dem Keimbläschen anliegenden grösseren Körner und Ballen scheint es, dass dieselben aus den kleineren Körnchen zusammenfliessen, und da dies so ganz in nächster Nähe des Kernes geschieht, dürfte wohl auch eine Einfluss-

nahme desselben auf diesen Vorgang stattfinden. Es wird nöthig sein, denselben etwas eingehender zu schildern.

In den jüngeren Eianlagen der betreffenden Eiröhren findet man diese nach oben zu von einer dichteren oder weniger dichten Körnchenanlagerung überdeckt (Fig. 48 u. 49, Taf. II). Oft ist dann ihre Begrenzung eine undeutliche und scheint sich in dem umgebenden Protoplasma zu verlieren. Aus der Körnchenmasse heben sich schon jetzt einige, nur wenig grössere Körner hervor, welche dem Keimbläschen nahe anliegen (Fig. 49). In etwas älteren Eiern sieht man an derselben Stelle grössere Körner in verschiedener Anzahl auftreten (Fig. 44, 46, 50—52). Dieselben erscheinen oft körnig und dazu undeutlich begrenzt, so dass man bei dem einen und dem anderen nicht sicher ist, ob man es wirklich mit einem grösseren Korn oder nicht vielleicht mit einer besonders dichten Zusammenlagerung kleiner Körnchen zu thun hat. Aehnliche Zweifel können zwar bei den grösseren Ballen, wie sie sich in älteren Eiern finden, nicht mehr auftreten (Fig. 45—47); aber auch hier weist die körnige Structur und undeutliche Begrenzung vieler Ballen auf eine Entstehung durch Zusammenfliessen kleinerer Körnchen hin. Erst späterhin schienen die Contouren dieser Ballen regelmässiger und ihr Aussehen homogener zu werden (Fig. 47). Meist liegen sie am oberen Pol des Keimbläschens, also da, wo die Körnchenanlagerung am dichtesten ist. Zuweilen treten sie aber auch an der übrigen Umgrenzung des Keimbläschens auf (Fig. 47, Taf. II, u. Fig. 12, Taf. I). Im ersteren dieser beiden Fälle erstreckt sich allerdings die Masse der Körnchen in ungefähr gleicher Dichtigkeit um den ganzen Kern, im letzteren sieht man unterhalb des Keimbläschens noch eine Anhäufung von Körnchen liegen. In diesem Falle erschien die Begrenzung des langgestreckten Keimbläschens an seinem unteren verschmälerten Ende, an welchem der Ballen lag, ganz besonders undeutlich und verschwommen.

Um wo möglich zu sicheren Ergebnissen über die Bedeutung der Ballen am Keimbläschen zu kommen, wurden die betreffenden Eiröhren geschnitten und mit Borax-Carmin sowie Lyoner Blau gefärbt. Es zeigte sich dabei, dass die Ballen oft ziemlich tief in eine Einbuchtung des Kernes eindringen (Fig. 58 u. 59, Taf. III), und dass dann zugleich ihre Abgrenzung gegen den Inhalt des letzteren eine undeutliche wird. Das Gerüstwerk des Kernes verliert sich in die ebenfalls körnig erscheinende Substanz des Ballens<sup>1)</sup>.

1) Bei Besprechung der mit Lyoner Blau behandelten Präparate muss ich das Auftreten von Krystallen erwähnen, welche sich häufig

Solche Bilder wie Fig. 61 und 62 (Taf. III) beweisen, dass grössere Ballen nicht homogen zu sein brauchen, sondern wie aus kleineren Abtheilungen zusammengesetzt erscheinen. Vielleicht sind sie dadurch entstanden, dass sich Ballen von entsprechender Grösse vereinigten. Die dunkleren, dem Keimbläschen oben anliegenden Partien der Fig. 60–63 sind auf die Anlagerung kleinerer Körnchen zurückzuführen, die sich hier ausser den grösseren Ballen noch vorfindet. Leider glückt es meistens nicht, dieselbe durch die Färbung mit Lyoner Blau deutlich zu machen. Wir sahen bereits früher, dass zu diesem Zweck die Methode mit Chromosmiumsäure-Holzessig besser geeignet ist. Uebrigens weisen auch die Resultate der letzteren Methode darauf hin, dass die Substanz der grösseren Körner und Ballen die nämliche ist wie diejenige der sog. Körnchen. Die Fig. 43 (Taf. II), welche nach einem mittelst dieser Methode angefertigten Präparat gezeichnet ist, lässt inmitten der Körnchenanhäufung, dem Keimbläschen anliegend, einen grösseren Ballen erkennen, welcher ebensowohl wie die kleineren Körnchen geschwärzt worden ist. Die Fortsätze, welche dieses Keimbläschen entsendet, deuten auf eine erhöhte Thätigkeit desselben hin. Vielleicht gehört die Bildung des Ballens zu den Folgen dieser Thätigkeit.

Die Frage, ob die wahrscheinlicher Weise durch Zusammenfliessen der Körnchen gebildeten Ballen in's Innere des Kernes einwandern, welche sich bei Beobachtung der Figuren 58 und 59 (Taf. III) von selbst aufdrängt, wage ich nicht zu entscheiden. Solange man einen solchen Vorgang nicht direct am lebenden Object verfolgt hat, scheint mir ein Deuten der Bilder nicht erlaubt. Die stille Hoffnung, einmal am lebenden Kern die Einwanderung von Substanz beobachten zu können, wurde trotz vieler darauf verwandten Zeit nicht erfüllt. Da ich den Bildern eine andere Deutung nicht geben konnte, war ich sehr geneigt, an einen solchen Vorgang zu glauben. Die Körnchen ziehen gegen den Kern hin, offenbar infolge einer von

in den Eiern von *Dytiscus* finden. Im lebenden Object erscheinen sie hell. Sie sind ungefähr von prismatischer Gestalt. Anfangs hielt ich sie für Chlornatriumkrystalle, die sich infolge der Präparation in dieser Flüssigkeit innerhalb des Eies abgeschieden hätten. Die Krystalle finden sich aber auch bei Vermeidung einer solchen Präparationsweise. Bei Behandlung des Objectes nach der obigen Methode mit Lyoner Blau färben sie sich intensiv dunkelblau, mit Osmiumsäure schwarz (Fig. 128, Taf. V). In Fig. 65, Taf. III sieht man einen solchen Krystall in einer Nährzelle, in Fig. 64 dicht am Keimbläschen anliegen. Letzteres Verhalten ist ein ziemlich häufiges.

seiner Seite geübten Anziehung; dicht in seiner Nähe und wohl wieder unter seinem Einfluss scheinen sich einige der Körnchen zu grösseren Körpern zusammenzuballen, und diese drängen sich dann in eine Einbuchtung des Kernes hinein. Da der Kern zu dieser Zeit seinen Umfang bedeutend vermehrt, ist es nicht unmöglich, dass die dazu nöthige Substanzaufnahme auch auf solche Weise stattfindet, obwohl ich eine continuirliche Aufnahme flüssiger Stoffe für wahrscheinlicher halte.

Wie gesagt, konnte ich die Frage einer Aufnahme geformter Substanz durch das Keimbläschen nicht entscheiden. Es gelang mir nicht einmal, Körper von derselben Färbung wie die aussen am Kern liegenden in dessen Innern nachzuweisen. Aber es wäre ja möglich, dass sie ihre Reactionsweise nach der Aufnahme und der Berührung mit dem Kerninhalt rasch ändern. Ballen, deren Umfang mit den aussen liegenden übereinstimmen würde, findet man im Innern solcher Keimbläschen vielfach. In Fig. 56 (Taf. III) ist einer davon gezeichnet. — In den mit Fortsätzen versehenen Keimbläschen (Fig. 30—39, Taf. II) liegen Kugeln und Ballen verschiedener Grösse, die wohl auf eine Aufnahme von Substanz durch den Kern hinweisen könnten. — Auch Bilder, wie das der Fig. 42 (Taf. II), wo ein kleinerer Ballen der Grenze des Keimbläschens gegen die Körnchenanhäufung so dicht angelagert ist, dass man nicht sagen kann, liegt er in oder ausser dem Keimbläschen, sind für die vorliegende Frage nicht entscheidend.

Auf ihrem Wege von den Nährzellen bis zum Kern scheinen die Körnchen keine besondere Veränderung zu erleiden. Dafür spricht die Art und Weise ihrer Reaction gegen Osmiumsäure und Lyoner Blau. Daran, dass die in den Nährzellen liegenden Ballen direct in die Eier einwandern, ist kaum zu denken. Im Ei fand ich die Ballen nur dem Keimbläschen dicht anliegend, nie aber auf der Wanderung nach diesem hin. Ich denke mir, dass die Bildung der Ballen in den Nährzellen bei zu reichlicher Production von Nährsubstanz erfolgt. Dazu stimmt, dass sie bei Anwesenheit grosser Meugen von Körnchen eintritt. Sie ist gewiss ebenfalls auf ein Zusammenfliessen der letzteren zurückzuführen.

Sicher wird bei weitem nicht alle dem Ei von den Nährzellen zugeführten Substanz in Ballen umgewandelt, sondern im Gegentheil betrifft diese vielleicht zu einem bestimmten Zweck vorhandene Umwandlungsform nur einen geringen Theil. Dass aber auch auf andere Weise ein Eintritt der Nährsubstanz in den Kern stattfinden mag, da-

für spricht das Verschwimmen der Umgrenzung ganzer Abschnitte des Keimbläschens in der Umgebung. Am frischen Object sowohl wie an Schnitten beobachtet man sehr oft, dass auf eine weite Erstreckung der Umfang des Kernes nicht deutlich hervortritt, gegen die Umgebung verschwimmt, während er am übrigen Theil des Kernes scharf wie immer erscheint. So gut dies thunlich war, wurde versucht, die betr. Verhältnisse durch einige Zeichnungen wiederzugeben (Fig. 6, 10—13, 15, 16, 23, Taf. I).

In Fig. 23 liegt die betr. Stelle, wo der Contour undeutlich geworden ist, am unteren Umfang des Keimbläschens. An derselben Stelle zeigten auch die umlagernden Körnchen eine andere Beschaffenheit, und es schien so, als wenn sie ganz direct in den Eihalt übergingen. Das betr. Keimbläschen weist übrigens sowohl durch seine Gestaltung wie durch die Art der Umlagerung mit Körnchen darauf hin, dass es sich in einem Zustand energischer Thätigkeit befindet, soweit wir dies aus den früheren Betrachtungen ableiten können.

Den Einwurf, welcher mir hier vielleicht gemacht werden könnte, dass es sich bei dem Schwinden von Theilen der Kernbegrenzung um Verdeckung des Contours durch überlagernde Körnchen handle, kann ich nicht gelten lassen, da die Begrenzung auch an solchen Stellen oftmals auf weite Strecken ganz undeutlich ist, wo sich Körnchen nur in so geringer Anzahl finden, dass von einer Verdeckung der Grenze durch dieselben gar nicht die Rede sein kann. Dass ich bei stärkerer Körnchenanhäufung die „verschwimmenden“ Theile mit anderen, ebenso stark umlagerten verglich, ist selbstverständlich. Auf die Gefahr hin, dass mir jener Vorwurf gemacht wird, muss ich hervorheben, dass allerdings gerade an den stark von Körnchen umlagerten Gegenden des Keimbläschens ein Verschwimmen des Contours in die Umgebung am häufigsten stattfindet (Fig. 10, 11, 13, 15, Taf. I). Nach den vorhergehenden Betrachtungen scheint es nicht mehr als natürlich, dass an jenen Stellen das Bestreben vorhanden ist, die Berührung zwischen Kern und Zellplasma zu einer innigeren zu gestalten. Als eine solche ist aber das Schwinden der Grenze zwischen beiden zweifellos aufzufassen.

Meistens sind solche Keimbläschen, deren Begrenzung undeutlich geworden ist, doch noch dadurch in ihrem ganzen Umfang zu erkennen, dass ihr Inhalt weit heller als das Eiplasma ist. Zuweilen aber schwindet dieser Unterschied. So fand ich verschiedentlich die grösseren, schon ellipsoidisch gestalteten Keimbläschen der *Dytiscus*-ovarien nur in ihrem oberen Theil deutlich erkennbar, während der

bei weitem grössere untere Abschnitt völlig undeutlich erschien. Nicht nur, dass seine Begrenzung gegen das Eiplasma nicht festzustellen war, sondern dieser ganze grosse Abschnitt unterschied sich am frischen Object in nichts von dem umgebenden Plasma, und zwar nahm dieses „Verschwimmen“ von dem oberen deutlich hervortretenden und scharf begrenzten Abschnitt des Kernes nach unten hin allmählich zu. Von einer starken Körnchenanlagerung braucht dabei gar nicht die Rede zu sein. Sie war in vielen der beobachteten Fälle nicht vorhanden. Man erhält durch ein solches Verhalten des Kernes ganz den Eindruck, als wenn sich sein Inneres während dieses Zustandes in directer Communication mit dem Zellplasma befände, vielleicht eine Aufnahme von Substanz aus diesem vor sich ginge, infolge deren das zu dieser Zeit gleichartige Aussehen beider Zelltheile zu Stande kommt.

Das Schwinden der Kernbegrenzung lässt sich auch auf Schnitten verfolgen. Um nur ein Beispiel davon zu geben, verweise ich auf Fig. 16, Taf. I. Dieselbe zeigt ein jüngeres Keimbläschen, welches nach der einen Seite hin völlig scharf berandet ist, nach der andern hingegen, wo auch die Körnchen angehäuft sind, einen deutlichen Contour nicht erkennen lässt. Auch hier scheint es, als wenn der Kerninhalt gewissermaassen in das Zellplasma überginge, und eine kleinere Gruppe von Körnchen, welche im Innern des Kernes liegt, scheint sich in die aussen gelegenen Körnchen ganz allmählich fortzusetzen.

Von der undeutlichen Begrenzung der Fortsätze, welche von grösseren Keimbläschen ausgesendet werden (Fig. 33 a u. b, Taf. II), wurde bereits früher gesprochen (S. 14). Auch diese Erscheinung dürfte hierher zu rechnen sein.

Es kann kaum ein Zweifel darüber obwalten, dass der Kern Substanz in sein Inneres aufnimmt, sei es nun in flüssiger oder in fester Form. Die Frage, ob er die aufgenommenen Stoffe in sich behält und sie nur für seine eigene Ausbildung verwendet, oder ob er sie wiederum nach aussen abgibt und sich auf diese Weise am Aufbau des Zellkörpers betheiltigt, ist vorläufig noch nicht zu entscheiden. Nach meinen Beobachtungen beruht ein wichtiger Theil der Thätigkeit des Kernes auf einer Contactwirkung zwischen Kern- und Zellplasma. Die so geübte Wirkung des Kernes auf die umgebende Substanz lässt sich mit einer fermentartigen vergleichen. In dieser Weise muss man sich die Bildung jener dem Kern anliegenden Ballen und gewiss auch die Umwandlung der grossen Masse der Körnchen in der Umgebung des Keimbläschens vorstellen. So beobachtete ich oft in

solchen (besonders grösseren) Eianlagen von *Dytiscus*, denen die Körnchenanlagerung ganz fehlte, dass sich um das Keimbläschen eine ziemlich breite homogene und gelblich gefärbte Zone von eigenthümlichem Lichtbrechungsvermögen herumzog. Oelartig möchte ich ihr Aussehen nennen, obwohl dies nicht ganz zutrifft. Die Erscheinung ist für das betreffende Bildungsstadium des jungen Eies eine so bezeichnende, dass ich die Zone für ein Umwandlungsproduct der vorher dort liegenden Körnchen halten muss. Die Umwandlung selbst aber dürfte hervorgerufen sein durch den Einfluss des Kernes, dessen Anziehung die Körnchen dorthin zu wandern bewog. Der Vorgang ist aufzufassen als eine Assimilation der von aussen eingewanderten Nährsubstanz. Die Bildung der Fortsätze, welche immer gegen jene Anhäufungen der Nährsubstanz gerichtet sind, hat die Bedeutung einer Oberflächenvergrösserung, vermöge deren die (uns freilich in ihrer Art noch unbekannt) Einwirkung des Kernes auf das Zellplasma, resp. die in demselben liegenden fremden Bestandtheile verstärkt wird.

#### d) Amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens.

Die amöboide Beweglichkeit der Keimbläschen ist schon verschiedentlich beobachtet worden, und ich würde auf meine diesbezüglichen Wahrnehmungen weiter keinen Werth legen, wenn sie nicht dazu beitragen, jene früher geschilderten Beobachtungen verständlich zu machen, nach denen das Keimbläschen von *Dytiscus* Fortsätze ausendet und sonstige Gestaltveränderungen zeigt. Diese früher besprochenen charakteristischen Gestaltungen der Keimbläschen zeigten sich constant, wenigstens für die Zeit, in welcher die Beobachtung als unbeeinflusst von anderen Factoren gelten konnte. Das war freilich nur eine kurze Zeit, eben nur so lange, wie das Object als lebend angesehen werden darf. Dass sich später auch an jenen charakteristisch gestalteten Keimbläschen Veränderungen geltend machen, wie sie ihre weitere Ausbildung bedingt, braucht als selbstverständlich kaum hervorgehoben zu werden.

In einem Fall fiel mir auf, dass die jüngeren Keimbläschen eines dem lebenden Käfer entnommenen Ovariums ihre Gestalt fortwährend wechselten. Dies geschah zwar nicht in besonders tief eingreifender Weise, aber doch so, dass der Vorgang nicht zu übersehen war. Die Contouren änderten sich etwa in der Weise, wie bei einer langsam, nicht nach bestimmter Richtung sich bewegenden Amöbe. Die drei

in der Fig. I A—C dargestellten Stadien eines solchen Keimbläschens wurden in der Zeit von ca. 15 Minuten durchlaufen. Ausser der Begrenzung wechselten dabei auch die innen und aussen am Kern gelegenen Kugeln und Kügelchen ihre Lage. Beim Zeichnen wurde übrigens, um möglichste Genauigkeit der Umrisse zu erzielen, weniger auf diese als auf den Verlauf der Begrenzung selbst geachtet, daher ist auf Grösse und Gestalt der Inhaltskugeln kein grosser Werth zu legen. Sie wurden bei der Beobachtung nur rasch und vielleicht nicht mit genügender Genauigkeit angegeben.

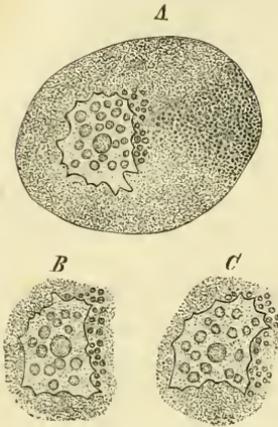


Fig. I. Ein junges Ei und zwei Keimbläschen von *Dytiscus marginalis*.

Die eigentliche amöboide Beweglichkeit der Keimbläschen, bei welcher die Gestaltveränderungen direct zu verfolgen sind, dürfte ebensowohl wie das früher beschriebene Aussenden von Fortsätzen als Ausdruck seiner gesteigerten Thätigkeit aufzufassen sein. Das Aussenden von Fortsätzen entspricht nur einer langsamer verlaufenden und länger verharrenden Aenderung der Form.

## 2. Beobachtungen an verschiedenen anderen Insecten.

(*Locusta viridissima*, *Nepa cinerea*, *Notonecta glauca*, *Forficula auricularia*.)

Das Auftreten stark lichtbrechender Kügelchen in den reifenden Eiern ist nicht auf die Eiröhren beschränkt, welche Nährzellen zwischen den einzelnen Follikeln aufweisen, sondern es finden sich ähnliche Körnchen auch in Eiröhren ohne Nährzellen. Es ist wohl anzunehmen, dass sie dann von den Follikelzellen abstammen. Die Frage, ob sie in ihrer jetzigen Form von den Epithelzellen abgegeben werden, oder aber als flüssige Substanz, die sich erst im Ei formirt, habe ich nicht verfolgt. Thatsache ist, dass die Anhäufung feinsten Kügelchen sich oft in nächster Nähe der Follikelwand und eben nur da findet. Doch diese Frage zu entscheiden, bedürfte einer eigens darauf gerichteten Untersuchung. Hier soll nur hervorgehoben werden, dass auch bei anderen Insecten das Keimbläschen in bestimmte Beziehungen zu jenen

im Ei enthaltenen Substanzen tritt, die ich als Nährmaterial ansprechen konnte. Dies erkennt man aus den Figuren 106—109 (Taf. IV) von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*. Dort sieht man die Keimbläschen dicht von Körnchen umlagert, und wie bei *Dytiscus* ist es auch hier zweifellos, dass der Kern eine gewisse Anziehung auf die Körnchen ausübt, resp. seine Stellung verändert, um sich der Anhäufung von Körnchen zu nähern. Ähnliche Beispiele liessen sich noch von vielen anderen Insecten in Menge beibringen, doch verzichte ich darauf, da sie im Wesentlichen immer wieder dieselben Erscheinungen darbieten. Nur das Beispiel von *Locusta* habe ich noch einer etwas näheren Betrachtung zu unterziehen.

In den beiden jüngeren Eiern der Fig. 53 und demjenigen von Fig. 54 (Taf. II) sieht man den Keimbläschen feinere und stärkere Granula mehr oder weniger dicht anliegen, während im Kerninneren ebenfalls Kugeln und Ballen verschiedener Grösse auftreten, Verhältnisse, welche ganz an die von *Dytiscus* eingehender besprochenen erinnern. Dasselbe gilt von dem grösseren Keimbläschen der Fig. 53. An ihm sieht man einen grösseren Ballen dicht ange drückt, während kleinere Ballen an der Stelle liegen, wo die amöboiden Fortsätze des Keimbläschens einen etwas grösseren Umfang erreichen. Die amöboide Form des Kerns, zusammengehalten mit seiner Structur, weist nach den für *Dytiscus* gewonnenen Erfahrungen auf eine intensive Thätigkeit hin. Entsprechend der Thatsache, dass die Nährsubstanz hier nicht von zwei bestimmten Punkten ausgeht, findet sie sich gewöhnlich unregelmässig im Ei vertheilt.

Auffallend grosse Ballen fand ich mehrfach bei *Forficula* dem Keimbläschen anliegend (vgl. Fig. 98, Taf. IV), ohne auch hier bestimmt sagen zu können, welche Beziehungen sie zum Kern haben. Bei *Forficula* sind Nährzellen vorhanden, und dieselben liefern eine körnige Substanz, welche des Keimbläschen umlagert. Es finden sich hier also ähnliche Verhältnisse wie bei *Dytiscus*, und es dürfte deshalb wohl auch die Bildung jener Ballen auf entsprechende Weise zu erklären sein.

### 3. Beobachtungen an *Antedon rosacca* und *Spinther miniaceus*.

Nach dem, was ich über die Betheiligung des Keimbläschens an der Thätigkeit des Eies von *Dytiscus* mittheilen konnte, müssen solche Bilder, wie sie in den Fig. 73—78 (Taf. IV) von *Antedon* vorliegen,

von selbst auffallen. Ein Blick auf diese Figuren lässt die verschiedenartige Beschaffenheit der Keimbläschen erkennen, die ich nicht anders erklären kann, als dass sich die Kerne hier in verschiedenen Phasen ihrer Thätigkeit befinden. Dafür spricht auch die Bildung amöboider Fortsätze an einigen derselben (Fig. 73—75). In Fig. 76 zeigt das den Kern umgebende Protoplasma eine auffallende strahlige Anordnung, und das junge Keimbläschen der Fig. 78 ist von stark lichtbrechenden Körnchen umgeben, wie ich sie ähnlich von den Insecteneiern zu beschreiben hatte. In etwas älteren Eiern treten diese Körnchenanhäufungen zuweilen in noch stärkerem Maasse auf.

Aehnliche Verhältnisse finden sich bei *Spinther miniaceus*. Auf dieselben aufmerksam gemacht wurde ich durch L. VON GRAFF'S Monographie der Annelidengattung *Spinther* (43), woselbst eigenthümlich gestaltete Keimbläschen beschrieben und abgebildet werden. Zuweilen nämlich erstreckt sich das Keimbläschen in Form von Strahlen durch einen grossen Theil des Eiplasmas, während es in anderen Fällen die gewöhnliche kuglige oder ellipsoidische Gestalt hat. Diese Beobachtungen VON GRAFF'S konnte ich an einer grossen Zahl von Eiern, welche ich sowohl in frischem, wie in conservirtem Zustande untersuchte, durchaus bestätigen. VON GRAFF spricht ausserdem von einem den Kern umgebenden Hohlraum, den er selbst als künstlich entstanden bezeichnet. Diese Deutung ist sehr wahrscheinlich, da die betr. Beobachtungen VON GRAFF'S an conservirtem Material angestellt wurden und ich einen solchen Hohlraum nicht bemerkte.

Die eigenthümliche Gestaltung der Keimbläschen ist auf eine amöboide Beweglichkeit derselben zurückzuführen, welche hier besonders deutlich hervortritt, so dass *Spinther* ein vorzügliches Object ist, um sie zu studiren. An jüngeren Keimbläschen kann man sie sehr leicht beobachten. Die Figuren 71 a—c stellen ein und dasselbe Keimbläschen eines jungen Eies in drei aufeinanderfolgenden Stadien dar, wie sie rasch nach einander mit Hülfe des Zeichenapparates entworfen wurden. Während in den ersten beiden Stadien die Begrenzung noch sehr unregelmässig erscheint, ist dies im letzten weit weniger der Fall. Während der Beobachtung hört nämlich bald die amöboide Beweglichkeit auf, und die Keimbläschen nehmen allmählich eine runde Form an. So sieht man in einem Präparat, in dem vorher alle jüngeren Keimbläschen amöboide Formen zeigten, nach kurzer Zeit sämmtliche regelmässig gestaltet und abgerundet.

Auch die Figuren 72a und b stellen ein und dasselbe Keimbläschen in zwei verschiedenen Phasen dar. Dasselbe sendet seine

Fortsätze nur nach einer Seite aus. In Fig. 72 a sind dieselben umfangreicher, in Fig. 72 b kleiner, aber zahlreicher; sie verschwimmen hier in das umgebende Plasma, ähnlich wie ich dies von *Dytiscus* beschrieb. Dort deutete ich diese Erscheinung als ein Zeichen inniger Verbindung zwischen Kern und Zellplasma. — Ein derartiges „Verschwimmen“ der Kernbegrenzung gegen das Plasma ist überhaupt vielfach an den Eiern von *Spinther* zu beobachten, auch wenn dieselben keine amöboiden Fortsätze aufweisen. So gilt dies von den in Fig. 69 und 70 abgebildeten Eiern, welche wie alle übrigen sofort nach dem Zerzupfen des Thieres beobachtet und gezeichnet wurden. Beide Keimbläschen sind von stark lichtbrechenden Körnchen umgeben, das eine mehr, das andre weniger. Nach Analogie der früher (zumal bei *Dytiscus*) beobachteten Erscheinungen könnte man vielleicht schon daraus auf eine erhöhte Thätigkeit des Kernes schliessen, wozu dann noch der, wie es scheint, innige Contact zwischen Kern und Zelle hinzukommt. — In dem jugendlichen Keimbläschen der Fig. 70 ist neben dem regelmässig vorhandenen, meist mit Vacuole versehenen Keimfleck noch ein zweiter kleinerer Körper zu finden. Vielleicht darf man doch die Vermuthung aussprechen, wenn sie auch vorläufig ziemlich vager Natur ist, dass solche Körper der von aussen (aus dem Zellplasma) aufgenommenen und im Kern neu constituirten Substanz entsprechen.

An dem unregelmässig (amöboid) gestalteten Keimbläschen der Fig. 68 (Taf. IV) ist der ganze Rand undeutlich begrenzt und entbehrt ganz sicher einer abschliessenden Membran, und ganz ebenso verhält sich dasjenige der Fig. 67. Letzteres zeigt eine sternförmige Gestalt, indem es ringsum lange Ausläufer aussendet. Diese laufen spitz zu und verschwimmen mehr oder weniger im umgebenden Plasma. Durch eine solche Gestaltung dürfte die Oberflächenvergrösserung des Kernes und damit auch die Vergrösserung der Berührungsfläche mit dem Plasma am ehesten erreicht werden. Bei raschem Abtöden lässt sich die charakteristische sternförmige Gestalt der Keimbläschen erhalten; VON GRAFF bildet ganz ähnlich geformte in seinen Schnitten durch das ganze Thier ab.

---

## Anhang.

- a) Beziehungen des Keimbläschens von *Rana esculenta* zu seiner Umgebung.

Durch die Güte des Herrn Geheimrath LEYDIG wurden mir zwei Zeichnungen (Fig. 26 u. 27, Taf. II) zur Verfügung gestellt, welche er nach Ovarialeiern von *Rana esculenta* anfertigte. An ihnen treten ähnliche Erscheinungen auf, wie ich sie vielfach von den Insecteneiern zu schildern hatte. Herr Geheimrath LEYDIG theilt mir mit, dass er durch die Aehnlichkeit einer von mir im Biolog. Centralblatt<sup>1)</sup> publicirten Figur auf die Uebereinstimmung jener Vorgänge aufmerksam geworden sei. Er selbst beschreibt in seiner Arbeit über das thierische Ei im unbefruchteten Zustande (82) die hier in Frage kommenden Erscheinungen am Frosche folgendermaassen: „In einem frisch getödteten einjährigen Thiere, dessen Eier Mitte Mai im Mundspeichel untersucht wurden, sah man in vielen Eiern nach aussen von der Membran des Keimbläschens eine körnig-krümlige „Verdickungsschicht“, welche entweder das Keimbläschen rings umzog oder nur theilweise.“ „Bei sehr hoher Vergrösserung dünkte mir die Schicht aus Klümpchen zu bestehen, wovon sich jedes verjüngt wie mit einem Stiel gegen die Membran des Keimbläschens hinzog.“ LEYDIG glaubt, dass es sich bei dieser Erscheinung um einen Austritt von Substanz aus dem Keimbläschen handelt, zumal da im Innern des Keimbläschens nahe an dessen Membran „Keimflecke von winziger Ballenform“ lagen, welche jenen ausserhalb des Keimbläschens befindlichen Körpern sehr ähnlich waren. „Zweifelhaft geblieben bin ich“, fährt LEYDIG fort, „ob eine Bildung, welche ich in einem jungen Ei antraf, in den Kreis vorbemerakter Erscheinungen gehört . . . . Man sah nämlich eine wie zapfenartige Partie von der Aussenfläche des Keimbläschens weg nach zwei entgegengesetzten Seiten im Dotter ziehen<sup>2)</sup>. Bei verändertem Focus und Gebrauch von Reagentien erstreckt sie sich in Bogenform wie ein Quergürtel über das Keimbläschen weg, so dass eine Beziehung zu der (oben erwähnten) „Verdickungsschicht“ doch einigermaassen nahe liegt.“

Die betr. Erscheinungen werden durch die mir freundlichst überlassenen Zeichnungen Fig. 26 und 27 (Taf. II) illustriert. Die Aehnlichkeit derselben mit Bildern, wie ich sie beispielsweise in den Fig. 1

1) Bd. 8, p. 116, Fig. 7.

2) Man vgl. dazu die Fig. 26 (Taf. II).

17 und 19 (Taf. I) von *Dytiscus* gebe, ist allerdings auffallend. Wenn man bedenkt, dass derartige „Körnchen“, wie sie dort das Keimbläschen umlagern, auch in den Eiern von Insecten auftreten, die der Nährzellen entbehren (vergl. Fig. 54, Taf. II; Fig. 106—109, Taf. IV), und dass ich in diesen Fällen den Ursprung der „Körnchen“ auf das Follikel-epithel zurückführen musste, so wird man auch hier eine Lieferung von Nährsubstanz durch die Follikelzellen annehmen können. Vielleicht kommt jene Zone, welche das Keimbläschen umgiebt, dadurch zu Stande, dass das Keimbläschen ganz ähnlich wie bei den Insecteneiern eine so eigenartige, an gewissen Theilen des Keimbläschens besonders starke Anziehung auf die in Form von Körnchen auftretende Nährsubstanz ausübt. Nur in dieser Weise vermag ich die von LEYDIG beobachteten Vorgänge zu erklären, indem ich mich dabei auf die ähnlichen Erscheinungen in den Insecteneiern stütze. Dass ausserdem ein Austritt von Substanz aus dem Keimbläschen stattfindet, welcher vielleicht einer späteren Periode der Eibildung angehört, scheint mir dabei nicht ausgeschlossen. Der Kern, der sich vorher durch Aufnahme von Substanz aus dem Körper der Eizelle vergrössert hat, ist möglicherweise befähigt, auch auf jene Weise am Aufbau des Eies theilzunehmen. Die von LEYDIG beobachteten Gestaltsveränderungen am Keimbläschen junger Froscheier sprechen nach meinen weiter oben besprochenen Erfahrungen für eine rege Antheilnahme des Kernes an der Ausbildung des Eies. Ganz auffällig starke Gestaltsveränderungen des Keimbläschens, die, wie es scheint, auch mit Aenderungen in der Structur verbunden sind, hat O. SCHULTZE (109) an Ovarialeiern des Frosches beobachtet.

b) Auftreten kernartiger Gebilde in den Eiern von *Bombus terrestris* und ähnliche (?) Vorgänge bei *Musca vomitoria*.

Als zum Kern der Eizelle in directer Beziehung stehend werden von BLOCHMANN (15 u. 16) und STUHLMANN (118) gewisse Vorgänge angesehen, welche sich in besonders auffälliger Weise in den Ovarialeiern verschiedener Hymenopteren abspielen. Am Keimbläschen sollen sich (nach BLOCHMANN) kleine Vorsprünge (Knospen) bilden, die allmählich an Umfang zunehmen und sich ablösen. Da sie ganz das Aussehen von Kernen zeigen, belegt sie BLOCHMANN mit dem Namen Nebenkerne, während STUHLMANN, welcher ebenfalls ihren Austritt aus dem Kern annimmt, sie als Dotterkerne bezeichnet und ihnen eigentliche Kernnatur nicht zuschreibt. Ueber die Bedeutung der betr. Ge-

bilde, die sich später im Eikörper verbreiten und einer Auflösung verfallen, ist Sicheres nicht bekannt. Obgleich ich wesentlich Neues nicht hinzufügen kann, möchte ich doch meine Beobachtung einer so merkwürdigen Thatsache, wie sie das Auftreten vieler Kerne im Ei bildet, hier nicht unerwähnt lassen. Dass die betreffenden, von BLOCHMANN zuerst beschriebenen Gebilde Kerne sind, daran kann man nach ihrer ganzen Beschaffenheit kaum zweifeln. Ich fand sie bei *Bombus terrestris* in grosser Zahl an der Peripherie jüngerer Eier und solcher, in denen die Dotterbildung bereits ziemlich weit vorgeschritten war. Sie zeigen in der Structur eine so grosse Uebereinstimmung mit den Kernen der Epithelzellen, dass man beide Gebilde danach für völlig identisch halten möchte. Dies gilt zumal für diejenigen dieser „Kerne“, welche mit den Epithelzellkernen gleiche Grösse haben, ein Umstand, der nicht immer zutrifft; oft nämlich sind sie weit grösser, oft viel kleiner als die Epithelkerne (Fig. 104 u. 105 *K<sub>e</sub>*, Taf. IV). Da die „Kerne“ sehr oft in so bedeutender Zahl auftreten, dass sie ähnlich den Kernen des Blastoderms in ziemlich dichter, oft auch mehrschichtiger Anordnung einen grossen Theil der Eiperipherie umziehen, so fällt es mir schwer, an ihre Entstehung aus dem Keimbläschen zu glauben. Ein einziger dieser Kerne übertrifft das letztere oft weit an Grösse, ausser ihm sind aber noch eine grosse Menge anderer vorhanden. Jeder Schnitt der Serie lässt viele erkennen, und ihre Zahl summiert sich bedeutend durch die Anzahl der Schnitte. Sind die Nebenerne aus dem Keimbläschen hervorgegangen, wie es nach der Darstellung von BLOCHMANN und STUHLMANN der Fall ist, so müsste, auch wenn man ein nachträgliches Wachstum der Nebenerne im Eikörper annimmt, eine ausserordentlich starke Regeneration des Keimbläscheninhalts vom Eikörper her stattgefunden haben. Dass der geringe Umfang des Keimbläschens in den mit Nebenernen versehenen Eiern (vgl. Fig. 105 *K<sub>1</sub>*) auf einen bedeutenden Substanzverlust, veranlasst durch die reichliche Abgabe von Nebenernen, zurückzuführen sei, kann nicht angenommen werden, da auch in etwas jüngeren Eiern das Keimbläschen kaum oder doch nur wenig umfangreicher ist.

Was das spätere Schicksal der Nebenerne anbelangt, so wurde schon von den beiden genannten Forschern ihr allmähliches Verschwinden beobachtet. Man kann verfolgen, wie sie immer undeutlicher, minder färbbar und infolgedessen auch weniger kernähnlich werden. Allmählich verschwinden sie ganz in der Masse des Eikörpers, dem sie offenbar beigefügt werden; am längsten bleiben die in ihnen enthaltenen Chromatintheile erkennbar.

Sieht man sich nach nach einem Aequivalent der für die Hymenoptereierei geschilderten Vorgänge um, so bietet sich als solches die Auswanderung von Bestandtheilen des Kernes, wie sie von BALBIANI (6), später von LEYDIG (82) für die Myriopoden und ebenso von demselben Forscher für Spinneneiere geschildert worden ist. Auch in diesen Fällen sollen Theile des Keimbläschens in den Eikörper austreten, um da zu vergehen; doch unterscheidet LEYDIG zweierlei Art kernartiger Gebilde im Dotter, von denen die einen in der erwähnten Weise, nämlich aus dem Keimbläschen, ihren Ursprung nehmen, die andern aber aus dem Dotter selbst sich bilden sollen. Wohl war behauptet worden, dass sie die Kerne des Follikelepithels liefern, doch hat diese Angabe keine Bestätigung gefunden. So grosse Uebereinstimmung mit Kernen wie in den Eiern der Hymenopteren scheinen jene Gebilde in keinem der genannten Fälle zu haben. Besonders auffällig ist hier die Uebereinstimmung mit den Kernen des Follikelepithels. Bei der Menge der vorhandenen Nebenkerne drängt sich die (auch schon von STUHLMANN geäußerte, jedoch wieder verworfene) Vermuthung auf, dass zwischen ihnen und den Kernen des Follikels Beziehungen bestehen möchten, nicht so, als ob das Epithel vom Keimbläschen aus seinen Ursprung nähme, sondern vielmehr eine Einwanderung von Epithelzellen in das Ei stattfände. Freilich bietet sich dafür kein weiterer Anhaltspunkt, auch erfordert die Ernährung des Eies solches nicht, da sie bei anderen Insecten auch ohne dies vor sich geht. Jedenfalls dürfte die genaue Untersuchung der hier nur berührten Vorgänge recht interessante Resultate ergeben.

Eine zweite, in ihrer Bedeutung ebenfalls noch unverständene Erscheinung, welche die Ei- und Nährfächer von *Musca vomitoria* betrifft, möchte ich hier zur Sprache bringen, weil ich sie früher (vgl. 70, p. 578) vor der Publication der ausführlichen, oben citirten Arbeit BLOCHMANN'S mit dessen Beobachtungen an Eiern und Wespen identificiren zu müssen glaubte. Als ich dies that, lag nur eine kurze Mittheilung BLOCHMANN'S ohne Abbildungen vor (15). Nach seiner ausführlichen Darstellung muss ich die an Fliegeneiern beobachtete Erscheinung für verschieden von denen der Hymenoptereierei halten. Auch hier erscheinen zwar an dem Keimbläschen, ähnlich wie es seiner Zeit von BLOCHMANN geschildert wurde, eine Menge bläschenförmiger Gebilde, aber dieselben verrathen in ihrer Beschaffenheit nichts Kernähnliches. Der Vorgang ist folgender:

Wie dies die Fig. 103 (Taf. IV) veranschaulicht, treten im Eifach

sowohl wie im Nährfach kleine, sich fast gar nicht färbende Gebilde auf, die sich besonders stark in der Umgebung der Kerne anhäufen. Merkwürdiger Weise erschien der Kern da, wo sie in grösserer Anzahl an einem solchen auftraten, nicht wie die anderen stark mit Chromatin erfüllt, sondern vielmehr fast ganz leer (Fig. 103). Dies Verhalten beobachtete ich mehrmals. Einige weitere Abbildungen sowie eine Besprechung der betr. Erscheinung finden sich bereits in der früheren Arbeit <sup>1)</sup>, doch lag mir ausser dem obengenannten Grunde auch deshalb daran, den Vorgang hier zu besprechen, weil die dürftige Wiedergabe jener Zeichnungen denselben nicht in richtiger Weise erläutert. Mit Zuhilfenahme der hier gegebenen Abbildung werden auch jene richtig zu verstehen sein. Man sieht dort, wie die betreffenden bläschenähnlichen Körperchen oft in grosser Menge auftreten. Ob sie vom Kern herkommen, wie BLOCHMANN und STUHLMANN es von den ihrerseits beobachteten Gebilden annehmen, wage ich nicht zu behaupten, obwohl ihre Lagerung in der Nähe der Kerne für eine solche Auffassung spricht. Aber mir schien auch, als ob dieselben Gebilde dicht an und zwischen den Epithelzellen zu bemerken seien (Fig. 103), und vielleicht stehen sie mit der Lieferung von Substanz durch die letzteren in Zusammenhang. — Wenn man übrigens bemerkt, dass in vielen der in Rede stehenden Körper eine dunkle Stelle, ähnlich einem Kern, vorhanden ist (Fig. 103), so drängt sich der Gedanke auf, dass man es mit zelligen Gebilden, vielleicht sehr kleinen Blutkörperchen oder aber parasitischen Organismen <sup>2)</sup> zu thun hat. — Mit dem früher von *Bombus* geschilderten Verhalten scheint mir dasjenige von *Musca* nicht ohne weiteres zusammenzuwerfen, da die hier beobachteten Gebilde der deutlichen

---

1) 70, p. 578, Fig. 31—33 (Taf. XXI).

2) Von HEIDENHAIN (51) sind in den Epithelkernen des Dünndarms von *Salamandra maculosa* Entwicklungsstufen von Coccidien beobachtet worden, bei deren Schilderung ich an die oben von *Musca* beschriebenen Vorgänge erinnert wurde. Ebenso musste ich bei denselben an die von GAULE (40 u. 41) beschriebenen „Cytozoen“ denken, die sich neben dem Kern in den Blutkörperchen des Frosches finden. Nach GAULE'S Beschreibung sind dies rundliche oder spindelförmige, farblose Gebilde, von denen man der Beschreibung nach wohl vermuthen könnte, dass sie ähnlicher Natur wie die bei *Musca vomitoria* gefundenen sein könnten. Für diese Vermuthung spricht weiter, dass bei ihrem Vorhandensein der Kern der Blutkörperchen zuweilen wie leer erscheint. Ähnliches fand ich bei *Musca*. Derartige Gebilde sollen nach GAULE in den verschiedensten Organen und Geweben auftreten.

Kernstructur entbehren. Auch in Bezug hierauf muss von speciellen Untersuchungen weiterer Aufschluss erwartet werden.

## II.

### Lageveränderung der Kerne.

Im Allgemeinen ist man gewöhnt, den Kern ungefähr in der Mitte der Zelle gelagert zu finden. Weicht er von dieser Lagerung auffallend ab, so ist man geneigt, nach besonderen Gründen zu suchen, welche den Wechsel in der Lage bedingen. Ich habe nun eine Anzahl von Beispielen gesammelt, welche geeignet scheinen, die Gründe für derartige Lageveränderungen aufzudecken, und zwar beziehen sich dieselben, wie ich im voraus bemerken will, wiederum auf die Ernährung der Eier. Diese erfolgt entweder von der gesammten Peripherie des Eies oder nur von einem bestimmten Punkt aus. Dies richtet sich danach, ob das Ei gleichmässig von dem ernährenden Medium oder von den Lieferanten der Nährsubstanz umgeben ist, oder ob die letzteren an einer bestimmten Stelle stärker entwickelt sind. Der erstere Fall gilt für allseitig von Nährflüssigkeit oder Epithel umgebene Eier, der andere beispielsweise für das Auftreten eines Nährfaches am Ei. Dieses letztere Verhalten wird, weil besonders beweisend, unsere Aufmerksamkeit zuerst in Anspruch nehmen.

#### 1. *Forficula auricularia*.

Das von Epithel umkleidete Nährfach des Ohrwurms bildet mit dem Eifach zusammen einen Anfangs kugelrunden, später in die Länge gezogenen Körper (Fig. 98, 100–102, Taf. IV). Während das Nährfach sonst gewöhnlich mehrere, oft sehr viele Nährzellen enthält, ist beim Ohrwurm nur eine solche vorhanden, die das ganze Nährfach erfüllt. Sie besitzt Anfangs einen runden Kern, der sich aber später verzweigt (vgl. die Fig. 95–101 *Nz*), so dass dadurch (bei Betrachtung der ganzen Eiröhre) solche Bilder zu Stande kommen, wie sie durch Fig. 100 und 102 dargestellt werden. Da das Nährfach ziemlich undurchsichtig ist, so erblickt man in älteren Eifächern nur einzelne Theile des verzweigten Nährzellkerns. In dem betreffenden Stadium der Ausbildung des Eies pflegt sich das Nährfach gegen das Eifach vorzuwölben, so dass letzteres an seinem oberen Umfang nur einen schmalen Spalt darstellt (Fig. 100).

Wie in Fig. 102 wiedergegeben ist, finden im Nährfach sehr starke Ausscheidungen von Körnchen statt, und die nämlichen Körnchen treten

dann in grosser Menge auch im Eifach auf, so zahlreich, dass sie oftmals ein Erkennen des Keimbläschens völlig verhindern. Die hier vorliegenden Verhältnisse sind im Princip ganz dieselben, wie sie von *Dytiscus* geschildert wurden. Die Nährzelle producirt Substanz, welche in Form kleiner Kügelchen an das Ei abgegeben wird. Es ist nun von Interesse, zu sehen, wie sich der Kern der Eizelle von *Forficula* zu diesem Vorgang verhält.

In gewissen Stadien der Eibildung, und zwar in denjenigen, welche den Figg. 100 und 102 ungefähr entsprechen, findet man das Keimbläschen gewöhnlich dem Nährfach dicht anliegend, sei es nun, dass es in der Mitte der oberen Begrenzung gelegen und in Folge seiner dichten Anlagerung an das Nährfach eingebuchtet ist (Fig. 101  $K_1$ ), sei es, dass es sich in den Spalt zwischen Nährfach und Follikelepithel hineindrängt und seine Gestalt dementsprechend modificirt (Fig. 100  $K_1$ ). Am deutlichsten sprechen solche Bilder, wie das der Fig. 102,  $\frac{2}{3}$  für das Bestreben des Keimbläschens, sich dem Nährfach möglichst zu nähern. Man sieht es hier in die Breite gezogen und dadurch dem Nährfach mit breiter Fläche anliegen. Zugleich erkennt man in der Nährzelle eine ziemlich starke Anhäufung von Körnchen, welche auf  $\frac{2}{3}$  eine besonders intensive Thätigkeit der Zelle hinweist. — Auch in älteren Eifächern, deren Nährzelle noch vorhanden und wohl auch noch in Function ist, findet man das Keimbläschen ganz in der Nähe derselben (Fig. 101  $K_1$ ), nur hat es hier wieder eine kugelfunde Form angenommen, die ihm auch in jüngeren Stadien zukam, wie die Fig. 96 und 97 ( $K_1$ ) beweisen. Späterhin, wenn die Nährzelle der Veränderung anheimfällt, bewahrt das Keimbläschen seine Lage in der unmittelbaren Nähe des oberen Poles nicht beständig, sondern kann weiter nach unten rücken. Die Zuführung von Nährsubstanz  $\frac{2}{3}$  erfolgt nicht mehr von jenem Punkt aus, und dementsprechend wird von dort her keine Anziehung mehr auf das Keimbläschen ausgeübt.

Ich muss noch hervorheben, dass immer in solchen Fällen, wo das Keimbläschen eine so auffällige Form zeigte wie in Fig. 102, die Anlagerung von Körnchen im Eifach sowohl wie im Nährfach eine ganz besonders dichte war, so dass sich das Keimbläschen selbst erst erkennen liess, wenn die Eiröhre etwas comprimirt wurde. Dass diese starke Ausscheidung von Körnchen durch die Nährzelle zusammenkommt mit dem Wechsel in der Lage und der damit verbundenen Gestaltveränderung des Keimbläschens, spricht entschieden für eine Antheilnahme des Kernes an der Thätigkeit der Eizelle,

welche Thätigkeit sich zu dieser Zeit der Eibildung auf die an das Nährfach angrenzenden Theile concentrirt.

## 2. *Dytiscus marginalis*.

Die Beobachtungen, welche über die Lageveränderung des Keimbläschens von *Dytiscus* gemacht wurden, sind zwar weniger in die Augen fallend als die soeben vom Ohrwurm geschilderten, sind aber zum Theil auf die gleichen Ursachen zurückzuführen. So bemerkt man, dass in solchen Fällen, wo im Ei unterhalb des Nährfaches eine sehr starke Ausscheidung von Körnchen stattgefunden hat, die Keimbläschen gegen dieses hintrücken (Fig. 8, Taf. I) und ihm oft ziemlich eng angelagert sind, wie überhaupt die Keimbläschen in solchen Follikeln, deren Nährfächer noch functioniren, immer mehr gegen letztere hin gelegen sind. Da aber für gewöhnlich das oberhalb des Eies gelegene Nährfach dasjenige ist, welchem vor allem die Ernährung des jungen Eies zufällt, so finden sich auch die Keimbläschen zumeist näher dem oberen Pol. Wenn ausnahmsweise das untere Nährfach stärker an der Lieferung von Substanz für das darüber liegende Ei betheiligt ist, so kann das Keimbläschen auch nach diesem hintrücken.

Die mit Fortsätzen versehenen und dadurch eine stärkere Thätigkeit bekundenden Keimbläschen fand ich zuweilen dem Substanz liefernden Nährfach sehr stark genähert.

Endlich muss noch der durch Fig. 110 (Taf. IV) illustrierte Fall hier seine Erledigung finden. Man sieht ein Keimbläschen von unregelmässiger Gestaltung mit der etwas abgeplatteten Seite der Innenfläche des Follikels anliegen; zwischen Epithel und Keimbläschen erblickt man aber eine Schwärzung des Eiinhalts, welche sich bei Untersuchung mit stärkerer Vergrösserung als gleichartig mit jener schwarzen Masse documentirt, welche in der Umgebung der Keimbläschen oder unterhalb der Nährzellen auftritt und welche von der durch das Ei aufgenommenen Nährsubstanz herrührt (vgl. Fig. 29—39, Taf. II). Es scheint demnach, als wenn auch die Epithelzellen ganz ähnliche Substanz ausschieden, wie die Nährzellen, zumal da es von vornherein unzweifelhaft ist, dass sie an der Ernährung des Eies betheiligt sind. Ganz wie das Keimbläschen sonst, die Quelle der Nährsubstanz aufsuchend, gegen die Nährzellen hintrückt, nähert es sich hier dem Epithel. Weshalb aber gerade jene einzelne Stelle bevorzugt ist und stärker secernirt als das übrige Epithel, ist schwer zu sagen. An den beiden, das betreffende Ei begrenzenden Nährfächern ist etwas Beson-

deres nicht zu bemerken. Ausscheidungen von Körnchen sind in ihnen nicht vorhanden, und ebensowenig finden sich solche im Ei, mit Ausnahme der besprochenen Stelle zwischen Epithel und Keimbläschen. Einen Grund, weshalb hier die Nährfächer weniger stark zu functioniren scheinen, weiss ich nicht anzugeben. Dass das Keimbläschen in besonders thätigem Zustande sich befindet, darauf deutet seine Gestaltung hin. An einigen der folgenden Schnitte tritt die amöboide Form noch deutlicher hervor, da die Ausbuchtungen tiefer und die Fortsätze umfangreicher sind. Offenbar tritt es hier zu jener, von den Epithelzellen gelieferten Substanz in dieselben Beziehungen, welche wir hinsichtlich der Nährzellen in einem früheren Capitel für *Dytiscus* schon eingehend untersucht haben. Dass auch die Keimbläschen anderer Insecten derartige Beziehungen zum Follikelepithel haben, wird aus dem Folgenden hervorgehen.

### 3. *Nepa cinerea*, *Notonecta glauca* und andere Insecten.

Bei *Nepa* und *Notonecta* liegen wie bei anderen Hemipteren die Nährzellen in der umfangreichen Endkammer der Eiröhre vereinigt; die einzelnen Eier sind aber durch protoplasmatische Verbindungsstränge mit der Endkammer vereinigt, und durch diese wird ihnen von der in der Endkammer aufgehäuften Nährmasse ein Theil zugeführt. Die einzelnen Eifächer entbehren dagegen der Nährzellen und sind vom Follikelepithel umkleidet. Dieses letztere nun übernimmt allem Anschein nach neben jenen zuführenden Strängen einen wichtigen Theil der Ernährung des Eies. In den Fig. 106—108 (Taf. IV) sieht man, dass an den Epithelzellen eine Anhäufung von Körnchen zu finden ist, die zumeist dort dichter und umfangreicher ist, wo das Keimbläschen liegt. Ich kann diese Erscheinung nicht anders deuten, als dass vom Epithel aus eine Abscheidung von Substanz stattfindet und dass der Kern des Eies in Beziehung zu derselben tritt, indem er sich dem Ort der Abscheidung nähert (Fig. 107 u. 108). Ob die Abscheidung in flüssiger oder fester Form geschieht, kommt dabei für unsere Betrachtung nicht in Frage. Bisher ist sowohl das eine wie das andere behauptet worden. Uns interessiren vorläufig nur die Körnchen, Kügelchen, Tröpfchen, oder welche Bezeichnung ihnen sonst zukommt, je nachdem sie in dieser Form von den Epithelzellen abgegeben oder erst nachträglich durch die Thätigkeit der Eizelle formirt werden. In Fig. 107 fällt auf, wie die Körnchen das an die Wand gerückte Keimbläschen umlagern; in Fig. 106 sieht man, dass die Körnchen nach dem ein wenig entfernten Keimbläschen hinziehen, dass also hier eine An-

ziehung derselben auf die Körnchen statthaben muss, wie wir sie ganz ähnlich von den durch die Nährzellen ausgeschiedenen Körnchen bei *Dytiscus* kennen lernten. In Fig. 109 endlich liegen die Keimbläschen mehr inmitten der jungen Eier, und in ihrer directen Umgebung findet sich eine Anlagerung der nämlichen Körnchen, welche wir in den zuvor betrachteten Fällen an der Wand des Follikels antrafen. Wir können nicht anders annehmen, als dass sie durch die Anziehungskraft des Keimbläschens hierher gezogen wurden. Eine solche würde aber kaum ausgeübt werden, wenn das Keimbläschen nicht an der assimilirenden Thätigkeit der Eizelle theilnähme.

Vorgänge wie die soeben geschilderten wurden noch bei vielen anderen Insecten beobachtet. Es wiederholen sich dabei im Ganzen die gleichen Erscheinungen mit geringen Modificationen. Letztere betreffen Gestalt und Lagerung des Keimbläschens, die Art und Weise der Umlagerung mit Körnchen und den Umfang der letzteren. Betonen möchte ich nur noch, dass diese Vorgänge nicht mit der eigentlichen Dotterbildung zu verwechseln sind, da diese erst später vor sich geht.

#### 4. *Spongelia pallescens* und *Placina monolopha*.

Eine auffällige Lageveränderung des Keimbläschens, die zugleich mit einer Modification seiner Gestalt verbunden ist, tritt uns bei *Spongelia pallescens* entgegen (Fig. 111—117, Taf. V). Während der Kern bei vielen Eiern dieses Schwammes central im Ei liegend gefunden wird, sieht man ihn in andern Eizellen peripher gelagert. Die Stellung, welche er hier annehmen kann, ist eine verschiedene. Oft findet man ihn dicht an den Rand angepresst, zuweilen ist er demselben weniger stark genähert. Ich hebe hier besonders solche Fälle hervor, in denen die Annäherung des Keimbläschens an die Umgebung des Eies eine besonders starke ist (Fig. 111—115, Taf. V). Dies ist der Fall in Fig. 114 und 115, wo sich der Kern in die Breite zieht, allem Anschein nach, um eine möglichst grosse Berührungsfläche mit dem das Ei umgebenden Follikel (*F'*) zu gewinnen. Der freie Raum, welcher zwischen Ei und Follikel auftritt, ist bei der Conservirung in Folge der Contraction des Eies entstanden. Dass diese Zusammenziehung nicht von Einfluss auf die Lagerung des Kernes gewesen ist, wird dadurch bewiesen, dass derselbe in anderen, ebenso stark contrahirten Eiern in der Mitte des Eies liegt. So findet man in ein und demselben Schnitt central gelegene Keimbläschen und daneben solche Eier, deren Keimbläschen an den Rand gerückt ist.

Die betreffenden Schnitte wurden von Herrn Stud. R. HEYMONS gelegentlich des mikroskopischen Cursus angefertigt und mir freundlichst überlassen. Als ich die Präparate sah, fiel mir sofort die Aehnlichkeit in Lagerung und Gestaltung des Keimbläschens mit dem oben geschilderten Verhalten bei *Forficula* auf (vgl. Fig. 102, Taf. IV). Bei weiterem Suchen fanden sich in diesen und anderen Schnitten desselben Schwammes noch viele ähnliche Bilder. Auf anderen scheint es, als wenn das Keimbläschen sich eben erst anschickte, jene Lagerung einzunehmen. So sehen wir es in Fig. 113, welche einen kleinen Abschnitt des Eies darstellt, noch kugelförmig, aber schon ist es der Peripherie so eng angelagert, dass seine Begrenzung zugleich diejenige des Eies bildet und es sogar ein wenig über den Umfang des letzteren herausragt. Letzteres Verhalten könnte allerdings auch auf die vorhandene Contraction des Eies zurückzuführen sein. Sicher ist aber, dass zwischen Ei und Follikel keine oder doch nur eine äusserst dünne Lage von Eisubstanz vorhanden ist, dass also das Keimbläschen sich in möglichst directer Berührung mit dem Follikel befindet.

In Fig. 111 (u. 112) steht das Keimbläschen ebenfalls in sehr enger Verbindung mit dem Follikel, nur ist in diesem Falle seine Gestalt eine etwas andere. Auch hier ist von einer eigentlichen Membran und von Zellplasma am Keimbläschen nichts zu bemerken, sondern die leicht granulirte Masse desselben grenzt direct an den durch Abheben des Eies entstandenen Hohlraum.

Ueber die Bedeutung der geschilderten Erscheinung lässt sich in Uebereinstimmung mit dem bei den Insecten gefundenen Verhalten nur das sagen, dass auch die Lage des Keimbläschens in Beziehung zu den Ernährungsverhältnissen des Eies stehen mag. Es ist ja nicht anders möglich, als dass die dem Ei zugeführte Nährsubstanz von den Follikelzellen geliefert wird oder sie doch passiren muss. Freilich tritt dann das Bedenken auf, warum es gerade eine bestimmte Stelle des Follikels ist, dem sich das Keimbläschen nähert und die dann also besonders stark an der Lieferung von Nährsubstanz theilhaftig sein müsste. Man fragt sich, ob es nicht günstiger wäre, wenn das Keimbläschen in centraler Lage innerhalb des Eies verharrte und von hier aus seinen Einfluss auf die Zelle gleichmässig nach allen Richtungen geltend machte. Es scheint fast, als ob dieser Einfluss für das ganze Ei zuweilen nicht genüge, vielleicht beim Eintritt bestimmter Umstände, und als ob sich dann die Thätigkeit des Kerns auf gewisse Punkte concentrirte. Auch bei Insecteneiern fanden wir ja den Kern nicht immer inmitten des Eies, sondern oft peripherisch gelagert.

Bei *Spongelia* bieten sich alle Uebergänge von einer centralen zu der peripheren Lagerung (Fig. 111—117) dar, und zwar sind es sowohl jüngere wie ältere Eier, welche beide Arten der Lagerung aufweisen, so dass dieselbe nicht auf einen besonderen Ausbildungszustand des Eies beschränkt ist, sondern wohl eher gewissen Ernährungsverhältnissen desselben entspricht, wie dies bereits ausgeführt wurde.

In einer unlängst erschienenen Arbeit über die Ei- und Sperma-bildung bei *Spongilla fluviatilis* von FIEDLER finden sich ganz ähnliche Bilder, wie die von mir an *Spongelia* beobachteten<sup>1)</sup> und werden dort als mit der Bildung der Richtungskörper in Zusammenhang stehend gedeutet. Die Aehnlichkeit jener Bilder mit den meinigen könnte dazu führen, auch die letzteren auf den Vorgang der Richtungskörperbildung zu beziehen, wozu die periphere Lagerung des Kernes leicht verleiten könnte. Daran ist aber hier nicht zu denken, aus dem einfachen Grunde, weil die randständige Lage des Kernes in gleicher Weise sowohl bei jüngeren, wie bei älteren Eiern auftritt. In den durch die Fig. 111—115 dargestellten Eiern hat der Dotter noch nicht seine völlige Ausbildung erreicht, auch besitzen die grössten von ihnen nicht die Hälfte des Umfangs reifer Eier.

Eine oberflächliche Lagerung des Keimbläschens wurde auch von F. E. SCHULZE bei *Placina* und *Euspongia* beobachtet (111, p. 415 u. p. 641). Er fand es bis nahe an die Oberfläche des Eies gerückt oder sah an Stelle des Kernes nur eine undeutlich begrenzte lichtere Stelle. Da es sich in beiden Fällen um reife Eier handelt, kann die betreffende Erscheinung allerdings mit der Bildung der Richtungskörper in Zusammenhang stehen, und ich fühle mich nicht ohne weiteres berechtigt, sie wie bei *Spongelia* mit einer Antheilnahme des Kernes an der Ernährung der Eizelle in Beziehung zu bringen. Dagegen sah ich selbst an Schnitten von *Placina monolopha*, dass nicht nur bei älteren, sondern auch bei jüngeren Eiern die Keimbläschen eine periphere Lagerung annehmen. Man findet sie gewöhnlich in der Nähe der Eibegrenzung (Fig II A—C), oftmals denselben eng angelagert (Fig. II B). Dabei ist das Keimbläschen meist nicht regelmässig kuglig oder ellipsoidisch geformt, sondern mit mannigfachen Ausbuchtungen und Fortsätzen versehen. Zuweilen zeigt es amöboide Form (Fig. II A). Diese Gestaltveränderungen der Keimbläschen waren nicht auf Einwirkungen der Reagentien zurückzuführen, denn die Dottermasse lag der

1) 34, Taf. XI, Fig. 13—15.

Grenze des Keimbläschens dicht an. Ein Hohlraum zwischen Kernmembran und Eikörper, wie er bei Schrumpfung aufzutreten pflegt, war nicht vorhanden. Sodann fanden sich aber in denselben Schnitten, welche amöboid gestaltete Keimbläschen enthielten, immer zugleich auch regelmässig geformte. Bei der vorauszusetzenden gleichartigen Einwirkung der Conservirungsflüssigkeit würden gewiss auch diese ihre Gestalt geändert haben. Da sie regelmässig gestaltet sind, die anderen dagegen von der regulären Form abweichen, so weist dies auf verschiedene Thätigkeitszustände der Keimbläschen hin.

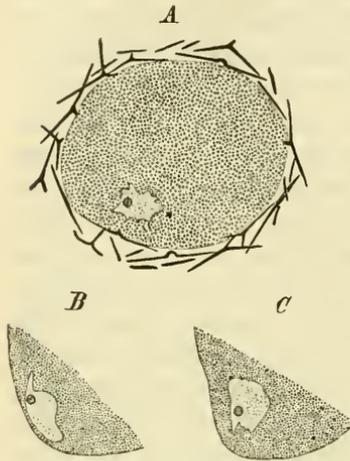


Fig. 11 A—C. Schnitte durch Eier von *Placina monolopha* F. E. SCH. A ein Ei mit umgebenden Nadeln, B und C Theile von Eiern, die periphere Lage des Kernes zeigend. Vergr. 355fach.

Ich habe früher die amöboide Form des Zellkerns damit erklärt, dass er durch eine derartige Gestaltung grösseren Einfluss auf die Zelle zu gewinnen suche. Ein solches Verhalten würde uns also auch hier bei *Placina* entgegengetreten. Dazu kommt, dass zuweilen die Begrenzung des Kernes sehr undeutlich wird und ganz verschwindet, welche Erscheinung auf eine innigere Berührung zwischen Kern und Zellplasma hinweist. Alles dies zusammengenommen, wird man auch hier berechtigt sein, eine Beteiligung des Kernes an der Ernährung der Eizelle anzunehmen. Damit dürfte denn auch die periphere Lagerung des Kernes zu erklären sein, entsprechend den bei *Spongelia* besprochenen Verhältnissen.

Auch bei *Corticium candelabrum* und anderen Schwämmen findet sich das Keimbläschen sowohl in sehr jungen, wie in älteren Eiern der Peripherie dicht angelagert, ähnlich wie dies von *Spongelia* beschrieben wurde, und oft erscheint es stark in die Breite gezogen. Die Bilder sind im Ganzen immer wieder dieselben, so dass ich auf eine nähere Beschreibung dieser Verhältnisse nicht eingehe.

##### 5. Verschiedene Cölenteraten.

Durch Abbildungen aus den Arbeiten von O. und R. HERTWIG (58) sowie CLAUS (27) wurde ich auf charakteristische Lagerungsverhält-

nisse der Keimbläschen verschiedener Cölenteraten aufmerksam gemacht. Sie beziehen sich zumal auf *Pelagia noctiluca*, *Aurelia aurita*, *Charybdea marsupialis* und *Sagartia parasitica*. Das hier zu besprechende Verhalten der Keimbläschen erfuhr in jenen Arbeiten keine besondere Berücksichtigung, da dieselben andere wichtige Gesichtspunkte verfolgten. Leider war mein Bemühen, mich durch eigenen Augenschein von den hier obwaltenden Verhältnissen zu überzeugen, nur zum Theil von Erfolg gekrönt. Unter sechs Pelagien und einer *Charybdea*, die ich mir zur Untersuchung verschaffte, fand sich nur ein, noch dazu junges Weibchen. Ich sehe mich deshalb genöthigt, die hier zu besprechenden Verhältnisse zum Theil durch Copien von Abbildungen der genannten Forscher zu erläutern.

*Pelagia noctiluca* und *Aurelia aurita*.

Die Genitalorgane der hier zu besprechenden Medusen entstehen bekanntlich als Faltenbildungen vom Entoderm des Magenraums aus. Die Wand dieser sackförmig werdenden Entodermfalte stellt ein Epi-

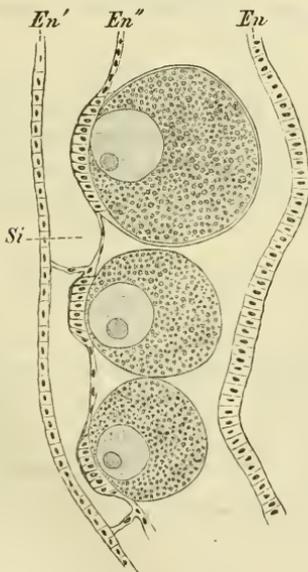


Fig. III.

Fig. III. Theil eines Querschnitts durch das Genitalband einer weiblichen *Pelagia noctiluca*; nach C. CLAUS.

*En* Entoderm, *En'* parietales, *En''* viscerales Epithel des Genitalsinus (*Si*), *En* und *En''* Wandung des Ovariums.

Fig. IV. Ei mit „Zellenkrone“ (Nährboden) von demselben Thier; nach O. und R. HERTWIG.

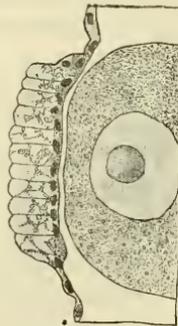


Fig. IV.

thel dar, dessen Zellen die Eier liefern (Fig. V, pag. 45). Bei *Pelagia* entwickelt sich nach der Entdeckung von O. und R. HERTWIG ein Theil der nicht zu Eiern werdenden Zellen des Epithels in eigenthümlicher Weise (Fig. III u. IV). An der Stelle, wo ein grösseres Ei liegt, werden sie „hoch, cylindrisch und von Vacuolen aufgetrieben, so dass das Protoplasma nach der Basis, wo auch der Kern liegt, zusammengedrängt wird, nach der Peripherie dagegen nur noch in Gestalt eines zarten Netzwerks auftritt“. Diese Zellen bilden eine Schicht, welche auf Querschnitten der Peripherie des Eies wie eine Krone aufsitzt (Fig. III u. IV). CLAUS schreibt den „Zellenkronen“ die Bedeutung eines Nährbodens für die wachsenden Eier zu.

Wie schon die Brüder HERTWIG bemerkten und wie aus ihren und den CLAUS'schen Abbildungen hervorgeht, liegen die Keimbläschen jenen Zellenkronen dicht an (Fig. III). Wenn die letzteren, wie CLAUS will, als Nährboden der Eier aufzufassen sind, so würde man hier an eine Antheilnahme des Kernes an der Ernährung des Eies zu denken haben. Uebrigens wüsste ich keine andere Erklärung für diese auffallende und regelmässig wiederkehrende Lagerung des Kernes zu geben.

Bei der jungen weiblichen *Pelagia*, welche ich untersuchte, waren die Zellenkronen noch nicht zur Ausbildung gekommen, doch zeigten die grösseren der vorhandenen Eier ebenfalls bereits die excentrische Lagerung des Keimbläschens, so dass dieses bereits den Epithelzellen anlag, welche späterhin durch stärkeres Wachsthum den „Nährboden“ der Eier liefern.

Wie aus der HERTWIG'schen Darstellung (Fig. IV) hervorgeht, liegen auch die Kerne der Kronenzellen dem Ei ziemlich dicht an. Also nicht nur die Kerne der sich ernährenden Eizellen, sondern auch diejenigen der wahrscheinlich secernirend thätigen Zellen des „Nährbodens“ zeigen eine auffallende Lagerung. Während sich jene der Gegend nähern, wo die intensivste Aufnahmehätigkeit der Zelle stattfindet, rücken diese nach der Gegend, in welcher sich die Abscheidung vollzieht. Das letztere Verhalten schliesst sich an dasjenige an, welches ich späterhin von den Kernen der Ovarialfollikel bei den Insecten mitzutheilen haben werde.

Aehnliche Verhältnisse wie bei den jungen Pelagien finden sich bei *Aurelia aurita* (Fig. V). Hier bilden sich keine Nährzellen im Epithel aus, doch dürfte so wie bei den jungen Pelagien dem Epithel die Function zukommen, dem Innern des Ovariums (vom Gastralraum her) Nährsubstanz zuzuführen, in entsprechender Weise, wie wir dies

auch von höheren Thieren annehmen mussten. Dann spricht auch hier wieder die Lagerung des Kernes an der Peripherie des Eies für seine

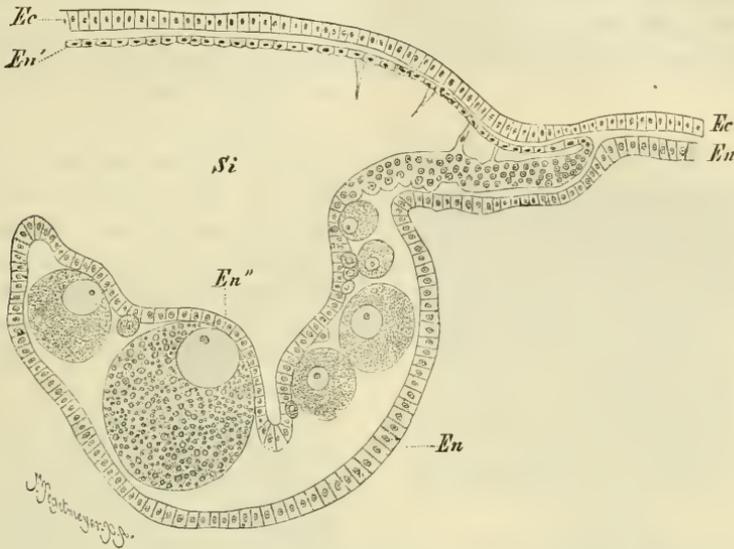


Fig. V. Querschnitt durch ein Ovarium von *Aurelia aurita*, nach C. CLAUS. *Ec* Ectoderm der Subumbrella, *En'* parietales, *En''* viscerales Entoderm des Genitalsinus (*Si*), welches letztere die Eizellen liefert. *En* und *En''* Entodermfalte, welche das Ovarium bildet.

Antheilnahme an der Thätigkeit der Zelle. Die Uebereinstimmung dieser Verhältnisse mit den für die Insecten beschriebenen ist nicht zu verkennen.

Anders liegen die Verhältnisse bei *Nausithoë*. Hier fand ich die grösseren Eier frei im Innern des Ovariums gelagert. Wenn auch an ihnen eine, jedoch bei weitem nicht so auffällige excentrische Lagerung des Keimbläschens zu bemerken ist, so lässt sich ihr Verhalten mit denjenigen Fällen der Insecten-Eibildung vergleichen, in denen das Ei gleichmässig vom Follikel umschlossen ist und dennoch das Keimbläschen sich peripher (an einen bestimmten Theil des Follikels) lagert. Wie in diesem Fall vom Follikel aus, so erfolgt bei *Nausithoë* die Ernährung des Eies von der dasselbe allseitig umgebenden Gallerte. Nun mag es wohl sein, dass gewisse Gegenden derselben aus zufälligen, uns unbekanntem Gründen besonders reichlich Nährmaterial an das Ei liefern, und dass dann der Kern nach einer solchen Gegend hinrückt.

*Charybdea marsupialis.*

Von den Genitalorganen der *Charybdea* geben O. und R. HERTWIG an, dass sie als acht blattförmige Gebilde zu je zwei in den vier Radialtaschen gelegen sind. Die letzteren erscheinen als Aussackungen

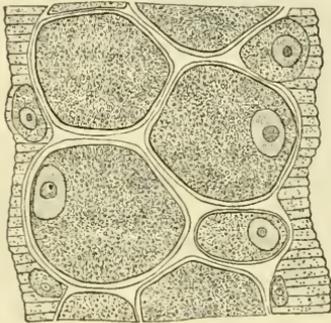


Fig. VI. Querschnitt durch das Ovarium einer *Charybdea marsupialis*, nach O. und R. HERTWIG.

des Magens, welche an der unteren (subumbrellaren) Seite der Schwimglocke bis zum Anfang des sog. Velum reichen und von einander durch vier schmale, in den Radien der vier Tentakeln herablaufende Scheidewände getrennt sind. Mit diesen verlaufen die Genitalblätter in gleicher Richtung. Jedes der acht Genitalblätter setzt sich aus drei Lagen zusammen. Die mittlere derselben ist die Stützlammelle (Fig. VI), welche die reifen Geschlechtsproducte enthält und an der Basis des Blattes in die Gallerte der Scheidewand übergeht. Die beiden äusseren

Lagen werden von zwei Epithelschichten gebildet (Fig. VI), welche am freien Rand des Blattes in einander übergehen und sich an seiner Insertionsstelle in die entodermale Auskleidung der Radialtasche fortsetzen. Demgemäss stellen sich die Genitalblätter auch hier als Faltungen des Entoderms dar.

Wie in den zuvor beobachteten Fällen entstehen die Eier auch bei *Charybdea* durch Vergrösserung der Epithelzellen. Mit vorschreitendem Wachstum rücken sie in den Zwischenraum zwischen beide Entoderm-lagen hinein und erfüllen nunmehr die Stützlammelle in der durch die Fig. VI dargestellten Weise. Die Eier sind in zwei Reihen angeordnet und so, dass sie alternieren. Aus der in Fig. VI reproducirten Zeichnung der Brüder HERTWIG geht hervor, dass die Keimbläschen nach der Seite des Eies hinrücken, welche an das Epithel angelagert ist. Dieses aber, welches ja vom Inhalt des Gastralraums umspült wird, liefert zweifellos die Nährsubstanz für die wachsenden Eier, also auch hier eine Annäherung des Kernes an die Gegend, in welcher die aufnehmende Thätigkeit der Zelle vor sich geht.

Vielleicht scheint die letztere Schlussfolgerung gewagt, weil nur durch jenes eine Bild gestützt, doch zog ich sie erst, als ich das entsprechende Verhalten anderer Medusen und das sogleich zu schildernde einiger Actinien kennen gelernt hatte. Eigene Untersuchung der von *Charybdea* geschilderten Verhältnisse war mir leider aus dem oben angeführten Grunde versagt.

*Adamsia rondeleti* und *Sagartia parasitica*.

Bei *Adamsia* fand ich ein Verhalten, welches sich in gewisser Weise an dasjenige von *Pelagia* anschliesst, d. h. es wird hier ein Zellenpolster gebildet, welchem das Keimbläschen anliegt (Fig. VII u. VIII). Um die hier obwaltenden Verhältnisse zu verstehen, müssen wir zuerst einen Blick auf die Entstehungsweise der Eier werfen.

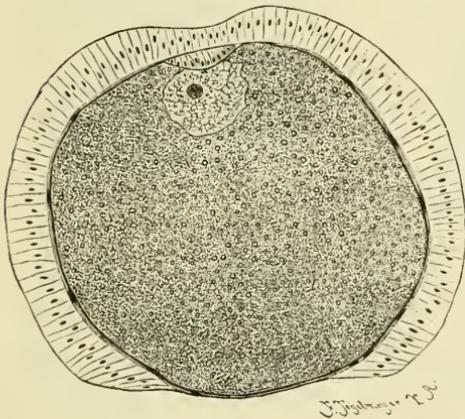


Fig. VII.

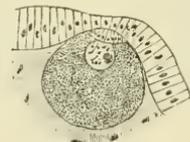


Fig. VIII.

Fig. VII und VIII. Ein älteres und ein jüngeres Ei von *Adamsia rondeleti*. Ersteres vom Entoderm, letzteres noch zum grössten Theil von der Bindesubstanz umgeben. Vergr. 145.

Wie O. und R. HERTWIG nachwies, gehen die Eier der Actinien aus dem Entoderm der Septen hervor, indem die Epithelzellen sich vergrössern und, aus dem Verband der übrigen sich lösend, in die Stützlamelle der Septen hineinrücken. Aehnlich wie bei *Charybdea* liegen sie nun also auch hier zwischen zwei Entoderm-lagen. Während jüngere Eizellen in ihrem grössten Umfang von der Bindesubstanz umgeben sind (Fig. VIII) und von dieser eine bindegewebige Hülle, den „Follikel“, erhalten, wie die Brüder HERTWIG angaben und wie ich es bestätigen kann, nehmen die wachsenden Eier allmählich den ganzen

Raum zwischen dem Entoderm ein, verdrängen die Bindesubstanz fast gänzlich und sind nunmehr wieder vom Entoderm ziemlich dicht umgeben, mit Ausnahme der Stellen, an denen zwei der in einer Reihe angeordneten Eier an einander angrenzen und nur durch die bindegewebige Hülle von einander getrennt sind (Fig. VII).

Wenn die Eier von *Adamsia rondeleti* in die Stützlamelle rücken, so bleiben sie doch immer mit einem Pol an der Grenze des Entoderms liegen, und hier bildet dieses letztere nun eine eigenthümliche Wucherung, ein kreisförmiges Zellenpolster, welches auf dem Schnitt (Fig. VII) der Zellenkrone von *Pelagia* ähnelte. Gewöhnlich zeigt das Entoderm da, wo das Zellenpolster liegt, an seiner Oberfläche eine Einenkung. Es ist nun auffallend, dass sowohl bei jungen wie bei älteren Eiern das Keimbläschen dicht an jenes Zellenpolster heranrückt (Fig. VII u. VIII). In älteren Eiern, bei denen ich an allen vier zur Untersuchung gelangten Individuen dieses Verhalten regelmässig wiederkehrend fand, beobachtete ich gleichzeitig an den meisten Keimbläschen eine amöboide Form (Fig. VII). Dass diese letztere durch die Einwirkung der Reagentien hervorgerufen wurde, widerlegte die Beschaffenheit der Keimbläschen. Das Zellplasma schloss sich denselben immer dicht an. — Die amöboide Form der Kerne hatten wir schon wiederholt als einen Ausdruck ihrer intensiveren Thätigkeit zu deuten, und auch im vorliegenden Falle müssen wir der Gestalt des Keimbläschens im Zusammenhang mit seiner auffallenden Lagerung eine derartige Bedeutung zuschreiben. Der an der stetigen Lagerungsstätte des Keimbläschens durch Vermehrung der Epithelzellen geschaffenen Vorrichtung kommt allem Anschein nach eine entsprechende Function zu wie der „Zellenkrone“ bei *Pelagia*, d. h. eine stärkere Ernährung der darunter liegenden Partien des Eies. Auch bei *Pelagia* sahen wir an diese Stelle das Keimbläschen heranrücken. Wie dort lagern sich auch hier die Kerne des Epithelzellenpolsters an die Grenze gegen das Ei hin, doch tritt dieses Verhalten hier wegen des geringeren Umfangs der Zellen weniger deutlich hervor.

Die Ausbildung des Zellenpolsters erfolgt bei *Adamsia rondeleti* schon frühzeitig, wenn das Ei noch grösstentheils von der Bindesubstanz umgeben ist (Fig. VIII), und mit der Ausbildung des Polsters lagert sich ihm auch zu gleicher Zeit das Keimbläschen an.

Bei *Sagartia parasitica* fanden O. und R. HERTWIG andere Verhältnisse, die sich allerdings in Beziehung auf das Keimbläschen an die von *Adamsia* beschriebenen anlehnen. Auch bei *Sagartia* bewahren

die Eizellen immer directe Beziehungen zum Epithel, und zwar scheint sich aus einem Fortsatz der Zelle eine Art von Stiel zu bilden, welcher zwischen die Epithelzellen hinein und bis an die Oberfläche derselben reicht (Fig. IX). Bei älteren Eiern stellt dieser Stiel nur noch einen kegelförmigen Aufsatz dar. Derselbe sitzt mit seiner breiten Basis dem Ei auf und erstreckt sich mit seiner mehr oder minder abgestumpften Spitze bis an die Oberfläche des Septums, welches an dieser Stelle eine nabelförmige Einsenkung zeigt (Fig. X), bedingt durch die An-

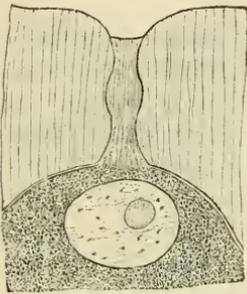


Fig. IX.

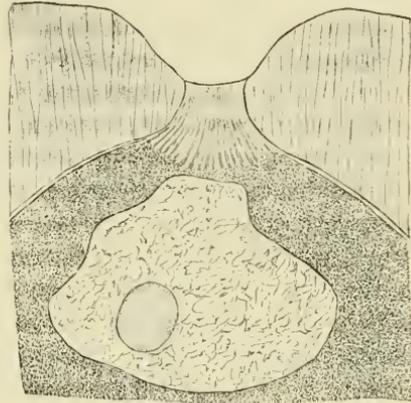


Fig. X.

Fig. IX und X. Querschnitte durch das periphere Ende und den Stiel von Eizellen der *Sagartia parasitica*, nach O. u. R. HERTWIG. Nach oben sieht man den gestreiften „Stiel“ der Eizelle in das Epithel eindringen.

heftung des Stiels. „Die wahrscheinlich protoplasmatische Substanz des Aufsatzes zeigt eine feinstreifige Beschaffenheit, als wäre sie aus zarten Stäbchen oder Fäserchen zusammengesetzt, die dicht gedrängt und einander parallel gestellt sind. An der Oberfläche des Eies hören die Fäserchen auf, ohne sich in den Dotter verfolgen zu lassen, so dass eine ziemlich scharfe Grenze entsteht (Fig. IX u. X). Dagegen fehlt eine besondere den Aufsatz und das Ei von einander trennende Membran; vielmehr ist an dieser Stelle die Bindesubstanzlamelle, welche das Eifach erzeugt, unterbrochen. Von Wichtigkeit ist ferner, dass in dem feinstreifigen Protoplasma kein Kern hat nachgewiesen werden können. Daraus geht hervor, dass das Protoplasma keinem besonderen Zellkörper angehört und nur als ein besonders differenzirter Theil des Eies selbst angesehen werden kann.“

„Was nun die physiologische Bedeutung des Stieles anlangt“, fahren die Brüder HERTWIG fort, deren Darstellung wir hier wörtlich wiedergeben, „so erblicken wir in ihm einen Nährapparat. Mit Hilfe des-

selben saugt das Ei Stoffe aus der die Gastralblätter füllenden Nährflüssigkeit. Bei dieser Annahme würde sich die fibrilläre Structur des Stiels erklären lassen. Solche fibrilläre Plasmastructuren sind in der letzten Zeit aus den verschiedensten thierischen und pflanzlichen Geweben bekannt geworden; sie treten überall da auf, wo ein reger Stoffaustausch stattfindet und wo dieser Stoffaustausch bestimmte Bahnen einhält<sup>1)</sup>. O. und R. HERTWIG führen noch einige Beispiele an, in denen das Zellplasma bei besonders regem Stoffaustausch eine streifige Structur annimmt, die, Anfangs nur der Ausdruck jener Strömung, schliesslich zur bleibenden Structur wird, ein Fall, der auch im Eistiel von *Sagartia* vorliegen dürfte.

Ich gebe die Ausführungen der Brüder HERTWIG über den Eistiel ausführlich wieder, um zu zeigen, dass auch nach ihrer Meinung demselben die Beschaffung von Nährmaterial für das Ei obliegt. Nun ist der Verbindungsstelle zwischen Stiel und Ei stets das Keimbläschen angelagert, und zwar zeigt dasselbe, ähnlich dem von *Adamsia*, amöboide Form, wie aus den Figuren hervorgeht. Nach der Deutung, welche man dem Stiel zu geben hat, spricht die Lagerung des Keimbläschens in dem vorliegenden Falle ganz besonders deutlich für eine Betheiligung des Kernes an der aufnehmenden Thätigkeit der Zelle.

### III.

#### Structurveränderungen der Kerne.

##### 1. Beschaffenheit des Kerninhalts in verschiedenen Phasen der Eibildung.

Von den Beobachtungen, welche ich über die Veränderungen in der Structur der Eikerne gemacht habe, möchte ich vor allem die auf *Dytiscus marginalis* bezüglichen mittheilen, weil sie zum Theil mit den früher geschilderten Vorgängen der Gestalt- und Lageveränderung des Kernes in innigem Zusammenhang stehen. Um mich nicht zu wiederholen, muss ich dabei auf die Ausführungen und Figuren 11—19 (Taf. XX) meiner früheren Arbeit über die Entstehung der verschiedenen Zellelemente der Insectenovarien hinweisen<sup>2)</sup>.

1) Dazu möchte ich bemerken, dass die plasmatischen Verbindungsstränge, welche die Eier der Hemipteren mit ihrem Nährfach verbinden und ihnen Nährsubstanz zuführen, eine ähnliche längsstreifige Beschaffenheit aufweisen.

2) 70, p. 566 u. ff.

Die Veränderungen, welche der Kern bei dem allmählichen Wachsthum der Eier durchmacht, sind sehr bedeutende. Im jüngsten Stadium der Eizelle, wenn dieselbe noch nicht von den indifferenten Zellenelementen des Keimfaches zu unterscheiden ist, besitzt sie einen kleinen, ovalen, sich ziemlich homogen färbenden Kern mit wenig umfangreichem Kernkörper. Die erste Veränderung besteht darin, dass neben dem Kernkörper kleinere Granulationen auftreten, die ihm sehr ähneln, und dass er schliesslich selbst nicht mehr als Kernkörper zu erkennen ist, sei es, dass er in kleinere Granula zerfällt, oder dass solche Granula selbst die Grösse des Kernkörpers erreichen. Mit diesen Strukturveränderungen ist ein starkes Wachsthum des Kernes verbunden, der jetzt einen bedeutenden Theil der ganzen Zelle einnimmt. Dieser in conservirtem und gefärbtem Zustand granulirt erscheinende Kern ist auf einer gewissen Stufe der Ausbildung sowohl für die Nährzellen wie für die Eier charakteristisch. Da es der Kern ist, welcher den Charakter beider bestimmt, sind sie auf dieser Stufe nicht von einander zu unterscheiden. Bald aber vollzieht sich in den Kernen der zu Eiern werdenden Zellen eine tiefgreifende Umwandlung. Ausser den schon vorhandenen Granula treten verschiedenartig geformte Ballen von verschiedener Grösse und starkem Färbungsvermögen in den Kernen auf<sup>1)</sup> (man vergleiche dazu die Fig. 13, 14 u. 16, Taf. XX der oben citirten Abhandlung). Doch finden sich nicht alle Keimzellen in gleichem Zustande. Bei manchen von ihnen ist der Kern mit zunehmendem Wachsthum feinkörniger geworden; die geformte chromatische Substanz scheint sich, entsprechend seinem grösseren Volumen, mehr in ihm vertheilt zu haben. Beide Arten der Kernbeschaffenheit möchte ich durch verschiedene Ernährungszustände der Eizelle erklären. Dafür scheinen mir solche Bilder wie das der Fig. 28 (Taf. II) zu sprechen. Dort sind (allerdings schon ältere) Eizellen erfüllt mit stark lichtbrechenden, hier durch die Wirkung der Osmiumsäure schwarz gefärbten Körnchen, wie sie durch die Nährzellen geliefert werden. Im Innern der Eikerne findet man aber verschieden geformte Ballen einer ebenfalls stark lichtbrechenden Substanz, gleich wie die früher beschriebenen, von Nährsubstanz stark umlagerten und mit amöboiden Fortsätzen versehenen Kerne älterer Eier Kugeln und Ballen

1) LEYDIG (82) beschreibt in den Kernen der Keimzellen von *Stenobothrus* eine „klumpige Structur“, und man erkennt aus seiner Zeichnung, dass hier grössere Körner und Ballen im Kern sich finden, gewiss ein ähnlicher Vorgang wie der von *Dytiscus* beschriebene.

stark lichtbrechender Substanz in sich aufspeicherten. Ich bin nach meinen Beobachtungen nicht berechtigt, von einer directen Aufnahme fester oder flüssiger Bestandtheile in den Kern zu sprechen, da ich eine solche nie mit Sicherheit gesehen habe. Dafür sprechende Bilder habe ich gegeben; mit Gewissheit wird sie sich überhaupt schwer nachweisen lassen. Nichtsdestoweniger erscheint bei dem bedeutenden Wachsthum des Kernes (man überblicke die Figuren der Taf. I u. II und achte besonders auf Fig. 18) eine Aufnahme von Substanz in den Kern als dringende Nothwendigkeit. Dass solche Structurveränderungen des Kernes wie die geschilderten mit ihr im Zusammenhang stehen, ist äusserst wahrscheinlich.

Derjenigen Structurveränderungen, welche die im oberen Theil der eigentlichen Eiröhre unterhalb des Keimfaches gelegenen Keimbläschen durchmachen, brauche ich nur mit wenigen Worten zu gedenken, da sie durch Fig. 28 (Taf. II) in genügender Weise erläutert werden. Die oberen dieser Keimbläschen ( $Ez_1$ ,  $Ez_2$ ,  $Ez_3$ ,  $Ez_4$ ), welche nur von verhältnissmässig wenigen Körnchen umlagert werden, entbehren der Ballen und zeigen eine mehr oder weniger körnige Structur. Ein grösseres (links gelegenes) weist bereits eine Zusammenballung des Chromatins auf, und ähnlich verhält es sich mit einem weiter unten (rechts) gelegenen ( $Ez_5$  u.  $Ez_6$ ). Die übrigen zeigen grössere und oftmals neben diesen noch kleinere Ballen stark lichtbrechender Substanz.

Weiter nach unten in der Eiröhre sind die Structurverhältnisse der Keimbläschen höchst verschiedenartig und richten sich offenbar nach den Ernährungszuständen der betreffenden Eier. Uebrigens brauchen auch die jüngeren Eier nicht immer diejenigen Verhältnisse aufzuweisen, wie sie durch die in Fig. 28 abgebildete Eiröhre repräsentirt werden. Dort besitzen die Keimbläschen eine unregelmässige Gestalt und schicken amöboide Fortsätze aus, wodurch sie einen Zustand besonders energischer Thätigkeit errathen lassen. Daraus erklärt sich auch ihre Structur, nämlich die Anfüllung ihres Innenraums mit Ballen. In anderen Fällen dagegen erscheint der Inhalt dieser jüngeren Keimbläschen ziemlich fein granulirt. Dieselben Differenzen wie bei den jugendlichen treten auch bei den weiter nach unten gelegenen grösseren Keimbläschen auf.

Bei auffälligen Gestaltveränderungen grösserer Keimbläschen von *Dytiscus* fiel mir zugleich der aus grösseren und kleineren Kugeln stark lichtbrechender Substanz bestehende Inhalt derselben auf, so hauptsächlich bei Keimbläschen, welche Fortsätze bilden (Fig. 19—25,

Taf. I) oder amöboide Beweglichkeit zeigen (Fig. IA—C, S. 26), desgleichen bei bisquitförmig gestalteten und bei manchen besonders stark von Körnchen umlagerten Keimbläschen (Fig. 23 u. 17, Taf. I). Nachdem schon weiter oben genugsam darauf hingewiesen wurde, wie die durch ihre Gestaltung besonders ausgezeichneten Keimbläschen sich gewiss in Zuständen intensiver Thätigkeit befinden, erscheint es als die nothwendige Consequenz, jene in ihnen aufgehäufte Substanz als ein Resultat oder doch eines der Resultate ihrer Thätigkeit zu betrachten.

Direct durch Färbungsmittel eine Identität zwischen der ausserhalb des Kernes und der in ihm befindlichen geformten Substanz nachzuweisen, ist mir nicht gelungen. Sie scheint also bei der Aufnahme eine Veränderung zu erleiden, was schon deshalb um so eher verständlich ist, weil sie kaum in der Form aufgenommen wurde, welche sie im Kern zeigt, sondern diese Form erst innerhalb desselben erhielt. So sieht man an den mit Osmiumsäure behandelten Präparaten, dass die im Kern enthaltenen Kugeln und Ballen lange nicht so dunkel gefärbt werden wie die dem Kern angelagerte Nährsubstanz (Fig. 29—39, Taf. II). Desgleichen liess sich die weiter oben beschriebene charakteristische Grünfärbung der in Nähr- und Eizellen vorhandenen Ballen innerhalb des Keimbläschens nicht nachweisen. Eine Veränderung der Beschaffenheit der in den Kern aufgenommenen Substanz liegt in diesem Verhalten ausgesprochen.

Wie ein Blick auf viele Figuren der ersten und zweiten Tafel lehrt, besitzen nicht alle grösseren Keimbläschen von *Dytiscus* einen so grobkörnigen Inhalt wie die soeben besprochenen, im Gegentheil erscheint ihr Inhalt für gewöhnlich gleichmässig und feinkörnig granulirt, und es ist auch für ältere Keimbläschen wieder charakteristisch, dass dann stärkere Granulationen auftreten, wenn das Keimbläschen Pseudopodien aussendet (Fig. 33b, Taf. II).

Bei Betrachtung der verschiedenen Bildungsphasen der Eier fällt von selbst der sehr bedeutende Umfang auf, welchen die Keimbläschen erreichen (vgl. z. B. Fig. 18, Taf. I, u. Fig. 33a, Taf. II). Das Wachsthum des Keimbläschens setzt sich aber nur bis zu einer bestimmten Zeit fort; sein Umfang und sein Verhältniss zur Grösse des Eies bleiben nicht die gleichen, im Gegentheil, es nimmt späterhin an Umfang ab, und in dem der Reifung entgegengehenden Ei ist das Keimbläschen so klein, dass es lange Zeit völlig übersehen worden ist.

Wenn der Kern zu Zeiten einen so weiten Umfang hat, dass er einen bedeutenden Theil des Eies ausmacht, so spricht auch dieses Verhalten dafür, dass in den betreffenden Stadien seine Bedeutung für das Ei eine ganz besonders wichtige sein muss. In dieser Zeit bezieht sich aber die ganze Thätigkeit der Eizelle nur auf die Vergrößerung ihres Volumens, und es dürfte auch der bedeutende Umfang des Kernes mit der Ernährung der Zelle im Zusammenhang stehen. Vergleicht man die Grösse des Keimbläschens von *Dytiscus*, wie es in den Fig. 1 und 18 abgebildet ist, mit demjenigen von *Bombus* in Taf. IV, Fig. 105 bei weit stärkerer Vergrößerung dargestellten, so ist der Unterschied ein zu auffallender, als dass er nicht durch Ernährungszustände bedingt sein sollte. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse in jüngeren und älteren Eiern bei *Dytiscus* selbst. Im ersteren Falle beherrscht der Kern infolge seiner Grösse die ganze Zelle, im letzteren vermag er das wohl kaum mehr, da er, am Ende des Eies gelegen, nur mit einem geringen Theil desselben in directem Verkehr steht. Demnach scheint der Kern nur während einer bestimmten Zeit, nämlich in den Jugendstadien des wachsenden Eies, einen hervorragenden Antheil an der Ernährungsthätigkeit desselben zu nehmen.

Ebenso wie es nicht mehr als natürlich ist, dass der Eikern von *Dytiscus* bei seinem bedeutenden Wachsthum Substanz aus dem Plasma der Eizelle aufnehmen muss, wird er solche bei der späteren Volumabnahme auch wieder abgeben. Durch L. WILL sind bei einem nahen Verwandten von *Dytiscus*, bei *Colymbetes fuscus*, die sich hierbei vollziehenden Vorgänge einer eigenartigen Deutung unterzogen worden (134). Nach ihm nämlich ist es das Keimbläschen, welches direct die Ernährung des Eies besorgt, indem sich von ihm fortwährend grössere und kleinere Partien ablösen und dem Eikörper beimischen, auf diese Weise die Volumzunahme des letzteren bewirkend. Diesen Process verlegt WILL schon in die Zeit, da das Keimbläschen selbst noch im Wachsen begriffen ist. Während sich fortwährend Theile von ihm abtrennen, braucht der Kern Anfangs dennoch nicht an Umfang zu verlieren, sondern dies geschieht erst in späteren Stadien, wenn sein Wachsthum aufhört. Auch ich habe Vorgänge beobachtet, welche die Volumabnahme des Kernes betreffen, und ich muss der Darstellung WILL's insofern Recht geben, als die sich dabei darbietenden Bilder sehr merkwürdiger Natur sind<sup>1)</sup>. Mir schien es, als wenn sich peri-

1) Uebrigens möchte ich mich ebensowohl wie BLOCHMANN (16) einer Deutung, resp. Kritik der einzelnen von WILL gegebenen Bilder

phere Zonen in unregelmässiger Weise vom Keimbläschen abtrennten. Diese mischten sich dann allerdings dem Eikörper bei; aber ich kann mich mit WILL durchaus nicht einverstanden erklären, wenn er diesen Vorgang als die hauptsächlichste Ernährungsweise des Eies bezeichnet. Ich deute ihn vielmehr als den Umwandlungsprocess, welchen der Kern durchzumachen hat, um sich auf seine neue Function vorzubereiten. Diese besteht in seiner Antheilnahme am Vorgang der Befruchtung. Bisher betheiligte er sich an der Ernährung, und diese Function giebt er nunmehr auf. In diesem Lichte gesehen, erscheinen die betreffenden Umwandlungen des Keimbläschens bereits als Vorbereitungen zur Bildung der Richtungskörper.

Wenn ich mich gegen die WILL'sche Deutung der Kernveränderungen aussprechen musste, so bin ich dafür noch eine Erklärung schuldig. An und für sich wäre ein derartiger Vorgang, wenn auch nach dem bisher Bekannten wenig wahrscheinlich, so doch nicht unmöglich. Wenn aber der Kern fortwährend grosse Mengen von Substanz abgiebt, dabei jedoch Anfangs nicht an Umfang abnimmt, so muss ihm Substanz zugeführt werden. Nun spricht aber WILL sowohl den Nährzellen wie den Epithelzellen jede Bedeutung für die Ernährung des Eies ab, wenigstens vermag ich seine Darstellung nicht anders zu verstehen, und anderen Autoren geht es ebenso (BLOCHMANN, 16, pag. 155). Woher kommt dann die Substanz, welche den Kern befähigt, Material an das Ei abzugeben? — Dass die Nährzellen Substanz an das Ei liefern, konnte ich in diesem Abschnitt bereits nachweisen. Ich werde von diesem Punkt sowohl wie von den Epithelzellen als Lieferanten der Nährsubstanz noch im zweiten Abschnitt zu sprechen haben.

Nachdem ich die Veränderungen eingehend besprochen, welche der Kern der Eizelle von *Dytiscus* in den verschiedenen Phasen der Eibildung durchmacht, soweit dieselben hier von Bedeutung sind, genügt es, darauf hinzuweisen, dass ähnliche Vorgänge bei den übrigen Insecten wiederkehren. So sieht man die granulirt erscheinenden Kerne im Keimfach (*Kf*) von *Forficula auricularia* ihr Chromatin allmählich verlieren und dadurch in die Keimbläschen übergehen (Fig. 96—102, Taf. IV). In diesen treten dann wieder Chromatinkörner auf, die zu

---

enthalten, da meine hauptsächlich nach anderer Richtung unternommenen Untersuchungen dazu nicht ganz berechtigten, auch nicht darauf eingerichtet wurden. Ich untersuchte nur *Dytiscus* und diesen nur insofern, als mir die an und im Kern sich abspielenden Vorgänge für das Verständniss der Betheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle von Bedeutung schienen.

mehreren oder als einzelner „Keimfleck“ vorhanden sind, zuweilen aber auch gänzlich fehlen.

In dem zuletzt angezogenen Beispiel liegt es weniger deutlich zu Tage, dass man es hier mit Ernährungszuständen des Kerns resp. der Zelle zu thun hat. Wieder mehr tritt dies hervor in den beiden Figuren von *Locusta* (Fig. 53 u. 54, Taf. II), auf denen man den Kern mit stärker lichtbrechenden Brocken erfüllt sieht. Da gleichzeitig eine Umlagerung des Kerns mit Körnern von ähnlichem Lichtbrechungsvermögen stattfindet, so wird man die eigentliche Structur des Kernes, ähnlich wie bei *Dytiscus*, auf Ernährungszustände zurückführen dürfen.

## 2. Verschiedenartiges Verhalten der sog. „Keimflecke“.

Ueber Gestalt und Bedeutung der Keimflecke sind in den verschiedensten Arbeiten so von einander abweichende Ansichten geäußert worden, dass ich darauf verzichten muss, sie einzeln anzuführen. Ich begnüge mich deshalb, darauf hinzuweisen, dass die einen Forscher im Keimfleck, bez. Kernkörper ein wichtiges Organ der Zelle sehen, von gewiss hochbedeutsamer, wenn auch im Ganzen noch unbekannter Function, während die anderen ihm jede wichtigere Function absprechen und ihn als eine Art von Reservahrung des Kernes betrachten, welche vorkommenden Falls aufgelöst und anders verwendet wird. Mich interessirten besonders die verschiedenen Umänderungen, welche der Keimfleck in auf einander folgenden Stadien der Eibildung erfährt. Einige darauf bezügliche Beobachtungen lasse ich hier folgen.

### *Epeira diademata.*

In sehr jungen Ovarialeiern fand ich den Keimfleck aus einem unregelmässig gestalteten Körper bestehend, welcher eine Zusammensetzung aus einzelnen Körnchen erkennen liess. Diese waren aber dicht an einander gelagert, so dass das Ganze doch als compacte Masse erschien (Fig. 86, Taf. IV). Da das Keimbläschen zu gleicher Zeit von stark lichtbrechenden Körnchen umlagert wurde, so ist man geneigt, hierbei an eine ähnliche Aufnahme von Substanz in den Kern zu denken, wie ich sie für verschiedene Insecten vertrat. Ich will damit nicht sagen, dass eine directe Aufnahme von Körnchen stattfände, welche letzteren sich dann unmittelbar zum Keimfleck formirten, sondern möchte vielmehr glauben, dass die Substanz in flüssiger Gestalt aufgenommen und erst im Kern wieder geformt wird. Nichtsdestoweniger bleibt die Thatsache bestehen, dass in den Keimbläschen, welche von Körnchen umlagert sind, vielfach auch ein Auftreten reich-

licher geformter Substanz zu beobachten ist. Dieses Verhalten weist auf eine Beziehung zwischen beiden Erscheinungen hin. In diesem Falle würde der erste Ursprung des Keimflecks als Folge der Aufnahme von Nährsubstanz erscheinen.

In einem etwas älteren Stadium der Eier erkennt man am Keimfleck die körnige Structur, welche seinen ersten Anfang bezeichnet, nicht mehr. Es scheinen die Körnchen zu einer compacten, aber nicht ganz homogenen Masse zusammengeflossen zu sein (Fig. 85)<sup>1)</sup>. Diese feste Masse bildet allem Anschein nach den Grundstock des Keimflecks, welcher weiterhin durch Anlagerung neuer Körnchen an Umfang zunimmt. So erkennt man in Fig. 84 inmitten einer körnigen Substanz eine compacte Masse, die sich in Fig. 83 regelmässiger, beinahe kugelförmig gestaltet hat. In ihr sind gewöhnlich, wie auch in älteren Stadien des Keimflecks, einige kleinere oder grössere Vacuolen zu erkennen. Während in Fig. 83 und 84 die körnige Substanz in ziemlich regelloser Form die centrale Masse umgab, sieht man in Fig. 82 einige bereits etwas grössere Körnchen mit ihr verschmelzen. Ebenso möchte ich das Bild der Fig. 81 deuten, in der man am Keimfleck selbst noch eine Sonderung in einzelne Abschnitte erkennt. In der Fig. 80 ist der regelmässig geformte Keimfleck von Körnchen umgeben. Die letzte zur Betrachtung kommende Figur (79) endlich lässt einen eigentlichen einheitlichen Keimfleck nicht erkennen, sondern es ist hier eine Anzahl verschieden grosser Kugeln vorhanden, deren jede eine keimfleckartige Structur zeigt, d. h. mit Vacuolen versehen ist. Diese Kugeln lagern sich allerdings an einander, und es ist möglich, dass sie zu einer gemeinsamen Masse verschmelzen, die dann den eigentlichen Keimfleck darstellen würde. In den grössten Eiern, die sich noch durch einen auf das Deckglas ausgeübten Druck durchsichtig machen lassen, zeigt sich der Keimfleck als ein centraler kugelförmiger Körper mit mehreren (gewöhnlich 4) Vacuolen, welchem noch immer kleinere Partikel angelagert sind.

Ohne mich vorläufig auf eine Erörterung der bei *Epeira* gefundenen Verhältnisse einzulassen, wende ich mich zur Betrachtung einzelner Stadien des Keimflecks von *Dolomedes fimbriatus*, bei welcher Spinne der Keimfleck wesentlich anders geformt ist.

1) Während in Fig. 86 das ganze Ei dargestellt ist, geben die folgenden Stadien (Fig. 79—85) nur das Keimbläschen mit dem Keimfleck wieder.

*Dolomedes fimbriatus.*

Der Keimfleck sehr junger Ovarialeier erscheint an gefärbten Präparaten als eine homogene Chromatinkugel, welche einen grossen Theil des Keimbläschens einnimmt (Fig. 87)<sup>1)</sup>. Bald aber treten im Keimfleck Vacuolen auf (Fig. 88), welche mit einer Volumzunahme ebenfalls an Umfang wachsen (Fig. 89). Während sich bei *Epeira* eine Anlagerung von Substanz an den Keimfleck erkennen liess, vermag man bei *Dolomedes* die Art seines Wachsthums nicht zu verfolgen. Weiterhin ist seine Zunahme an Masse wohl überhaupt keine bedeutende, da sich die Vacuolen in seinem Innern ansehnlich erweitern (Fig. 90), welcher Vorgang sich so weit erstreckt, dass eine dieser Vacuolen beinahe den ganzen Raum des Keimflecks einnimmt (Fig. 91). In diesem Stadium erscheint der Keimfleck als eine Hohlkugel, deren Wand an der einen Hälfte stark verdickt ist und hier eine Einlagerung kleinerer Vacuolen zeigt (Fig. 91). Die Ausweitung des Keimflecks wird eine immer stärkere, so dass auch die verdickte Seite mehr und mehr ausgedehnt wird und die Vacuolen darin zurücktreten (Fig. 92). Schliesslich stellt die Wand dieses Hohlkörpers nur noch eine dünne Membran von ringsum gleicher Stärke dar (Fig. 93). Dabei wird auch die Gestalt unregelmässig, wie von aussen eingedrückt. Allerdings kann ich nicht entscheiden, ob letzteres vielleicht auf Rechnung der Reagentien-Einwirkung zu setzen ist. Die Beschaffenheit der Umgebung des Keimflecks spricht nicht dafür, und ähnliche Bilder wiederholen sich regelmässig.

*Phalangium parietinum.*

Die Keimbläschen jüngerer Eier von *Phalangium* umlagernd kann man oft eine Wolke feinkörniger Substanz beobachten, ganz ähnlich, wie ich sie mehrfach von Insecten zu beschreiben hatte. Der Keimfleck zeigt ein Verhalten, welches an dasjenige von *Epeira* erinnert. Bei älteren Eiern besitzt er kugelförmige Gestalt mit einer grossen Vacuole im Innern, durch deren Vorhandensein er im optischen Schnitt ringförmig erscheint. Im Keimfleck jüngerer Eier fehlt die Vacuole, und diese Keimflecke stellen daher homogene kugelrunde Körper mit mehr oder weniger regelmässiger Berandung dar. Es kann sich der Keimfleck aber auch aus mehreren grösseren, dicht aneinanderge-

1) Fig. 87 stellt das ganze Ei, die folgenden Figuren (88—93) nur das Keimbläschen dar. Die betreffenden Verhältnisse wurden an Schnitten studirt.

lagerten Körpern zusammensetzen, die zu einer gemeinsamen Masse vereinigt scheinen, oder aber es ist ein einheitlicher Keimfleck überhaupt nicht vorhanden, sondern im Keimbläschen treten mehrere gleichartige keimfleckähnliche Gebilde auf; ja auch diese können fehlen, und man bemerkt dann nur eine Anzahl kleinerer Körper im Keimbläschen vertheilt.

*Ciona intestinalis.*

In jüngeren Stadien der Eier hohl erscheinend, ist der Keimfleck später solid, und während er Anfangs der Peripherie des Keimbläschens dicht anliegt, rückt er nachher in die Mitte desselben. Der Keimfleck zeigt hier eine auffallend regelmässige Gestaltung. In seiner Volumzunahme hält er nicht Schritt mit derjenigen des Keimbläschens, sondern verliert gegen sie verhältnissmässig an Umfang.

*Spinther miniaceus.*

Auch bei *Spinther* fand ich den Keimfleck sehr regelmässig gestaltet (kugelförmig und mit einer grossen Vacuole versehen), Fig. 67—71 (Taf. IV). Zuweilen aber fehlt diese Vacuole. — Für gewöhnlich enthalten die Keimbläschen nur einen Keimfleck; bei jüngeren Keimbläschen aber tritt ausser dem charakteristischen, mit Vacuole versehenen Keimkörper noch ein kleinerer, ebenfalls kugelrunder Körper auf, welcher jenem sehr ähnelt (Fig. 70). Da jedoch in späteren Stadien immer nur der eine Kernkörper vorhanden ist, so dürfte vielleicht eine Vereinigung jener beiden Körper eintreten. Für ein solches Verhalten spricht, dass sich Kernkörper finden, an denen eine Art von Knospe ansitzt. Da die Grössenverhältnisse übereinstimmen, so vermute ich, dass durch jene Erscheinung das Zusammenfliessen beider Körper dargestellt wird. — Uebrigens findet man auch bei *Spinther* in der Umgebung des Keimbläschens stark lichtbrechende Körnchen, und ganz ähnliche treten im Innern des Keimbläschens auf. Wie schon verschiedentlich ausgesprochen wurde, dürften beide Erscheinungen im Zusammenhang stehen und wohl auch Beziehungen zum Auftreten der im Kern vorhandenen grösseren Ballen haben.

---

Auf die Bedeutung der an den Keimflecken gefundenen Erscheinungen soll später eingegangen werden.

---

## Zweiter Abschnitt.

## Untersuchungen über die Kerne secernirender Zellen.

## I.

Gestaltsveränderung der Kerne und Beziehungen  
zu ihrer Umgebung.

## 1. Secernirende „Doppelzellen“.

Das auffallende Verhalten der Kerne in den „Doppelzellen“, die ich im Follikelepithel der Ovarien einiger Wasserwanzen fand, war es vor allen Dingen, welches mich auf die rege Antheilnahme des Kernes an der Thätigkeit secernirender Zellen aufmerksam machte. Ueber die Doppelzellen habe ich schon früher berichtet (71 u. 72). Es geschah dies aber mehr zum Zweck der Beschreibung einer ganz eigenartigen Bildung chitinöser Substanz. Die betreffenden Vorgänge sind für die Beurtheilung der Bedeutung des Zellkerns von Wichtigkeit, weshalb ich hier die Hauptsachen hervorhebe.

Die damals von mir als „Doppelzellen“ bezeichneten Zellen haben die Function, die Bildung der sog. Strahlen an den Eiern von *Nepa* und *Ranatra* zu veranlassen. Am oberen Pol der Eier dieser beiden Wasserwanzen finden sich bei *Ranatra* zwei, bei *Nepa* sieben fadenförmige Anhänge, die „Strahlen“ (Fig. XI, A u. B). Dieselben bestehen



Fig. XI, A u. B. Ei von *Ranatra linearis* (A) und *Nepa cinerea* (B) bei ungefähr zweimaliger Vergrößerung.

zum Theil aus einer homogenen, von Follikelzellen abgeschiedenen Chitinschicht, deren Bildungsweise derjenigen des Chorions entspricht. Eine solche homogene Chitinlage stellt der grösste Theil der Aussen-schicht an den Strahlen dar. Ihr oberer Theil aber und ihre innere Ausfüllung besteht aus einer porösen, ebenfalls chitinartigen Masse. Diese Structur der Strahlen erklärt sich aus ihrer Function. Die Eier werden in Pflanzentheile versenkt, welche auf dem Wasser schwimmen.

Dann ragen allein die oberen Enden der Strahlen in die Luft hervor. Da diese aber ebensowohl wie die Innenmasse der Strahlen porös sind, führen sie dem von einer ebenfalls porösen Chorionschicht umkleideten Ei Luft und damit den zur Entwicklung nöthigen Sauerstoff zu (LEUCKART, 75). Die Entstehungsweise der Strahlen nun ist es, welche uns hier interessirt. Sie verläuft auf folgende Weise:

Am oberen Pol des Follikels beginnt, wenn das Ei eine gewisse Ausdehnung erreicht hat, eine starke Vermehrung, verbunden mit einem intensiveren Wachsthum der Epithelzellen, so dass schliesslich hier ein Zellenhöcker am Follikel zu Stande kommt, welcher als conisch geformter Aufsatz desselben seitlich an der Eiröhre hervorwächst. Am Grunde dieses Aufsatzes vergrössern sich bei *Ranatra* zwei, bei *Nepa* vierzehn im Kreise gelegene Zellen stärker als die übrigen, und je zwei von ihnen vereinigen sich unter charakteristischen, früher eingehend beschriebenen Vorgängen zu zwei, beziehungsweise sieben „Doppelzellen“<sup>1)</sup>. Als Doppelzellen bezeichnete ich diese eigenthümlichen Zellgebilde, weil die Verschmelzung der Plasmakörper eine so innige ist, dass von zwei einzelnen Zellen nicht mehr gesprochen werden kann (Fig. 122 von *Ranatra*, Fig. 118—121 von *Nepa* [Taf. V]). In den Doppelzellen bleiben die beiden Kerne getrennt. Die Grösse, welche die Anfangs den Epithelzellen an Umfang gleichen vereinigten Zellen erreichen, ist enorm. Sie können bis zu einer Länge von 1,3 mm heranwachsen. Ihr grösstes Wachsthum fällt erst in die Zeit ihrer Vereinigung. Vor derselben waren sie noch wenig umfangreich. Wenn sie eine bestimmte Grösse erlangt haben, wird die nach innen gekehrte Begrenzung der beiden Kerne unregelmässig; sie erhält Ausbuchtungen, welche schliesslich zu längeren oder kürzeren Fortsätzen auswachsen (Fig. 119). Auffällig ist dabei, dass diese Fortsätze stets nach dem inmitten beider Kerne gelegenen Raum hin gelagert sind. In diesem Raum findet später die Bildung der porösen Substanz eines

---

1) Die bei *Nepa cinerea* am Beginn der Doppelzellenbildung beschriebenen eigenthümlichen Vorgänge, während deren die Kerne in einen gewissen Contact zu treten schienen, dürften eher auf eine eigenartige Structur des zwischenliegenden Plasmas zurückzuführen sein, welches sich in diesem Stadium stärker färbt als die Hauptmasse der Kerne und deren Begrenzung eine homogene Beschaffenheit zeigt, mit charakteristischem Lichtbrechungsvermögen verbunden. Der Kern würde dann das umgekehrte Verhalten zeigen wie früher, nämlich sich mit hellen Fortsätzen gegen das dunkle Plasma abheben, während er später weit dunkler gefärbt ist als der umgebende Zellkörper (71, Fig. 119—122).

der „Strahlen“ statt. In Fig. 119, einem Stadium der Doppelzelle, in welchem erst die Vorbereitung zur Bildung des Strahles begonnen hat, habe ich die Stelle, wo sie vor sich gehen wird, durch eine leichte Gelbfärbung bezeichnet. In den nächstfolgenden Figuren (120—122) sieht man die Strahlenbildung schon weiter vorgeschritten, aber noch nicht vollendet, was in den Fig. 120—122 dadurch angezeigt wird, dass sich um die (gelb gehaltene) Substanz des Strahls eine dunkle Zone herumzieht, welche späterhin der Masse des Strahls noch beigefügt wird. Zumal in der Fig. 122 (von *Ranatra*) erscheint der schon abgeschiedene Theil des Strahls unregelmässig begrenzt gegen seine Umgebung, von der noch ein Theil für seinen Aufbau zur Verwendung kommt.

Während die Figuren 118—120 sowie 122 Querschnitte von Doppelzellen darstellen, die aus verschiedener Höhe des sich bildenden Strahles genommen sind, entspricht die Fig. 121 dem Längsschnitt einer solchen Zelle vom Grunde des Strahles. Zu besserem Verständniss dieses Bildes füge ich hinzu, dass die Bildung des Strahles dicht am Chorion beginnt und sich von da nach oben fortsetzt. Anfangs liegt also die Doppelzelle dem selbst erst in der Entstehung begriffenen Chorion dicht an. Infolgedessen ist es möglich, dass der durch die Doppelzelle gebildete Theil des Strahls mit der Eischale verschmilzt. In Fig. 121 erscheint die Anlage des Strahles (*St*) als ein noch wenig umfangreicher Höcker. Unten, wo man die unregelmässige Begrenzung erkennt, ist er vom Chorion losgerissen. Im weiteren Verlauf der Strahlenbildung rückt die Doppelzelle infolge des Druckes der von unten her nachdrängenden Epithelzellen weiter nach oben, und so kommt es, dass die eine Doppelzelle die gesammte innere Partie des einen Strahles zu bilden vermag, auch wenn sie dessen Länge nicht erreicht.

In Fig. 121 hat die Bildung des Strahles erst begonnen, und es ist hier von Interesse, zu sehen, wie die Kerne nicht an ihrer gesammten, nach innen gerichteten Fläche Fortsätze bilden, sondern dies vorläufig nur an ihrem unteren Ende thun, wo sie dem Herde der Abscheidung am nächsten sind. Die oberhalb des schon fertigen Strahlentheils gelegene dunklere Partie zeigt wieder die Gegend an, wo die Bildung des Strahls zunächst ihren Fortgang nehmen wird.

Nachdem wir die Gestaltung der Kerne und deren Zustandekommen kennen gelernt, fragen wir nach der Bedeutung der auffälligen Bildung von Fortsätzen. Ueber die verschiedenen Modificationen, welche diese erleiden kann, habe ich nicht besonders gesprochen. Man er-

kennt dieselben aus den Figuren 118—122, und man sieht, dass es immer die Stelle der Abscheidung ist, nach welcher sich die Fortsätze der Kerne richten. Diese Thatsache spricht zweifellos dafür, dass der Kern an der abscheidenden Thätigkeit der Zelle betheilig ist. Die Bedeutung der Fortsatzbildung liegt einmal darin, dass der Kern seine Oberfläche zu vergrössern und sich ausserdem dem Ort möglichst zu nähern sucht, an welchem die Hauptthätigkeit der Zelle stattfindet. Ein blosses Näherrücken der Kerne an jene wichtige Stelle würde die gleiche Wirkung nicht haben, weil dann eine derartige Oberflächenvergrösserung ausgeschlossen wäre. — Für eine innige Berührung zwischen Kern- und Zellsubstanz während der Fortsatzbildung der Kerne spricht der Umstand, dass die Contouren derselben an der unregelmässig gestalteten Seite nie scharf sind, sondern gegen das Zellplasma schwimmen. Ich constatirte ein derartiges Verhalten schon verschiedentlich in solchen Fällen, in denen man mit ziemlicher Sicherheit auf eine intensive Betheiligung des Kernes an der Zellthätigkeit schliessen konnte.

In letzter Instanz gälte es, zu sagen, welcher Art die vom Kern auf die Zelle ausgeübte Wirkung ist. Giebt der Kern wirklich Theile an die Zelle ab, oder wirkt er durch die blosser Berührung sozusagen fermentartig auf die Zellsubstanz ein? Diese wichtigen Fragen zu entscheiden, bin ich nicht in der Lage. — Bei Anwendung besserer und feinerer Reactionen, als wir sie jetzt besitzen, würde vielleicht die Structur der Doppelzellkerne geeignet sein, zur Lösung jener Fragen beizutragen. Die Kerne enthalten aussergewöhnlich reichliche Mengen stark färbbarer Substanz in Form grösserer Ballen (Fig. 119, 121) oder als einzelne Körner im Kern vertheilt (Fig. 122). Wenn man an die Beschaffenheit der früher besprochenen Eizellkerne denkt, von denen alle Wahrscheinlichkeit für ihre Betheiligung an der Thätigkeit der Zelle sprach, so liegt auch hier die Annahme nahe, dass sich die Kerne durch reichliche Aufnahme von Substanz für ihre fernerhin zu leistende Thätigkeit vorbereitet haben. Da auch während der abscheidenden Thätigkeit der Zelle das Wachstum von Kern und Zelle seinen Fortgang nimmt, der Chromatingehalt des ersteren sich aber kaum vermindert, so ist die Aufnahme von Substanz durch den Kern gewiss eine continuirliche.

Für das Functioniren der beiden Kerne in einem Organismus, wie ihn die Doppelzelle darstellt, ist möglicher Weise die Thatsache von Bedeutung, dass beide Kerne sich im Jugendstadium der Doppel-

zelle eng aneinanderlegen. Später erst rücken sie wieder auseinander. Da man sich aller Erfahrung gemäss den Kerninhalt nicht als fest abgeschlossen gegen die Zelle zu denken hat, so findet während der engen Berührung beider Kerne möglicher Weise ein Substanztausch zwischen ihnen statt.

## 2. Drüsenzellen am Genitalapparat von *Branchipus*.

Am Uterus von *Branchipus* finden sich Complexe von Drüsen<sup>1)</sup>, welche ein zur Bildung der Eischale dienendes Secret absondern. Sie bestehen aus einer grösseren Anzahl von Einzeldrüsen mit besonderem Ausführungsgang. Jede dieser Einzeldrüsen setzt sich aus zwei Zellen zusammen (Fig. 123—125, Taf. V), zu denen ein sehr dünnwandiger Ausführungsgang gehört. Dieser kann entweder direct in den Uterus einmünden oder sich vorher mit den Ausführungsgängen anderer Drüsen vereinigen (Fig. 123). In der Wand der Ausführungsgänge lassen sich Zellkerne nachweisen.

Von den Drüsen interessirt uns hier nur Beschaffenheit und Lage der Zellkerne. Als ich die Drüsen auf Schnitten von *Branchipus grubei* untersuchte, fiel mir sofort die grosse Aehnlichkeit mit den (vorher besprochenen) Doppelzellen von *Ranatra* und *Nepa* auf, was zumal für diejenigen Stadien der letzteren gilt, in denen der innere Rand der Kerne bereits unregelmässig gestaltet, aber noch nicht mit längeren Fortsätzen versehen ist. Die Zellen jeder Einzeldrüse lagern sich nämlich auch hier so dicht aneinander, dass ein Raum zwischen ihnen nicht mehr zu erkennen ist, und oft auch die trennende Grenze ganz oder doch theilweise verschwindet (Fig. 123, die rechts liegende Drüse, Fig. 124). Auch die Kerne rücken dicht zusammen und umgreifen einen freien Raum, welcher in den nach Schnitten angefertigten Figuren hell erscheint. In diesem Raum findet die hauptsächliche Abscheidung des Secrets statt. Nach SPANGENBERG liegt es hier zu Zeiten in so reichlicher Menge angehäuft, dass es sich „wie ein grosser brauner Zellkern ausnimmt“.

Wenn auch nicht gesagt und sogar kaum wahrscheinlich ist, dass die Secretion nur in jenem mittleren Theil der „Doppelzelle“, wie sie CLAUS nennt, vor sich geht, so kann man doch in jenem Punkte die Hauptthätigkeit der Zelle erwarten. Dafür spricht denn auch das Verhalten der beiden Kerne. Während der Aussenrand der Kerne

1) Die Uterusdrüsen von *Branchipus* sind durch SPANGENBERG und CLAUS (113 u. 26) näher beschrieben worden.

immer als eine gleichmässige, ununterbrochene Linie erscheint, ist ihr Innenrand sehr oft unregelmässig gestaltet, eingebuchtet und sogar mit Fortsätzen versehen (Fig. 123—125). Im letzteren Falle wird die Aehnlichkeit mit den Doppelzellen von *Ranatra* und *Nepa* noch grösser. Auch hier weist die Oberflächenvergrösserung des Kernes (in der Richtung nach dem Abscheidungsherd) auf die Betheiligung des Kernes an der secernirenden Thätigkeit der Zelle hin.

### 3. Die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen.

In den beiden bisher betrachteten Beispielen secernirender Zellen zeichneten sich die Zellkerne durch eine ganz besondere Grösse aus, wie sie Kernen nur verhältnismässig selten zukommt. Die Wahrnehmung, dass es gerade secernirende Zellen sind, welche ganz besonders umfangreiche Kerne aufweisen, lässt sich auch sonst vielfach machen. Dies gilt z. B. für die Kerne mancher Speicheldrüsen und zumal für diejenigen der Spinndrüsen von Insectenlarven. Von den Zellen der Spinndrüsen ist bekannt, dass sich ihre voluminösen Kerne in reicher Verzweigung durch die ganze Zelle erstrecken (vgl. die Fig. auf Taf. VI). Schon MECKEL (88), welcher dieses Verhalten entdeckte, erkannte darin eine hervorragende Bedeutung des Kernes für die Zelle. „Der Zellenkern“, sagt MECKEL, „soll zwar bei Pflanzen nicht von Wichtigkeit sein, scheint jedoch bei den Thieren stets eine grosse Rolle zu spielen und entweder die eigentliche Ursache der Zellenthätigkeit zu sein oder ein Regulator. Daraus ist die eigenthümliche Ausbildung des Kernes in diesen colossalen Zellen (der Raupenspinngefässe) zu erklären. Der Kern verästelt sich durch die Zelle hindurch, um überall seinen Einfluss geltend zu machen und die Secretion zu vermitteln.“

Weit weniger unserer heutigen Auffassung entsprechend äussert sich ZADDACH über die verzweigten Kerne, welche er in den Spinndrüsen von Phryganidenlarven auffand (135). Beim Studium der Phryganiden-Entwicklung sah er die jüngeren Spinndrüsen mit gewöhnlichen runden Kernen versehen und verfolgte deren allmähliche Gestaltveränderung in unregelmässig eingebogene, später verzweigte Kerne. MECKEL's Beobachtung corrigirend, meint er, dass bei dieser auffälligen Gestaltveränderung der Kerne die Zellen nicht erhalten bleiben, sondern vielmehr verschwinden, während nur die „aus den Zellen hervorgewachsenen und verzweigten Zellkerne als die heller erscheinenden Gänge in der Gefässwandung übrig bleiben und die se-

cernirenden Drüsenschläuche bilden“. — Hierbei interessirt uns nur, dass auch ZADDACH den Kernen eine Betheiligung, und zwar eine directe, an der Secretion zuschreibt. Zutreffend ist seine Beobachtung über die Gestaltveränderung der Kerne, die auch von LEYDIG an Spinnrüsen von Raupen verfolgt wurde (77). Neuerdings hat CARNOY (23) die Umwandlungsphasen der Kerne in den Spinnrüsen der Phryganidenlarven sowie Schmetterlingsraupen wieder beschrieben. Eingehend beschäftigt sich HELM (53) mit der Gestaltung der Spinnrüsen, ohne jedoch auf die Bedeutung der verzweigten Form des Kernes näher einzugehen.

Schon ZADDACH hebt als auffallend hervor, dass die Entwicklung der Spinngefäße und zumal die Verzweigung der Kerne erst sehr spät im Larvenleben ihre volle Ausbildung erreicht. Bei den jungen Larven von *Mystacides*, die sich schon ein Larvengehäuse gemacht, also die Spinnrüsen bereits gebraucht hatten, fand er die Kerne noch nicht verzweigt. Ich habe ähnliche Beobachtungen (auch an anderen Objecten) gemacht und glaube, dass die stärkste Verzweigung und Verbreitung des Kernes in der Zelle erst mit der intensivsten Thätigkeit der letzteren erreicht wird.

Die Kerne der Spinnrüsen machen nicht allein solche Gestaltveränderungen durch, welche sich als bleibende kundgeben. Zuweilen, und es ist dies wohl der Fall zu Zeiten erhöhter Thätigkeit der Zelle, erleiden sie auch Gestaltveränderungen, welche nur zeitweilig auftreten und an die von den Wasserwanzen und von *Branchipus* geschilderten Vorgänge erinnern. Um diese Erscheinungen zu verstehen, müssen wir einen Blick auf den Bau der Spinnrüsen werfen. Den wesentlichsten Bestandtheil derselben bildet das Drüsenepithel, welches einen langen, ziemlich dickwandigen Schlauch bildet. Die Innenwand dieses zelligen Schlauchs ist von einer Chitinlage bekleidet (Fig. 154 u. 155, Taf. VI). Da die Länge der Spinnrüsen oftmals diejenige der ganzen Larve übertrifft, so biegen sie sich knieförmig um, und ihre einzelnen Schenkel verlaufen dann parallel und dicht neben einander. Eine solche Knickung der Drüse kann mehrmals eintreten. Der am hinteren Ende blind abgeschlossene Drüsenschlauch hat in seiner grössten Erstreckung cylindrische Form, nach vorn aber verjüngt er sich zu einem engeren Ausführungsgang (Fig. 148, Taf. V). Die polygonal gestalteten Drüsenzellen sind sehr umfangreich und enthalten den schon vorher besprochenen, je nach dem Alter der Larve mehr oder weniger verzweigten Kern (Fig. 156—180, Taf. VI). Die Verzweigung kann so weit gehen (bei *Orgyia antiqua* beispielsweise), dass

sich ganze Abschnitte vom Kern loslösen, um frei in demselben zu liegen. Anstatt des einen Kerns sind schliesslich eine ganze Anzahl von Kernstücken unabhängig von einander vorhanden.

An der Intima des Drüsenschlauchs beobachtet man zuweilen (so bei *Mamestra brassicae*) eine Querstreifung ähnlich derjenigen bei den Tracheen (Fig. 155). Die Intima wird von vielen feinen Kanälen durchbohrt, welche dem Secret seinen Durchtritt in das innere Rohr gestatten (Fig. 153).

Ausser der Verzweigung der Kerne wurde an diesen zu wiederholten Malen ein Aussenden von Fortsätzen beobachtet. Meistens waren es solche Raupen (von *Vanessa urticae* und *Pieris brassicae*), welche bereits das Futterkraut verlassen und sich an die Decke des Käfigs begeben hatten, um sich hier zur Verpuppung festzuspinnen. Bei derartigen Raupen scheint eine starke Secretion stattzufinden, wie es ja auch bei dem Bedarf an Spinnmaterial natürlich ist. Der zwischen Kern und Intima gelegene Theil der Drüsenzelle bietet oft ein schaumiges Aussehen, und helle Secrettropfen liegen dem Innenrohr an, während der äussere Theil des Zellplasmas die gewöhnliche Beschaffenheit zeigt.

Die Figuren 150 und 151 stellen im optischen Längsschnitt Theile der Spinndrüsenwand einer zur Verpuppung schreitenden *Vanessa*-Raupe dar, und man erkennt die gegen das Drüsenlumen gerichteten Fortsätze der Kerne. Die nach aussen liegende Seite der Kerne erscheint hingegen ganzrandig. Die betreffenden Zeichnungen wurden nach Spinndrüsen entworfen, sofort nachdem dieselben der Raupe entnommen waren. Allmählich werden die Fortsätze eingezogen und zwar verkürzen sich zuerst die am weitesten ausgestreckten. Der Kern rundet sich ab, und es treten schliesslich die charakteristischen Erscheinungen des Absterbens, Schrumpfung des Inhalts, ein. In entsprechender Weise wurde ein Aussenden von Fortsätzen durch den Kern an Spinndrüsen einer ausgewachsenen Raupe von *Papilio machaon* beobachtet. — Für ein Kunstproduct konnte die geschilderte, besonders an *Vanessa*- und *Pieris*-Raupen mehrfach zur Beobachtung gelangte Erscheinung nicht gehalten werden, weil die künstlichen Veränderungen des Kerns nach kurzer Zeit der Beobachtung sich selbst zur Controle darbieten. Auch lernt man bei Untersuchung vieler Raupen das natürliche Aussehen von einem künstlich veränderten bald unterscheiden. — Dass die Bildung der Fortsätze nicht mit den Bildern verwechselt wurde, wie sie infolge der Verzweigung der Kerne bei etwas verschie-

dener Einstellung des Tubus zu Stande kommen können, braucht kaum erwähnt zu werden.

In Fig. 149 ist das blinde Ende der Spinndrüse einer jüngeren Raupe von *Pieris brassicae* abgebildet. Hier waren die Fortsätze nicht in so starker Weise ausgebildet, wie man dies an älteren Larven beobachten kann; immerhin ist auch da zu erkennen, dass sie gegen das Lumen hin gerichtet sind und am äusseren Rande des Kernes fehlen.

Ich vermag die Pseudopodienbildung der Spinndrüsenkerne nicht anders zu erklären, als dass die Secretionsthätigkeit der gegen das Drüsenlumen zu gelegenen Theile der Zelle eine besonders intensive ist, und dass infolge dessen gegen diese Theile hin eine Oberflächenvergrösserung des Kernes erfolgt. Dadurch wird abermals die Antheilnahme des Kernes an der Thätigkeit der Zelle documentirt. Bei dem bedeutenden Umfang des Kernes und seiner weiten Verbreitung in der Zelle ist sein Einfluss auf diese ein ganz besonders starker, welches Verhalten ja schon von MECKEL in entsprechender Weise gedeutet wurde.

#### 4. Verzweigte und besonders umfangreiche Kerne in secernirenden Zellen verschiedener Art (nach Beobachtungen anderer Autoren).

Nachdem ich die Bedeutung verschiedener umfangreicher, mit Fortsätzen versehener Kerne auf die Antheilnahme an der Secretionsthätigkeit der Zelle zurückführen konnte, scheint es von Interesse, andere Zellen mit ähnlich sich verhaltenden Kernen zum Vergleich heranzuziehen.

Die voluminösen verzweigten Kerne in den Spinndrüsen der Phryganidenlarven, welche besonders durch ZADDACHI, LEYDIG und CARNOY studirt wurden, konnten wegen ihrer grossen Uebereinstimmung mit den verzweigten Kernen der Raupenspinndrüsen schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnt werden. Grosse eingebuchtete Kerne, welche zeitweise Fortsätze aussenden (KNÜPPEL, 67), kommen auch in den Speicheldrüsen der Hemipteren (z. B. bei *Pyrrhocoris apterus*) vor<sup>1)</sup>, und verzweigte Kerne treten desgleichen in den Hautdrüsen der

---

1) Eigenthümlich sind die Doppelzellen, welche nach P. MAYER (86) und KNÜPPEL (67) in den Speichelgängen der Feuerwanze auftreten. Es scheinen je zwei Zellen zu einem polygonal gestalteten Gebilde (der Doppelzelle) zusammenzutreten, welches beide Kerne in sich enthält und

Raupen (LEYDIG) sowie in den MALPIGII'schen Gefässen derselben auf (LEYDIG, 77, 80, 81, R. HERTWIG, 60), alles Zellen mit secernirender Function.

An den Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus* beobachtete ich, dass die grossen Kerne der frisch herauspräparirten Drüsen längere oder kürzere Fortsätze aufwiesen.

Von einem reich verzweigten Kern der *Chelonia caja*, welcher sich durch den grössten Theil einer Hautdrüsenzelle erstreckt, findet sich bei CARNOY (23, p. 261) eine Abbildung.

Hier sind auch die eigenthümlich gestalteten Kerne zu erwähnen, welche K. HEIDER (52) bei *Lernanthropus* auffand. Im Cephalothorax dieses parasitisch an den Kiemen der Fische lebenden Copepoden sind Drüsenzellen von sehr bedeutender Grösse vorhanden, deren Secret durch besondere, wahrscheinlich in der Nähe der Fühler mündende Ausführungsgänge nach aussen gebracht wird. An diesen Drüsen ist, wie HEIDER sagt, „das Auffallendste der ungeheuer grosse Kern“. „Derselbe zeigt ein ganz ungewöhnliches und auffallendes Verhalten. Die grosse, gleichmässig runde Kugel war nämlich nicht aus einem Stücke gebaut, sondern in Theilstücke zerlegt; sie war zusammengesetzt aus einer Anzahl von Pyramiden, deren Scheitel mit dem Mittelpunkt des Kernes zusammenfiel. Im optischen Querschnitte zeigte ein solcher Kern dann das Bild einer zierlichen Rosette.“ Nach HEIDER's Beschreibung haben wir also auch hier einen Kern vor uns, welcher durch Bildung von Fortsätzen seine Oberfläche vergrössert, nur dass diese Fortsätze eine besonders regelmässige Form aufweisen und sich nicht so weit wie in anderen Fällen durch die Zelle erstrecken. Zwischen die einzelnen Fortsätze hinein bis gegen das Centrum des Kernes, wo sich dieselben berühren, reicht das Zellplasma, wie aus HEIDER's Beobachtungen hervorgeht. So lässt sich wohl auch die eigenthümliche Gestaltung der Drüsenzellkerne von *Lernanthropus* auf ihre Theilnahme an der Thätigkeit der Zelle zurückführen.

Ein schönes Beispiel verzweigter Kerne in secernirenden Zellen

---

in dem von der Grenze der früheren beiden Zellen nichts mehr zu bemerken ist. Dieses Verhalten ist im Hinblick auf die bei *Branchipus* sowie bei *Nepa* und *Ranatra* beobachteten Verhältnisse von Interesse; bei ihnen war ebenfalls das Zusammentreten zweier secernirender Zellen zu einer Doppelzelle zu constatiren. KNÜPPEL schreibt nach seinen Beobachtungen auch den Zellen der Ausführungsgänge secernirende Function zu, woraus vielleicht das Ausstrecken von Fortsätzen sowie die eigenthümlichen Lagerungsverhältnisse der Kerne zu erklären sind.

beschreibt PAUL MAYER (87) von Phronimiden. Im Basalglied des 6. und 7. Brustfusspaares von *Phronima* und *Phronimella* finden sich umfangreiche Drüsenmassen in Gruppen von 3—5 Zellen, die in den anderen Beinpaaren zwar auch vorhanden, aber weit weniger stark entwickelt sind. Diese Drüsen zeigen in verschiedenen Lebensaltern der Thiere ein sehr verschiedenes Verhalten. Während sie in der Jugend zwar einen grossen, Anfangs ganz regelmässig gestalteten Kern besitzen, buchtet sich derselbe später ein (Fig. XII A), verzweigt sich (Fig. XII B) und nimmt schliesslich die Form an, wie sie in Fig. XII C

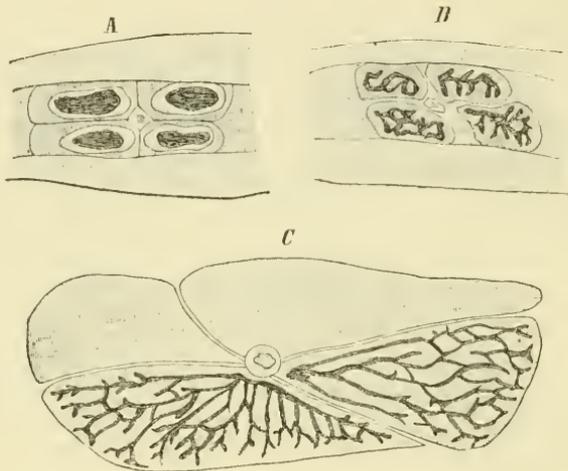


Fig. XII. A. Ein Stück vom 7. Bein einer jungen *Phronima* von 5 mm Länge. Vergr. 90.

B. Ein Stück des 6. Beines einer halb erwachsenen *Phronimella*. Vergr. 90.

C. Eine Zellgruppe der Drüse im 6. Bein von *Phronimella*. Nur in 2 Zellen ist der Kern eingezeichnet. Vergr. 90. Nach PAUL MAYER.

zu erkennen ist. „Die Kerne lösen sich in ein ausserordentlich reiches Netzwerk von Fäden auf, welche die Zelle nach allen Richtungen hin durchsetzen (Fig. XII C). Inzwischen sind auch die Zellen rapide gewachsen und erreichen zuletzt in den beiden hinteren Beinpaaren die enorme Grösse von etwa  $\frac{1}{2}$  mm.“ Die Ausführungsgänge der Drüsen durchlaufen das ganze Bein der Länge nach und münden an dessen Klaue nach aussen. Ueber die Function der Drüsen spricht P. MAYER die Vermuthung aus, dass sie bei dem gänzlichen Fehlen der Excretionsorgane vielleicht als solche fungiren mögen. Ausserdem ist er geneigt, ihnen noch eine andere Bedeutung zuzuschreiben. Bekanntlich leben die Phronimiden in glashellen Tönnchen, den ausgefressenen

Pyrosomen, und P. MAYER vermuthet, dass das von den Drüsen ausgeschiedene Secret bei der Aushöhlung der Tönnchen die Rolle einer zersetzenden, die Gewebe auflösenden Flüssigkeit spielen möge. Diese Vermuthung wird unterstützt durch die Thatsache, dass bei *Phronimella* nur das Weibchen den Drüsenapparat in so stark ausgebildetem Maasse besitzt und von dieser Gattung nur die Weibchen in Tönnchen leben sollen, während bei *Phronima* beide Geschlechter mit mächtig entwickelten Drüsen ausgerüstet sind und beide in Häusern wohnen. Zweifellos ist es jedenfalls, dass wir es hier mit secernirenden Zellen zu thun haben, und dem entspricht der bedeutende Umfang und die reiche Verzweigung des Kernes in der Zelle. Sein Verhalten dürfte daher auch hier auf die Antheilnahme an der secernirenden Thätigkeit der Zelle zurückzuführen sein.

##### 5. Die Spinndrüsen von *Cladius difformis*.

Durch ihre reiche Verzweigung und die dünne, beinahe fadenförmige Gestalt, welche der Kern annimmt, zeigen die Zellen der Spinndrüsen von *Cladius difformis* eine gewisse Aehnlichkeit mit den zuletzt besprochenen Verhältnissen.

Als vielleicht nicht allgemein bekannt, schicke ich voraus, dass die Larve dieser Blattwespe einen weisslich oder gelblich gefärbten, ziemlich dichten und festen Cocon spinnt, welchen sie an den Gabelungen der Aestchen und zwischen Blättern befestigt. Der Cocon besteht aus einer inneren, mehr homogenen, hautähnlichen und einer gröberen, netzartig gesponnenen Aussenhülle, welche sich von der ersteren abhebt.

Die Spinndrüsen der Larve von *Cladius difformis* sind zwei höchst voluminöse Organe, welche den Körper seiner ganzen Länge nach durchziehen und einen grossen Theil desselben einnehmen (Fig. 134, Taf. V). Von den Spinndrüsen der Schmetterlinge und Phryganiden, die wir bisher betrachteten, sind sie dadurch unterschieden, dass sie nicht in Form eines schlauchförmigen Körpers auftreten, sondern vielmehr eine gelappte, traubenförmige Drüse darstellen. Beziehungen dieser Gestaltung, welche eher derjenigen der Speicheldrüsen entspricht, zu den Spinndrüsen anderer Insectenlarven finden sich insofern, als bei manchen Schmetterlingsraupen eine Ausstülpung an dem Ausführungsgang der schlauchförmigen Spinndrüse auftritt (HELM, 53). Bei *Sphinx ligustri* stellt diese Ausstülpung nur ein kleines, von einer einzigen Zelle umschlossenes Säckchen dar, bei anderen jedoch wird sie um-

fangreicher, buchtet sich aus und erscheint schliesslich als ein gelapptes Organ, ähnlich den Speicheldrüsen der Insecten, mit denen es HELM vergleicht. So sehen wir in dieser Richtung die Spinndrüsen von *Cladius* den Speicheldrüsen näher stehen als die schlauchförmig gestalteten Spinndrüsen anderer Insecten; in anderer Beziehung weichen sie aber ebenfalls weit von ihnen ab.

Die Spinndrüsen von *Cladius difformis* sind ventral vom Darm gelagert. Wie dieser werden sie von dem äusserst zarten Netz des Fettkörpers umspinnen. Letzterer zeigt hier ein eigenthümliches Verhalten, indem seine Zellen sich durch protoplasmatische Ausläufer mit einander verbinden. So kommt das feine, filigranartige Maschenwerk zu Stande, welches Darm und Spinndrüsen überzieht. Entfernt man den Darm und Fettkörper, so sieht man die beiden Spinndrüsen vor sich liegen (Fig. 134). Dieselben bestehen aus einer grossen Menge einzelner Drüsenzellen mit besonderem Ausführungsgang (Fig. 135). Die Ausführungsgänge der Zellen vereinigen sich zu stärkeren Gängen, welche schliesslich zu einem gemeinsamen Hauptausführungsgang zusammentreten. Letzterer führt das Secret seiner Ausmündung zu (Fig. 134). Uns interessirt hier nur das sonderbare Verhalten des Kernes, doch war es nöthig, auch die Bauverhältnisse der Drüse kurz zu berühren, da mir Angaben über dieselben in der Literatur nicht begegnet sind.

Die Spinndrüsen von *Cladius difformis* bieten ein höchst markantes Beispiel dafür, wie Form und Structur des Kernes während der Ausbildung des Organs, dem er angehört, sich in eingreifender Weise zu ändern vermögen. Bei ganz jungen Larven findet man die Kerne der Drüsenzellen kugelrund oder ellipsoidisch gestaltet, nicht in allen Zellen von gleicher Grösse (Fig. 135, 136). In etwas älteren Larven fängt aber die Gestalt der Kerne schon an sich zu verändern, obwohl zu gleicher Zeit auch noch in vielen Zellen Kerne von regelmässiger Gestalt vorhanden sind. Die Fig. 135—142 sind sämmtlich nach Spinndrüsenzellen aus Larven von 9 mm Länge angefertigt. An ihnen erkennt man, wie der Kern seine regelmässige Form aufgibt, sich verzerrt und kurze Fortsätze aussendet (Fig. 135 u. 137). Indem diese Fortsätze länger werden, nimmt der Kern eine mehr sternförmige Gestalt an, (Fig. 138—140). Während man Anfangs in ihm grössere Chromatinkörperchen bemerkte (Fig. 135, 136, 138), findet man jetzt ein regelmässiges Maschenwerk in seinem Innern (Fig. 137, 139, 140).

Seiner definitiven Gestaltung geht der Kern dadurch immer weiter entgegen, dass er sich in die Länge streckt und infolge der schon

früher gebildeten Fortsätze eine verzweigte Form annimmt. Diese Umwandlung des Kerns verläuft nicht nach einem bestimmten Schema, sondern es bieten sich während derselben die verschiedensten Bilder dar. Ich greife aus denselben nur einige heraus. Die Figuren 141 und 142 zeigen den Beginn der Längsstreckung und Verzweigung, welche letztere in dem späteren Stadium der Fig. 143 schon bedeutend weiter fortgeschritten ist. Wie die Bilder erkennen lassen, ist das Volumen des Kernes durchaus nicht immer das gleiche, und auch seine Structur hat wieder eine Veränderung erfahren, indem das Netzwerk ein feineres geworden ist (Fig. 143). Späterhin ist es auffallend, dass der nunmehr stark verzweigte Kern eine völlig homogene Beschaffenheit zeigt (Fig. 144 u. 145). In diesem Zustand würde man ihn nicht für den Kern halten, wenn man nicht alle Uebergangsstadien verfolgt hätte. Derart gestaltete Kerne finden sich nur in halberwachsenen und ausgewachsenen Raupen. Daneben treten auch Kerne von niederen Ausbildungsstufen auf; so entstammen die in Fig. 143—145 dargestellten Zellen schon völlig ausgewachsenen Larven. Es ist überhaupt hervorzuheben, dass nicht alle Zellen einer Drüse auf gleicher Entwicklungsstufe stehen, sondern sowohl in der Gestaltung des Kernes, wie in ihrer Grösse ziemlich grosse Unterschiede aufweisen. — Die Grösse, welche die Drüsenzellen erreichen, beträgt im längeren Durchmesser des Ovals 0,3 mm. In Raupen von 7—9 mm Länge fand ich den grösseren Durchmesser 0,04 mm. Die Drüsen machen also während des Larvenlebens ein bedeutendes Wachsthum durch.

Es ist von Interesse, zu sehen, wie die von den Spinndrüsen der Lepidopteren- und Phryganidenlarven ganz abweichenden Spinndrüsen von *Cladius* doch im Wesentlichen entsprechende Gestaltungsverhältnisse der Zellkerne aufweisen. Dort wird die Spinndrüse von einem langen Schlauch gebildet, der sich direct in den Ausführungsgang fortsetzt; die Drüsenzellen formiren das Epithel dieses Schlauchs. Hier stellt jede einzelne Zelle eine Drüse mit besonderem Ausführungsgang dar, und doch sehen wir auch hier wie dort einen reich verzweigten Kern die ganze Zelle durchziehen. Aus der eigenartigen Gestaltung und inneren Beschaffenheit dieses Kernes, welche von denjenigen der Kerne in den Raupenspinndrüsen gewisse Abweichungen zeigen, dürfen wir schliessen, dass hier seine Antheilnahme an der secernirenden Thätigkeit der Zelle specifischer Natur sein mag.

### 6. Die Nährzellen der Insecten.

Unter den Zellen mit verzweigten Kernen ist den Nährzellen der Insecten eine hervorragende Stelle einzuräumen. Auch diese Zellen sind secernirender Natur, wie im ersten Abschnitt dieser Arbeit zur Genüge dargethan wurde. In den Fällen, wo sich die Kerne der Nährzellen nicht verzweigen, besitzen sie doch einen sehr bedeutenden Umfang, wie dies aus den Figuren 103 (Taf. IV) und 126 (Taf. V) hervorgeht, welche Nährzellen aus dem Ovarium einer Fliege (*Musca vomitoria*) und eines Käfers (*Dytiscus marginalis*) darstellen. Verzweigte Nährzellkerne findet man dagegen in Fig. 133 von einem Schmetterling (*Vanessa urticae*), in Fig. 129 und 130 von *Bombus terrestris* und endlich in Fig. 95 und 101 (Taf. IV) von dem gewöhnlich den Orthopteren zugezählten Ohrwurm (*Forficula auricularia*) abgebildet. Damit sind Nährzellen aus ganz verschiedenen Typen der Insecten vertreten. Alle besitzen einen höchst voluminösen Kern, und das gilt auch von den Nährzellen der Hemipteren, welche einem anderen Typus angehören, den darzustellen hier keine Veranlassung vorlag.

Die Umwandlungen, welche die Nährzellkerne durchzumachen haben, um ihre definitive Gestalt zu erreichen, entsprechen im Grunde den bei den Spindrüsen gefundenen Verhältnissen. Ich beschrieb sie schon früher von *Bombus* genauer<sup>1)</sup>. Die aus den Keimzellen hervorgehenden Nährzellen besitzen Anfangs kuglige Kerne, die sich aber bald verschiedentlich einbuchten, Fortsätze aussenden und sich verzweigen, so dass ihre Ausläufer den ganzen Bereich der Zelle bestreichen (Fig. 129 u. 130 *Nz*). Eine solche Erstreckung des Kernes durch die ganze Zelle müssen wir in dem Sinne deuten, dass der Kern, seine Oberfläche stark vergrößernd, mit dem Zellplasma in möglichst innige Berührung zu gelangen sucht, ein Bestreben, welches noch in einem anderen Verhalten der Nährzellen zum Ausdruck kommt. Bei den verzweigten Nährzellkernen der Lepidopteren und Hymenopteren findet man nämlich die Begrenzung nicht deutlich hervortretend, sondern vielmehr verwischt (Fig. 129 u. 133 *Nz*). Die Fortsätze und Ausläufer, welche der Kern bildet, verlieren sich im umgebenden Zellplasma, so dass es oftmals nicht möglich ist, ihre Begrenzung festzustellen. Von einer den Kern begrenzenden Membran kann hier nicht die Rede sein, sondern das Kernplasma steht in directer Berührung

1) 70 p. 584, Fig. 44—48 (Taf. XXI).

mit dem Zellplasma und scheint an vielen Stellen in dasselbe überzugehen.

Die reiche Verzweigung des umfangreichen Kernes, welcher die ganze Zelle durchzieht (Fig. 130 u. 133, Taf. V, und Fig. 101, Taf. IV) und seine innige Berührung mit dem Zellplasma weisen auch bei den Nährzellen auf eine Antheilnahme des Kernes an der (secernirenden) Thätigkeit der Zelle hin.

Bekanntlich erstreckt sich die Thätigkeit der Nährzellen nur auf eine bestimmte Zeitperiode der Eibildung. Anfangs sind die Nährzellen noch wenig umfangreich, und ihr Kern zeigt eine regelmässige Form, aber auch die Eizelle ist in solchem Stadium noch verhältnissmässig klein. Mit ihrer Vergrösserung nehmen auch die Nährzellen bedeutend an Umfang zu, und das Nährfach übertrifft jetzt das Eifach oft mehrmals an Grösse (Fig. 103, Taf. IV). Auf dieser Stufe dürften wohl die Nährzellen den Hauptantheil an der Ernährung des Eies tragen. Dementsprechend erreichen auch die Kerne ihren grössten Umfang und den höchsten Grad der Verzweigung. Das Ei wächst nunmehr sehr rasch und lässt nach einiger Zeit das Nährfach in der Grösse hinter sich zurück. Damit geht die Aufgabe der Ernährung des Eies von den Eizellen an das Epithel über, und die ersteren halten in ihrer Entwicklung ein, um allmählich ganz zu veröden. Aus diesem Verhalten ergibt sich, dass die Kerne dann ihre höchste Ausbildung erlangen, wenn die Thätigkeit der Zelle am stärksten ist, was mit der ihnen zugeschriebenen Bedeutung ganz im Einklang steht.

Auch an denjenigen Nährzellkernen, welche sich nicht verzweigen, ist zuweilen eine Veränderung ihrer Form zu beobachten. Am frischen Object sowohl wie an Präparaten (Schnitten) fand ich bei *Dytiscus marginalis* die Berandung der Nährzellkerne unregelmässig und dabei ihre ganze Form zuweilen mehr oder weniger verzerrt. Gewöhnlich sind die Kerne der Nährzellen von *Dytiscus* kugelförmig, wie es die Figuren der Taf. I und II erkennen lassen. An der nach dem frischen Object gezeichneten Fig. 127 (Taf. V) und der nach einem Schnitt angefertigten Fig. 126 bemerkt man aber, dass die Kugelform verlassen und dafür eine unregelmässige Gestalt angenommen worden ist. Dazu treten am Kern Einbuchtungen auf. Die Begrenzung des Kernes erscheint oft undeutlich und nicht bestimmt gegen das Zellplasma abgehoben (Fig. 41, Taf. II). An Eiröhren, welche dem abgetödteten Thier entnommen und möglichst rasch unter das Mikroskop gebracht wurden, bemerkte ich, dass die amöboide Gestaltung der

Nährzellkerne allmählich wieder in die regelmässige Kugelform überging, so dass nach einiger Zeit alle vorher amöboiden Kerne ganz regelmässig gestaltet erschienen. Uebrigens tritt die amöboide Form der Nährzellkerne von *Dytiscus* bei weitem nicht immer auf, sondern sie dürfte wohl einer besonders regen Thätigkeit der Nährzellen entsprechen, ähnlich wie die amöboide Form des Keimbläschens auf eine solche zurückzuführen ist.

Die eigenthümliche Erscheinung an den Nährzellen von *Dytiscus*, welche in den Fig. 128 (Taf. V) und 40 (Taf. II) zum Ausdruck kommt, deutet noch bestimmter auf die Betheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle hin. — Im ersten Abschnitt bereits hatte ich auf die Thätigkeit der Nährzellen hinzuweisen, um die im Ei sich vollziehenden Vorgänge zum Verständniss zu bringen. Wir erkannten dort, dass dieselben stark lichtbrechenden Kügelehen oder Körner, welche im Ei auftreten, auch in den Nährzellen zu finden sind (Fig. 46—52, Taf. II). Bei Behandlung des Objects mit Osmiumsäure werden sie geschwärzt, wodurch die schwarzen Punkte in den Zellen, resp. bei dichter Anlagerung von Körnchen die schwarzen Höfe in der Umgebung der Kerne zu erklären sind (Fig. 29—42, Taf. II). Ausser vereinzelt schwarzen Körnern tritt in den Nährzellen der Fig. 40 (Taf. II) und Fig. 128 (Taf. V) eine schwarze Masse am Kern auf, ähnlich der Körnchenanlagerung, welche ich am Keimbläschen von *Dytiscus* zu beschreiben hatte. An der Stelle, wo sich die schwarz gefärbte Substanz befindet, zeigt der Kern eine ziemlich tiefe Einbuchtung und an derselben eine unregelmässige zackige Begrenzung. Die Erscheinung ist so auffallend, wie ein Blick auf die beiden Figuren lehrt, das Auftreten der Kerneinbuchtung gerade an der Stelle, wo die Anlagerung der fremden Masse stattfindet, so charakteristisch, dass man nicht umhin kann, hierbei an eine Abgabe oder Aufnahme von Substanz durch den Kern zu denken. Da die angelagerte Masse aber das gleiche Verhalten zeigt wie die im Ei auftretende, von den Nährzellen abgeschiedene, so wird dadurch die Wahrscheinlichkeit einer Betheiligung des Kernes an der secernirenden Thätigkeit der Zelle noch erhöht.

## II.

### Lageveränderung der Kerne.

Es ist nur Weniges, was ich über die Lageveränderung der Kerne secernirender Zellen mitzutheilen habe, und dieses Wenige bezieht sich

auf die Epithelzellen der Eifollikel. Wenn ich diese Epithelzellen schlechthin als secernirende anspreche, so verdient das vielleicht eine Rechtfertigung insofern, als man versucht hat, den Follikelzellen jede Bedeutung für die Ernährung des Eies abzusprechen. Da diese Ansicht schon von BLOCHMANN (16) zurückgewiesen worden ist, so brauche ich mich auf eine Widerlegung hier nicht einzulassen. BLOCHMANN nimmt an, dass die Nährsubstanz, welche dem Ei (der Insecten) von den Epithelzellen zugeführt wird, durch Diffusion, also flüssig und nicht in Form feiner Körnchen in das Ei gelange, wie man vermuthet hatte. Er schliesst dies daraus, dass er im Innern der Follikelzellen Körnchen von gleichem Verhalten wie die im Ei liegenden nicht nachweisen konnte. Auffällig ist aber, dass sehr feine Körnchen in dichtester Anlagerung oft am Epithel gefunden werden. In solchen Fällen lässt sich zuweilen (auf Schnitten) die Grenze zwischen Epithel und Eissubstanz nicht feststellen. Eine distincte Begrenzung des Epithels ist nicht nachzuweisen, sondern das Plasma der Follikelzellen geht in dasjenige der Eizelle über. An sehr feinen und besonders gut conservirten Schnitten mittelgrosser Eiflächen von *Decticus bicolor* zeigte sich der grösste Theil des Eies erfüllt von grossen Dotterschollen, während am Rand eine plasmatische, mit feinen Körnchen erfüllte Zone vorhanden war, welche das oben beschriebene Verhalten erkennen liess. Wenn die Dotterschollen aus dem Schnitt herausfallen, wie das beim Schneiden leicht vorkommen kann, so bleibt doch die mit Körnchen erfüllte Randzone immer eng mit dem Epithel verbunden. Offenbar besitzt sie einen festeren Zusammenhang mit dem Follikel als mit dem übrigen Theil des Eies selbst. An manchen Stellen erhält man den Eindruck, als wenn sich das Plasma der Follikelzellen an seinem Rand in feine Körnchen auflöse.

Sei es nun, dass die Dottermasse in flüssiger oder in fester Form ihren Ursprung nimmt, zweifellos ist, dass sie von den Epithelzellen geliefert wird, und dass diesen also secretorische Function zukommt. Das bestätigen auch die im ersten Abschnitt geschilderten Erscheinungen in den Ovarien verschiedener Insecten, bei denen sich an der Follikelwand eine Körnchenanhäufung fand, wie sie ähnlich als Ausscheidungsproduct der Nährzellen vielfach angetroffen wurde. Wie das Keimbläschen zu letzteren in bestimmte Beziehung tritt, so rückt es auch gegen die Follikelwand hin und sammelt jene Körnchen in seiner nächsten Umgebung an. Ich konnte dieses Verhalten nur durch eine Antheilnahme des Eikernes an der Thätigkeit der Zelle erklären, und zwar wird seine Lageveränderung dadurch bedingt, dass er sich dem

Ort möglichst zu nähern sucht, an welchem die Aufnahme neuer Substanz stattfindet.

Die Zellen der Eifollikel besitzen bei den meisten Insecten in verschiedenen Stadien der Eibildung einen verschiedenen Umfang. Derselbe ist besonders gross zur Zeit der Abscheidung von Dottersubstanz und Chorion. Man kann nun beobachten, dass zu dieser Zeit die Kerne dicht an der nach innen gekehrten Wand der Zellen gelagert sind, während sie später, wenn die Hauptthätigkeit des Follikels vorüber ist, wieder mehr inmitten der Zelle liegend gefunden worden. Ich traf dieses Verhalten besonders deutlich ausgeprägt bei *Carabus nemoralis*, dessen Follikelzellen hoch prismatisch sind und auch während der Chorionbildung noch eine ziemliche Höhe besitzen, so dass infolgedessen Lageveränderungen des Kernes in der Zelle deutlich hervortreten.

Das Heranrücken der Kerne an den Punkt, wo die Secretion stattfindet, und ihr Zurückweichen bei Abnahme derselben deutet, wie mir scheint, wiederum auf eine Betheiligung des Kernes an der secernirenden Thätigkeit der Zelle hin. — Uebrigens bietet sich hier eine interessante Parallele zwischen den Kernen der Ei- und Follikelzellen. Der Eikern nähert sich der Zone, in welcher die Aufnahme am stärksten vor sich geht, die Follikelkerne derjenigen der intensivsten Abscheidung. Für beide Processe scheint der Zellkern von Bedeutung zu sein, obwohl beide verschiedener Natur sind.

### III.

#### Strukturveränderung der Kerne.

Die Strukturveränderungen der Kerne mussten schon zum Theil in Verbindung mit deren Gestaltveränderungen in Betracht gezogen werden. Dies galt für die Kerne der Doppelzellen bei den Wasserwanzen, sowie für die verzweigten Kerne der Spinndrüsen von *Cladius difformis*. Bei den ersteren waren die compacten Chromatinmassen bemerkenswerth, welche zu verschiedenen Zeiten in wechselnder Menge auftreten, bei den letzteren fiel die wechselnde Beschaffenheit des Kernnetzes und des Kerninhalts überhaupt in den einander folgenden Phasen der Kernverwandlung auf. Einige weitere Beobachtungen sind noch mitzutheilen über

## 1. Die Nährzellen der Insecten.

### A) *Forficula auricularia*.

Der Ohrwurm, welcher auch sonst mannigfache Abweichungen von den Orthopteren aufweist, scheidet sich auch dadurch von ihnen, dass er Nährzellen besitzt. Sein Verhalten nach dieser Hinsicht ist ausserdem insofern ein eigenthümliches, als jedem Ei nur eine Nährzelle zukommt (Fig. 95—101, Taf. IV). Bekanntlich sind deren sonst mehrere oder sogar eine grosse Anzahl vorhanden. — Die Nährzelle bildet sich aus den im Keimfach (*Kf*) gelegenen Zellen hervor, indem deren Kern chromatinreicher wird und sich bald bedeutend vergrössert (Fig. 97—99 *Nz*). Dadurch unterscheidet sich die Nährzelle bald vom Ei, dessen Kern vielmehr an Chromatin verliert und infolgedessen seine Bläschenform erhält. Hierin scheint sich zugleich der Unterschied in der Function beider Kerne auszudrücken. Für die secernirenden Nährzellen ist im Allgemeinen der chromatinreiche, granulirte, für die (Substanz aufnehmenden) Eizellen hingegen der bläschenförmige Kern charakteristisch, kein Zweifel, dass diese Beschaffenheit des Kerns mit der Thätigkeit der Zelle im Zusammenhang steht.

Die Nährzelle von *Forficula* ist vor anderen ausgezeichnet durch das Vorhandensein eines sehr regelmässig gestalteten Kernkörpers. Bei anderen Nährzellen habe ich das Auftreten eines Kernkörpers, der sich ohne weiteres als solcher documentirt, nicht beobachtet. Wohl sind bei ihnen unter Umständen grössere oder kleinere Chromatinbrocken vorhanden, doch keinen davon könnte man als regelmässig wiederkehrenden Bestandtheil des Kerns bezeichnen. Bei *Forficula* hingegen macht sich schon früh im Kern der Nährzelle eine Anfangs wenig regelmässig gestaltete Zusammenballung chromatischer Substanz bemerkbar (Fig. 98 und 99 *Nz*). Mit dem Wachstum des Kernes vergrössert sich dieselbe und nimmt eine regelmässige ovale Form an (Fig. 95, 96, 98, 101 *Nz*). In dem so gebildeten Kernkörper, der sich in jeder Nährzelle vorfindet, treten Vacuolen auf, welche ihm ein besonders charakteristisches Aussehen verleihen (Fig. 98 und 101). Was den Kern selbst anbetrifft, so ist dessen Gestalt durch Verschwimmen des Contours gegen das angrenzende Plasma (Fig. 98) sowie durch mehr oder weniger tiefe Einbuchtungen (Fig. 95 u. 96) schliesslich zu einer verzweigten geworden (Fig. 101). In dem Anfangs dichtkörnigen, später mit verstreuten Chromatinkörnern erfüllten, verzweigten Kern sieht man noch immer den grossen dunkelgefärbten Kernkörper

liegen. Seine Beschaffenheit erinnert an diejenige der Keimflecke, welche ich oben verschiedentlich zu schildern hatte. Auch die Keimflecke sind oftmals bei sehr regelmässiger Gestaltung mit Vacuolen versehen. Man wird durch diesen, sonst den Eizellen zukommenden Charakter an den Ursprung der Nährzellen erinnert, die ja gewiss als modificirte, nach anderer Richtung ausgebildete Eizellen zu betrachten sind.

### B) *Dytiscus marginalis*.

Wie die Keimbläschen gehen auch die Kerne der Nährzellen aus den granulirt erscheinenden Keimzellkernen hervor. Da die Nährzellkerne immer eine körnige Structur bewahren, so ist die Umwandlung der Keimzellkerne eine weniger eingreifende, als wir dieselbe bei Entstehung der Keimbläschen sich vollziehen sahen. Körnig erscheint der Inhalt der Nährzellkerne stets, nur kann diese Körnelung eine feinere oder gröbere sein. Es scheint dies von verschiedenartigen Ernährungs- oder Secretionszuständen der Zelle abzuhängen. Bemerkenswerth ist das Auftreten grösserer, flockenartig erscheinender Chromatinanhäufungen (Fig. 41, Taf. II), welche am frischen Object wie grössere Inseln im Maschenwerk des Kernnetzes erscheinen (Fig. 20, Taf. I, Fig. 127, Taf. V). Auch diese grösseren Chromatincomplexe treten nicht ganz regelmässig auf, obwohl sie in den meisten Fällen vorhanden sind. Ich möchte auch in ihnen, als so charakteristischen Gebilden, einen Ausdruck der specifischen Thätigkeit des Kernes sehen. Diese Vermuthung liegt zumal in solchen Fällen nahe, wie einer in Fig. 126 (Taf. V) zur Abbildung gekommen ist. Man sieht dort in den Nährzellkernen umfangreiche Brocken liegen, welche den ausserhalb des Kernes befindlichen in auffallender Weise ähneln. Die betreffenden Kerne sind amöboid, und in ihrer Umgebung tritt die helle Zone auf, welche schon von verschiedenen Autoren und zumal von LEYDIG und BRASS bei ganz verschiedenartigen Kernen beschrieben worden ist. In dieser Zone sieht man bei *Dytiscus*, wie erwähnt, ähnliche Ballen wie die des Kernes gelegen<sup>1)</sup>; allerdings zeigen dieselben im Aussehen auch grosse Ueber-

1) BRASS (19) hat ähnliche Bilder gegeben, welche er als Aufnahme geformter Substanz in den Kern beschreibt. Diese würde hier bereits in das Ernährungsplasma gelangt sein, welches nach BRASS den Kern direct umlagert, und würde dann vom Kern aufgenommen werden. Mir stehen keine Beobachtungen zur Verfügung, die eine solche Auffassung bestätigen, wie ich dies schon weiter oben gelegentlich der Ausführungen

einstimmung mit dem übrigen Plasma der Zelle, und könnten vielleicht nur Inseln des gewöhnlichen Zellplasmas darstellen, welche in der hellen Zone zurückgeblieben sind. Die Bedeutung der letzteren kenne ich nicht. Sicher ist, dass dieselbe hier keineswegs als Kunst-product betrachtet werden kann, als welches der „freie Raum“ um den Kern verschiedentlich hingestellt worden ist. Es ist zweifellos, dass vielfach bei der Conservirung durch Contraction des Kernes ein freier Raum in dessen Umgebung entsteht, aber derselbe hat dann ein ganz anderes Aussehen als der von den Nährzellen beschriebene. Letzterer dehnt sich in ganz verschiedener Weise um den Kern aus und sendet auch Fortsätze in die Umgebung (Fig. 126), ein Verhalten, welches von LEYDIG und BRASS auch in andern Zellen beobachtet wurde. BRASS mag wohl im Recht sein, wenn er die den Kern umgebende, oftmals besonders differenzirte Plasmazone als bei der Thätigkeit der Zelle von hervorragender Bedeutung betrachtet, ob wir aber in ihr gerade ein „Ernährungsplasma“ vor uns haben, oder ob sie nicht als Vermittlerin des Kerneinflusses auch bei abscheidender Thätigkeit der Zelle sehr in Betracht kommt, ist eine andere Frage. BRASS nimmt an, dass das „Ernährungsplasma“ sowohl die Ernährung des Kernes, wie auch die der peripher gelegenen Plasmatheile vermittelt, und wenn er sagt, dass es den Substanztausch zwischen dem äusseren Plasma und dem Kern übernimmt, dass es wohl „ebenso gut Stoffe in den Kern hineinbringt, als andererseits auch Umwandlungsproducte aus dem Kern herausschafft“, so hat er wohl schon an eine derartige Bedeutung der in Rede stehenden Plasmazone gedacht.

## 2. Die Spindrüsen der Raupen.

Beobachtungen und Versuche, die ich vornahm, um die Veränderungen in den Kernen der Spindrüsen bei verschiedenen Thätigkeitszuständen der Drüsen festzustellen, konnten noch nicht zum völligen Abschluss gebracht werden, so dass ihre Mittheilung auf später verschoben werden muss. Immerhin ergibt sich aus diesen Untersuchungen schon jetzt mit ziemlicher Sicherheit, dass die verschiedenen Strukturverhältnisse der Kerne auf verschiedene Thätigkeitszustände der Zellen zurückzuführen sind. Hier soll vorläufig nur gezeigt werden, wie ver-

---

über die Kerne der Eizellen hervorheben musste. Bei den letzteren würde man noch eher geneigt sein, an eine Aufnahme von geformter Substanz zu denken, aus Gründen, die dort weiter ausgeführt wurden (vgl. oben S. 21 u. folg.).

schiedenartig sich die Kerne der Spinndrüsen in Bezug auf ihre feinere Structur verhalten. Die Spinndrüsen der Raupen sind für derartige Beobachtungen besonders geeignet, weil auch das frische Object ein Studium der Kernstructur gestattet.

Ich gehe von einem Zustand des Kernes aus, in welchem derselbe von einem regelmässigen und ziemlich dichten Kernnetz erfüllt ist. Auf die nähere Beschreibung desselben kann ich verzichten, da es das typische Aussehen eines Kernnetzes mit verdickten Knotenpunkten darbietet. Derartig structurirte Kerne trifft man in den Drüsen sowohl junger wie älterer Raupen an. So fand ich bei jungen (1 cm langen) Raupen von *Pieris brassicae*, deren Kerne am blinden Ende der Drüse noch unverzweigt, oval gestaltet waren und erst gegen den Ausführungsgang hin sich lang auszuziehen und zu verzweigen begannen, alle Kerne von gleicher Beschaffenheit des Inhalts (Fig. 158, Taf. VI). Auch das Zellplasma erscheint maschig und hebt sich deshalb bei derartiger Beschaffenheit des Kerns wenig deutlich von diesem ab. Ueberhaupt ist in vielen Fällen der Kern nicht sofort an der frischen Drüse zu erkennen, wenn dieselbe nach Entnahme aus dem Thierkörper zur Beobachtung gebracht wurde. Erst durch die Einwirkung von Reagentien tritt er dann hervor. An 2,5—3 cm langen Raupen von *Phalera bucephala* zeigen auch die durch Essigsäurewirkung deutlich gemachten Kerne das regelmässige Maschenwerk, welches den ganzen Kern bis in seine Fortsätze hinein gleichmässig erfüllt (Fig. 173, Taf. VI). In diesem Falle ist noch von Interesse, dass nicht der ganze Kern gleich deutlich begrenzt erscheint; Theile desselben sind undeutlich contourirt und verschwimmen in dem Zellplasma (Fig. 173), ähnlich wie ich das von den Kernen der Nährzellen bereits hervorzuheben hatte. Ein solches Verhalten ist bei den Spinndrüsen zwar seltener zu beobachten, doch dürfte es wohl auch hier dem Bedürfniss der Zelle nach einer innigeren Berührung mit dem Kerne entsprechen.

Die Structurirung der Spinndrüsenkerne, wie wir sie soeben kennen lernten, weicht häufig einer anderen, welche durch die Fig. 166 verdeutlicht wird. Dieselbe stellt einen Abschnitt eines Kernes aus der Spinndrüse der ausgewachsenen Raupe von *Pieris brassicae* dar. Man sieht den rechts liegenden Ast von einem Netzwerk erfüllt, welches dem oben geschilderten Verhalten entspricht. Wo jener Ast sich mit dem übrigen Kern verbindet, geht das gröbere in ein weit feineres Netzwerk über, welches den ganzen übrigen Theil des Kernes ausfüllt. Viele Kerne der betreffenden Drüse zeigten nur dieses feine Netzwerk. Ein ähnliches Verhalten fand ich bei jungen Raupen von *Pieris rapae*,

bei denen zumal die gegen das blinde Ende zu gelegenen Kerne die feinkörnige Structur aufwiesen. In Fig. 165—167 erkennt man, wie dieselbe wieder in eine mehr grobkörnige übergehen kann, bis der ganze Kern schliesslich nur grobmaschig erscheint (so der untere Ast des Kernes von Fig. 167). In der letztgenannten Figur sieht man übrigens die Fäden fast gänzlich schwinden, und die Theile, welche früher die Knotenpunkte darstellten, bleiben hier als Körner in dem sonst leer erscheinenden Theilen des Kernes zurück.

Kerne, an denen ich auch mit sehr starker Vergrösserung nur Körner, aber kein Fadenwerk erkennen konnte, sind ebenfalls oftmals zu finden. Fig. 176 und 177 zeigen Theile von solchen bei stärkerer und schwächerer Vergrösserung. Diese Kerne erscheinen wie leer, mit nur verhältnissmässig wenigen, aber ziemlich grossen Chromatinkörpern versehen. — Die Uebereinstimmung der Körner mit den Knotenpunkten des Maschennetzes geht zumal aus solchen Bildern wie denen der Fig. 157, 166, 167 und 169 hervor. Doch finden sich die Körner auch in Kernen, welche mit einem höchst feinen Netzwerk erfüllt sind (Fig. 175). Dieses Auftreten erklärt sich vielleicht aus einem Verhalten der Kerne, welches durch Fig. 162, 165 und 170 illustriert wird. In jenen Kernen ist nämlich zwischen dem gröberen noch ein weit feineres Netzwerk vorhanden, dessen Knotenpunkte man mit ZEISS Obj. F eben noch erkennen kann<sup>1)</sup>. Indem in manchen Fortsätzen des Kernes das gröbere Maschenwerk zurücktritt, kommt das feinere dort zur Geltung (Fig. 165 und 170). In Fig. 165 sieht man in dem einen Fortsatz inmitten des feinen Netzwerks nur noch einige wenige Maschen des sonst ganz verschwundenen groben Netzes liegen. Aehnlich verhält sich ein Fortsatz des Kernes in Fig. 163. Auch in Fig. 174 tritt in einigen peripheren Ausläufern des Kernes das grobe Netzwerk gegen das feine zurück, und die hier vorhandenen Körner scheinen ebenfalls als frühere Knotenpunkte des ersteren zu deuten.

Feineres Netzwerk mit oder ohne Einlagerung stark lichtbrechender Körnchen zeigten auch die Kerne der Spinndrüsen einer ausgewachsenen Raupe von *Papilio machaon* (Fig. 159—161). Im mittleren grösseren Theil der Drüse sind die Kerne mit Körnchen gleichmässig, aber nicht sehr stark erfüllt. Viele dieser Kerne zeigen dabei die später noch zu erwähnende streifige Structur, welche durch eine lineare Anordnung der Körnchen bzw. der Knotenpunkte des Maschennetzes

1) Dieses Verhalten erinnert an das von CARNOY beschriebene, wonach auch dem zwischen dem Gerüstwerk befindlichen „Kernsaft“ eine fädige oder maschige Structur zukommen soll.

veranlasst wird. — Gegen das blinde Ende der Drüse hin zeigt sich die Erscheinung, dass einzelne Kernfortsätze der Körnchen entbehren und nur das feine Netzwerk aufweisen (Fig. 159 u. 160). Desgleichen im Ausführungsgang der Drüse, nur dass hier die Körnchen aus einzelnen Kernen völlig verschwinden und diese nur noch fein granulirt erscheinen. In Fig. 161 sieht man nur noch wenige Reste von der gröbereren Structur zurückgeblieben.

Wie in einzelnen Fällen die stärkeren Fäden schwinden und nur die früheren Knotenpunkte derselben sichtbar bleiben, so kann auch das umgekehrte Verhalten eintreten, nämlich eine Verminderung der Knotenpunkte und ein stärkeres Hervortreten der Fäden (Fig. 157, 167, 170, 171, 172). Je nachdem diese Erscheinung in stärkerem oder schwächerem Maasse auftritt, kommt eine mehr oder weniger streifige, faserige Structur des Kernes zum Ausdruck. In Fig. 170 beispielsweise sieht man streckenweise im Kern nur wenige Knotenpunkte, dagegen die Fäden um so stärker hervortreten. So erklärt sich die faserige Structur im axialen Theil des gezeichneten Kernabschnittes. Dieser Kern (von *Pieris brassicae*) ist weiterhin noch dadurch interessant, dass seine einzelnen Theile ganz verschiedenartige Structur zeigen. In einige der kleineren Fortsätze sieht man das gröbere Netzwerk übergehen, bemerkt aber, dass es sich dort in dünnere Fäden umsetzt, um als sehr feines Netzwerk diesen Theil des Kernes zu erfüllen. Das feine Netzwerk zeigt seinerseits wieder in den oberen Verzweigungen des Kernes andere Beschaffenheit als in den unteren (oben und unten nur auf die Lage in der Figur bezüglich). Einige der Verzweigungen enthalten ausser der feinen Granulirung noch grössere Körner, ähnlich wie die schon zuvor besprochenen Kerne. Derartige Differenzen in der Structur einzelner Kerntheile treten auch in den Fig. 171 u. 174 hervor. Hier sieht man ebenfalls zum Theil die Knotenpunkte des Kernnetzes schwinden und dann die Fäden hervortreten, während zum andern Theil eine feine Granulirung mit eingestreuten gröbereren Körnern die Oberhand gewinnt. — Eine streifige Structur des Kernes kann übrigens schon dadurch zu Stande kommen, dass sich die Knotenpunkte mehr oder weniger regelmässig hinter einander anordnen (Fig. 157, 160, 166, 174). Eine derartige Structur scheint dann leicht in die eigentlich fädige überzugehen, worauf die Figuren 170 und 171 hinweisen.

Das Verhalten der Kerne in den Fig. 157 und 171 (von *Pieris brassicae* und *rapae*), in denen einzelne Theile der Kerne nur Fadenstructur erkennen lassen, leitet zu demjenigen über, bei welchem, wie

in der Fig. 172, der ganze Kern nur Fäden enthält, die beinahe parallel verlaufen und Knotenpunkte überhaupt nicht vorhanden sind.

Der in Fig. 167 dargestellte Kern erscheint deshalb eigenthümlich, weil bei ihnen im Allgemeinen die stärkeren Fäden geschwunden, an einer Stelle aber gerade diese erhalten sind und dafür die Körner oder (früheren) Knotenpunkte fehlen, welche den übrigen Kern nebst dem feinen Netzwerk erfüllen.

Auch solche Kerne traten mir bei Untersuchung der Spindrüsen entgegen, welche sowohl der Fäden wie der grösseren Granula entbehren und in denen auch von einem feineren Netzwerk nichts zu bemerken war. Solche Kerne erscheinen infolgedessen gänzlich leer. Bei völlig normalen Raupen von *Phalera bucephala* (2,5—3 cm und 3,5 cm lang) fand ich am Ausführungsgang der Spindrüsen Kerne, die sich hell gegen das dunklere Zellplasma abhoben, an denen aber keinerlei Structur zu bemerken war; sie erschienen vielmehr völlig homogen. An anderen Kernen des Ausführungsganges der nämlichen Drüse trat dagegen eine körnige Structur hervor. Diese ist entweder dem ganzen Kern eigen und verhält sich dann ähnlich, wie dies in Fig. 173 dargestellt ist, oder sie erstreckt sich nur auf einen Theil des Kernes, während andere Theile desselben leer erscheinen. So kommen Bilder wie das der Fig. 178 zu Stande. Man sieht, dass die verschiedenen Verzweigungen des Kernes in differenter Weise von dem Kernnetz erfüllt sind. Einige derselben erscheinen dicht, andere weniger dicht granulirt, wieder andere völlig leer. Dergleichen Bilder hielt ich erst für Erscheinungen des Absterbens oder solche, welche mit der Einwirkung der Reagentien in Zusammenhang stehen. Wirklich erhält man auch bei längerem Liegen der Spindrüsen in Kochsalzlösung Präparate, welche zeigen, wie sich der Kerninhalt von der Wandung zurückgezogen hat. Damit sind aber jene geschilderten Verhältnisse nicht zu verwechseln. Kunstproducte können zumal dann nicht vorliegen, wenn der ganze Kern leer erscheint, und auch bei Bildern wie das der Fig. 178 spricht die verschieden dichte Granulirung einiger Kernverzweigungen gegen das künstliche Zustandekommen der leeren Zweige. Dazu kommt, dass dicht neben solchen Kernen, wie sie Fig. 178 und 179 darstellen, andere gelegen sind, welche in ihrer ganzen Erstreckung ein continuirliches Kernnetz aufweisen, obwohl sie denselben Einflüssen ausgesetzt waren. Dieses Nebeneinandervorkommen scheinbar „leerer“ und mit geformter Substanz erfüllter Kerne ist merkwürdig genug.

Die zuletzt beschriebenen Drüsen (von *Phalera bucephala*) wurden, um das Verhalten der Kerne genauer kennen zu lernen, mit Reagentien

behandelt. Zusatz von Essigsäure hatte nur die Wirkung, dass die, wie schon weiter oben erwähnt, zuweilen undeutlich hervortretenden Kerne mit ihrem Kernnetz klar zur Erscheinung gebracht wurden, während die „leeren“ Kerne des Ausführungsganges ihr ursprüngliches Aussehen bewahrten. Fig. 179 zeigt einen solchen, nach dem frischen Präparat, Fig. 181 einen anderen, nach der Einwirkung von Essigsäure gezeichneten Kern. Bei letzterem traten nur die Umrisse schärfer hervor. — Bei Färbung der Präparate mit Alaun-Carmin, der sich hierbei am besten bewährt, zeigen sich die gleichen Verhältnisse. Einige Kerne erscheinen ganz mit Chromatinkörnern erfüllt; bei anderen ist das Chromatin zwar auch durch den ganzen Kern vertheilt, aber weniger dicht, bis es mehr und mehr abnimmt und die Kerne schliesslich ganz ungefärbt und leer erscheinen; noch andere Kerne aber enthalten das Chromatin in solcher Vertheilung, dass es nur einzelnen Abschnitten und diesen in verschieden starker Concentration zukommt, wie dies in Fig. 180 nach dem mit Alaun-Carmin gefärbten Präparat dargestellt wurde.

Bei *Smerinthus ocellatus* traf ich ähnliche Verhältnisse an. Die Kerne des Ausführungsganges erschienen hell, wie leer, während sie weiter nach hinten ganz allmählich körnig und infolgedessen etwas dunkler wurden. Noch weiter hinten erschienen sie immer dunkler, schliesslich stark körnig und infolgedessen ganz opak, weit dunkler als das umgebende Zellplasma, obwohl dies noch dasselbe Aussehen hat wie weiter vorn.

Eine Erklärung der mitgetheilten Strukturverhältnisse der Spinn-drüsenkerne soll hier nicht versucht werden. Dieselbe gestaltet sich dadurch um so schwieriger, dass verschiedenartig structurirte Kerne in nächster Nachbarschaft sich finden, ja dass ein und derselbe Kern in verschiedenen Abschnitten andersartige Beschaffenheit aufweist. Es musste vorläufig genügen, auf die eigenthümlichen Unterschiede in der Kernstruktur hinzuweisen.

Bezüglich der Gestaltung der Spinn-drüsen selbst ist noch zu erwähnen, dass deren zellige Wandung, d. h. das Drüsenepithel, mit der Grössenzunahme der Drüse an Dicke verliert. In welchem Verhältniss dies geschieht, ist aus den Figuren 149, 152—154 und 156 zu sehen. Die Figuren 149 und 154 sind nach Drüsen junger Raupen von *Pieris brassicae* gezeichnet, Fig. 153 entstammt der Drüse einer halberwachsenen Raupe, und Fig. 152 endlich ist nach der Drüse einer Raupe angefertigt, welche dicht vor der Verpuppung stand. Bei den jüngeren Drüsen fällt die Dicke der Wandung im Vergleich zum Um-

fang des Lumens auf (zumal bei Fig. 154), während bei älteren Drüsen das Lumen höchst umfangreich, dagegen die zellige Wand der Drüse weit schwächer geworden ist (Fig. 152 u. 156). Dies Verhalten ist gewiss nicht nur durch eine mit dem Wachsthum der Drüse zunehmende Ausdehnung und Abplattung ihrer Wandung zu erklären, sondern schreibt sich mit von dem Verbrauch an Zellsubstanz her, verursacht durch die reichliche Production von Secret innerhalb der Drüsenzelle. — Während bei jüngeren Drüsen die Wand gleichmässig dick erscheint, findet man dieselbe bei älteren Drüsen vielmehr unregelmässig gestaltet, mit grösseren oder kleineren Wulstungen nach innen vorspringend (Fig. 156), als ob die Zellen in verschiedenem Maasse aufgebraucht worden seien.

Am Zellplasma der Spinndrüsen ist oftmals eine zur Wand derselben senkrecht gerichtete Streifung zu bemerken. Dieselbe kommt z. B. in Fig. 149 zum Ausdruck. Sie erinnert an die Streifung, welche von HEIDENHAIN in den Zellen der Tubuli contorti der Wirbelthieriere beschrieben worden ist und welche in besonders deutlicher Weise in den Harnkanälchen in den Antennen- und Schalendrüsen der Crustaceen hervortritt (WEISMANN, 128, GROBBEN, 44). LEYDIG (80) fand derartige Protoplasmastreifungen in den Schleifenkanälen der Hirudineen, Darmzellen, Speicheldrüsen, Spinndrüsen und MALPIGHI'schen Gefässen der Insecten. In den Speicheldrüsen von *Periplaneta* bemerkte sie auch HOFER (62). GROBBEN führt die Streifung zurück auf Plasmastränge, welche durch die reihenweise Anordnung der Plasmakörnchen zu Stande kommen. Verursacht wird diese Anordnung durch den lebhaften Strom, welcher durch die Zelle streicht. Diese Auffassung der streifigen Structur wird durch die Wahrnehmung bestätigt, dass das Protoplasma da eine ähnliche streifige Beschaffenheit zeigt, wo es zweifellos die Leitung von Substanzen besorgt. So verhält es sich z. B. bei den Verbindungssträngen, welche den Insecteneiern aus dem Nährfach Material zuführen (70). Der Stiel an den Eiern von *Sagartia*, welchem nach O. und R. HERTWIG (58) die gleiche Function zukommt, weist ebenfalls eine streifige Structur auf, und Aehnliches ergibt sich aus den Abbildungen v. IHERING's (63). Nach IHERING sitzen die Eier gewisser Muscheln (*Scrobicularia*) der Wand des Ovariums mit langen Stielen an, welche eine Fortsetzung des Eiplasmas darstellen. Diese Stiele zeigen ein längsstreifiges Aussehen. Die Zellen der Wandbekleidung, mit welchen sie in Verbindung stehen, werden nicht zu Eizellen, sondern produciren Nährmaterial, welches dem Ei durch den Stiel zugeführt wird.

### Anhang.

#### Bacteroiden in den Spinndrüsen der Raupen.

Durch BLOCHMANN (17) wurden im Fettkörper und in den Eiern verschiedener Insecten (*Periplaneta*, *Blatta* und Ameisen) bacterien-ähnliche Körper aufgefunden. Diese Körper, deren Natur bisher noch nicht mit Sicherheit festgestellt werden konnte, verhalten sich sowohl bezüglich ihres Aussehens in frischem Zustande, als auch gegen Reagentien ganz ähnlich wie Bacterien. Wo sie auftraten, fand sie BLOCHMANN immer in grosser Menge. Sie scheinen sich durch Quertheilung fortzupflanzen.

In den Spinndrüsen und zugleich im Fettkörper der Raupen (von *Pieris brassicae*) finden sich stäbchenförmige Körper, welche den von BLOCHMANN beschriebenen entsprechen. Ihr Vorkommen ist als ein im Allgemeinen seltenes zu bezeichnen. Unter den vielen Raupen, welche zur Untersuchung gelangten, wurden nur wenige mit Bacteroiden behaftete aufgefunden. Spinndrüsen, welche Bacteroiden enthalten, zeichnen sich sofort dadurch aus, dass sie mit charakteristischen weissen Flecken versehen sind, welche den Ansammlungen von Bacterien entsprechen. Bei durchfallendem Licht erscheinen jene Stellen opak, und die Drüse bietet dann das fleckige Aussehen, wie es in Fig. 148 wiedergegeben ist (Taf. V). In manchen Fällen waren beide Spinndrüsen des befallenen Thieres in so starkem Maasse von Bacteroiden besetzt, wie in dem Fall der Fig. 148. Andere Male fanden sich die Bacteroiden in grösseren oder kleineren Complexen regellos in der Spinndrüse vertheilt. Ganze Strecken derselben erschienen dann völlig frei von Bacteroiden. Nur da, wo einzelne Complexe nicht weit von einander ab lagen, traten zwischen ihnen einzelne verstreute Bacteroiden auf. Man gewinnt den Eindruck, als ob eine Infection an bestimmten Punkten der Drüse stattgefunden habe und dort sogleich eine starke Vermehrung der Stäbchen eingetreten sei. Infolgedessen die starke Anhäufung an einzelnen Punkten, von denen aus dann erst allmählich eine weitere Verbreitung erfolgt. Meist liegen die Bacteroiden so dicht gedrängt, dass von Kern- und Zellplasma an dieser Stelle nichts mehr zu erkennen ist (Fig. 146). Gewöhnlich finden sich die Bacteroiden sowohl im Zellplasma, wie im Kern, zuweilen aber beobachtet man, dass sie besonders im Kern vordringen und dann Abschnitte desselben dicht erfüllen (Fig. 146). Es scheint, dass ihnen die Verbreitung im Kern leichter wird als ein Zurücktreten in das Zellplasma. — Wie

dicht die Bacteroiden in den Zellen angehäuft liegen, davon geben die Fig. 146 und 147 ein Bild.

In ihrer Gestalt erscheinen die bei *Pieris brassicae* beobachteten Bacteroiden etwas kürzer und gedrungener als die von BLOCHMANN bei *Blatta* und *Periplaneta* entdeckten. Das eine Ende der Stäbchen ist gewöhnlich etwas zugespitzt, das andere stumpfer. Ihre Länge beträgt 0,0045—0,0054 mm. Mehrmals habe ich Bewegungen an den Stäbchen beobachtet, welche ich für Eigenbewegungen derselben halten musste. Zerdrückt man eine Spinndrüse unter dem Deckglas, so sieht man die Bacteroiden oscillirende Bewegungen ausführen, welche eine Folge der Mischung des Drüseninhalts mit der Kochsalzlösung sind. Von den passiven Bewegungen abgesehen, bemerkte ich jedoch an isolirten Bacteroiden, dass dieselben mit dem dünnen Ende nach vorn gerichtet, einen bestimmten Weg verfolgten, der eine Länge von 0,081 mm erreichen konnte. Eine ausserhalb der Bacterien liegende Ursache der Bewegung schien deshalb ausgeschlossen, weil in der Nähe gelegene Bacteroiden sowie kleinere Gewebstheilchen gleichzeitig in vollständiger Ruhe verharrten.

Nach dem ganzen Aussehen der Stäbchen und ihrem Verhalten gegen Reagentien muss ich BLOCHMANN beipflichten, wenn er dieselben mit ziemlicher Sicherheit als Bacterien anspricht.

Von einem schädlichen Einfluss der Bacteroiden auf die Spinndrüsen ist nichts zu bemerken. Mit Bacteroiden besetzte Spinndrüsen fand ich ebenso kräftig ausgebildet wie diejenigen, welche frei davon sind. Dass die Drüsen auch bei Gegenwart der Bacteroiden functioniren, bewies eine Raupe, welche das zur Verpuppung nöthige Gespinnst in völlig normaler Weise angefertigt hatte. An den Raupen selbst, deren Spinndrüsen und Fettkörper mit Bacteroiden behaftet waren, konnte ich nichts Auffallendes bemerken, was auf eine Infection hingewiesen hätte.

## Dritter Abschnitt.

**Zusammenstellung der Resultate und Vergleichung derselben mit den verschiedenen Auffassungen über die Bedeutung des Kernes und sein Verhältniss zum Zellplasma.**

## I.

**Zusammenfassung der Resultate.**

Wenn ich versuche, eine kurze Zusammenfassung der Resultate meiner Untersuchungen zu geben, so kann diese nur die hauptsächlichsten der berührten Punkte betreffen. Die beschriebenen Verhältnisse sind zu mannigfaltiger Art, und viele von ihnen lassen sich mit wenigen Worten nicht erläutern, so dass ich mich bei einer Aufzählung der Befunde wiederholen müsste. Um auch ohne diese eine Uebersicht der Arbeit zu erleichtern, wurden die einzelnen Vorgänge möglichst getrennt von einander abgehandelt.

Die Untersuchungen waren darauf gerichtet, zu zeigen, wie der Zellkern nicht allein bei der Vermehrung der Zellen in Thätigkeit tritt, sondern auch bei anderen Verrichtungen der Zelle seinen Einfluss auf dieselbe äussert. Am auffallendsten erwiesen sich nach dieser Richtung die Gestaltveränderungen der Kerne. Es ergab sich, dass die Kerne von Eizellen nach der Gegend hin Fortsätze ausstreckten, in welcher die Aufnahme von Substanz durch die Zelle erfolgte. Die Bildung der Kernfortsätze fand an verschiedenen Seiten des Kernes statt, je nachdem die Hauptthätigkeit der Zelle auf der einen oder der andern Seite vom Kern gelegen war. Die Bildung der Fortsätze stellt eine Oberflächenvergrößerung des Kernes dar, vermöge welcher dessen Berührungsfläche mit der Zellsubstanz erheblich vergrössert wird. — In ähnlicher Weise wurde die Bildung von längeren oder kürzeren Fortsätzen des Kernes bei secernirenden Zellen verschiedener Art beobachtet. Hier waren die Fortsätze nach demjenigen

Theil der Zelle gerichtet, wo die Secretion stattfand. In diesem Falle tritt also ebenfalls eine Oberflächenvergrößerung des Kernes nach der Richtung hin ein, nach welcher die Thätigkeit der Zelle am stärksten ist. Aus beiden Thatsachen konnte geschlossen werden, dass der Kern im einen Fall die aufnehmende, im andern Fall die abscheidende Thätigkeit der Zelle beeinflusst. Dazu kommt, dass der Kern gerade an solchen Stellen oftmals seine scharfe Begrenzung verliert und sein Inhalt in das Zellplasma überzugehen scheint, wodurch sich ebenfalls eine innige Berührung zwischen Kern- und Zellsubstanz kundgibt. Ein derartiges Verschimmen des Grenzcontours des Kernes gegen das Zellplasma wurde auch in anderen Fällen verschiedentlich beobachtet. Es musste zumal dann auf engere Beziehungen des Kernes zum Zellplasma geschlossen werden, wenn sich der Kern an der einen Seite scharf contourirt, an der anderen aber gegen das Protoplasma verschwommen erwies, diese letztere Seite aber von Nährsubstanz umlagert war, während sich die andere Seite frei davon fand.

Das Verschimmen der Kernbegrenzung und die damit wohl zweifellos verbundene innigere Berührung zwischen Kern- und Zellsubstanz erinnert an das Schwinden der Kernmembran bei der Karyokinese, ein Vorgang, der zwar nicht von allen Autoren sicher angenommen, aber doch von vielen beobachtet worden ist. Dass bei der Karyokinese der Kern einen wesentlichen Einfluss auf die Zelle nimmt, wird durch die als Polstrahlung bezeichnete gesetzmässige Anordnung des Zellplasmas angezeigt. Auch ist dies aus der nachfolgenden Theilung des Zellplasmas unmittelbar zu entnehmen. Das Schwinden der Kernmembran und die dadurch hervorgerufene engere Berührung zwischen Kern- und Zellplasma erleichtert auch hier die Beeinflussung des letzteren durch den Kern.

Undeutlich begrenzt erweisen sich zumeist die verzweigten Kerne der Nährzellen in den Insectenovarien und oftmals auch diejenigen der Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen. Auch hier darf auf eine directe Einflussnahme des Kernes auf die Zelle geschlossen werden. Auffällig ist, dass besonders umfangreiche Kerne sich gerade in secernirenden Zellen finden, wie aus den verschiedenen Fällen hervorgeht, die zur Darstellung gelangten. Dies spricht dafür, dass der Kern vor allem für die secretorische Function der Zelle eine besondere Bedeutung hat. — In den Nährzellen der Insectenovarien, in den Spinndrüsen der

Lepidopteren-, Neuropteren- und gewisser Hymenopterenlarven erstrecken sich die höchst umfangreichen Kerne durch die ganze Zelle, indem sie Fortsätze ausenden und sich verzweigen. Dadurch gelangen sie in nahe Berührung mit sämmtlichen Theilen der Zelle und können ihre Wirkung auf diese dadurch am besten geltend machen.

Die Entstehung der zuletzt erwähnten extremen Gestaltung der Kerne ist zurückzuführen auf ihre Fähigkeit, die Gestalt verändern zu können. Die vom Kern ausgehenden Fortsätze werden nicht wieder eingezogen, sondern bleiben erhalten und wachsen nach verschiedenen Richtungen aus.

Ueber die Art und Weise, in welcher der Kern auf die Zelle einwirkt, wurden im Laufe der Betrachtung verschiedene Vermuthungen ausgesprochen, auf welche hier verwiesen werden soll.

Eine Aufnahme und Abgabe von Substanz durch den Kern ist nicht zu bezweifeln, wenn man sieht, wie der Kern innerhalb der Zelle an Umfang zu- und abnimmt. Am besten liess sich dies an den Eizellen von *Dytiscus marginalis* verfolgen. Der Kern derselben ist Anfangs klein und mit einem gleichmässigen Kernnetz versehen, später vergrössert er sich, und in seinem Innern lagern sich viele grössere und kleinere, den Kernkörpern ähnliche Ballen ab. Schliesslich wird sein Umfang ein so bedeutender, dass er einen ansehnlichen Theil des ganzen Eies einnimmt. Gegen das Ende der Eibildung verliert er wieder an Grösse, indem ein Theil seiner Substanz dem Eikörper beigemischt wird. Auch hier darf wie bei den secernirenden Zellen aus dem mächtigen Umfang des Kernes auf seine Bedeutung für die Zelle geschlossen werden, und zwar scheint diese Bedeutung in seiner Antheilnahme an der ernährenden Thätigkeit der Zelle zu liegen. Sein grösster Umfang fällt in die Zeit des energischen Wachstums der Eizelle.

Eine Betheiligung des Kernes an der Ernährungsthätigkeit der Zelle ergibt sich ferner aus der Anziehung, welche er auf gewisse Nährsubstanzen ausübt. Dieselben begeben sich sofort, nachdem sie von der Zelle aufgenommen wurden, in die Nähe des Kernes, diesen oftmals dicht umlagernd. Hier vollziehen sich dann an ihnen gewisse Veränderungen, die nur dem Einfluss des Kernes zugeschrieben werden können. Einige Beobachtungen sprechen sogar dafür, dass die veränderten Substanzen direct in den Kern aufgenommen werden. Diese Vorgänge spielen sich ge-

rade in der Zeit ab, in welcher der Kern sein Volumen bedeutend vergrössert.

Mit der Bethheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle ist eine Veränderung seiner Structur verbunden. Besonders an den Eikernen treten zur Zeit, wenn dieselben durch Aussenden von Fortsätzen oder durch Schwinden der scharfen Begrenzung einen innigeren Contact mit dem Zellplasma erkennen lassen, Structurveränderungen in ihrem Innern auf. Dieselben bestehen in massigen Anhäufungen chromatischer Substanz, welche später wieder schwinden. Sie werden wohl in Form eines gleichartigen Netzes im Kern vertheilt oder aber gelöst und in dieser Gestalt vielleicht auch nach aussen abgegeben.

Mit den zuletzt erwähnten Vorgängen dürften auch die Umgestaltungen des Kernkörpers in Zusammenhang stehen, wie dieselben vielfach beschrieben und auch in dieser Arbeit mitgetheilt worden sind. Bekanntlich treten Kernkörper in verschiedener Zahl und Form in den Kernen auf; zuweilen fehlen sie wohl auch ganz. Besonders in Eikernen, als sog. Keimflecken, ist ihnen eine grosse Beachtung geschenkt und besondere Bedeutung zugeschrieben worden. — Auf diesen Punkt soll weiter unten noch etwas näher eingegangen und vorläufig nur bemerkt werden, dass der Kernkörper in manchen Fällen zweifellos als Material erscheint, welches für gewisse Verrichtungen des Kernes aufgespeichert wurde und später zur Verwendung gelangt. In den jungen Eikernen der Insecten, sowie in den Kernen der secernirenden Doppelzellen der Ovarien von *Nepa* und *Ranatra*, finden sich grosse massige Kernkörper, die später zum Theil schwinden, also wohl in Lösung übergeführt werden.

Verschiedenartige Structurveränderungen geben sich in differenten Phasen der Zellausbildung an den Kernen der Insectennährzellen zu erkennen. Desgleichen gelangten auffallende Veränderungen in der Structur der Spinnrüsenkerne zur Beobachtung. Diese Kerne besitzen zu verschiedenen Zeiten sehr differente Structur. Das Kernnetz erscheint in verschiedenen Phasen von abweichender Dichtigkeit. Entweder herrschen in ihm die stark verdickten Knotenpunkte des Netzwerks vor, oder es treten diese zurück, und in extremen Fällen erkennt man dann im Kern nur ein System ziemlich parallel gerichteter Fäden. In den Maschen des stärkeren Kernnetzes kann noch ein feineres Netz hervortreten. — Durch allmähliches Schwinden des Netzwerks

erhalten die Kerne ein leeres Aussehen. Sie beherbergen jetzt vorwiegend achromatische Substanz in ihrem Innern. Anders verhalten sich nach dieser Richtung die Kerne der Spinnrüsen einer Blattwespenlarve, *Cladius difformis*. Die Anfangs kugelförmigen Kerne der Drüsenzellen verästeln sich später in ausserordentlich starkem Masse und verbreiten sich durch den ganzen Kern. Schliesslich erscheinen sie nur noch wie dünne Fäden und diese zeigen eine homogene Structur, färben sich jedoch im Gegensatz zu jenen oben erwähnten Kernen der Spinnrüsen bei Schmetterlingsraupen ziemlich stark. — Die Spinnrüsen von *Cladius difformis* sind deshalb noch von besonderem Interesse, weil sie nicht wie die Spinnrüsen der Lepidopteren und Phryganiden einfach schlauchförmig gestaltet sind, sondern einen traubenförmigen Bau zeigen. Jede Zelle ist mit einem besonderen Ausführungsgang versehen. Diese Gänge vereinigen sich zu stärkeren Canälen, die ihrerseits wieder zusammenfliessen und schliesslich jederseits einen Hauptausführungsgang entstehen lassen.

Schlüsse auf die Betheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle konnten aus den Lagerungsverhältnissen desselben gemacht werden. Es liess sich zeigen, dass der Kern in vielen Fällen möglichst nach der Gegend hin rückt, wo entweder eine besonders starke Aufnahme von Substanz durch die Zelle stattfindet oder wo die Abscheidung eine sehr energische ist. Ersteres lässt sich an Eizellen verschiedener Thiere, letzteres an abscheidenden Zellen (Ovarialepithel) beobachten.

Bei den secernirenden Zellen könnte die Lageveränderung des Kernes als eine passive angesehen werden, veranlasst durch eine gegen die Peripherie der Zelle gerichtete Strömung in derselben. Eine solche Strömung des Zellplasmas, welche den Kern mit sich fortführt, kann in dem Falle nicht vorhanden sein, wenn es sich um eine intensive Aufnahme von Stoffen in die Zelle handelt. In letzterem Falle müsste vielmehr die Strömung, wenn eine solche überhaupt anzunehmen ist, von aussen nach innen gerichtet sein, und die randständige Lage des Kernes würde ihr durchaus widerstreiten. In entsprechender Weise sind die gleichen Einwürfe zu beantworten, welche man gegen die vom Kern selbstthätig ausgehende Bildung der Fortsätze machen könnte. Auch bei ihnen würde man an eine passive Art der Entstehung höchstens dann denken, wenn es sich um eine Abgabe von Substanz durch die Zelle handelt, nicht aber wenn nur eine Aufnahme von Stoffen in Frage kommt.

Als wichtigstes Ergebniss ist aus vorstehenden Befunden hervorzuheben, dass sie eine active Betheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Zelle erkennen lassen. Schon von verschiedenen Seiten und zumal in letzter Zeit ist gezeigt worden, wie der Zellkern nicht allein für die Vorgänge der Zellvermehrung von Bedeutung ist, sondern dass er auch in Bezug auf andere Lebensäusserungen der Zelle eine wichtige Rolle spielt. Damit wird die längst gehegte Vermuthung, dass wir es im Kern mit einem höchst bedeutungsvollen, vielleicht mit dem wichtigsten Bestandtheil der Zelle zu thun haben, zu grösserer Wahrscheinlichkeit erhoben, und es ist zu erwarten, dass zumal bei vervollkommenen Methoden sich die Nachweise nach dieser Richtung bald vermehren werden.

Von einem ruhenden Kern zu sprechen, sobald man es nicht mit Theilungszuständen desselben zu thun hat, entspricht nicht mehr der Auffassung, welche wir von der Bedeutung des Kernes haben, und es wäre deshalb wünschenswerth, diese nicht mehr zutreffende Bezeichnung fallen zu lassen, wenn sich dieselbe auch durch den Gebrauch eine gewisse Berechtigung erworben hatte.

## II.

### **Die verschiedenen Auffassungen über die Function des Kernes und seiner einzelnen Theile, sowie über die Beziehungen des Kernes zum Zellkörper.**

Bei dem Bilde, welches ich von den verschiedenen Auffassungen über die Bedeutung des Zellkernes zu entwerfen gedenke, muss ich von vornherein die Beziehungen ausschliessen, welche er zur Zelltheilung hat. Dass er bei diesem Vorgang die leitende Rolle spielt, scheint uns nach alle dem, was wir darüber kennen gelernt haben, zweifellos. Wollte ich hier auch auf die Beziehungen des Kernes zur Zelltheilung eingehen, so würde mich dies bei der Fülle der nach dieser Richtung angestellten Beobachtungen von meinem eigentlichen Gegenstand abziehen und ein Buch für sich erfordern, wie dies die vorzügliche Zusammenstellung beweist, welche WALDEYER (126) jüngst von den Vorgängen der Karyokinese gegeben hat. Ich beschränke mich in der Hauptsache auf die Bedeutung des Kernes, soweit er nicht in die Zelltheilung eintritt.

## 1. Bewegungserscheinungen und Gestaltveränderungen der Kerne.

Abweichungen von der gewöhnlichen runden Form gehören zu den auffälligsten Erscheinungen, welche sich am Kern geltend machen, und wurden deshalb schon frühzeitig bemerkt und in verschiedener Weise gedeutet. Sie treten an Kernen verschiedener Gewebe auf.

### A) Kerne secernirender Zellen.

MECKEL (88) wies bereits im Jahre 1846 darauf hin, dass die ausserordentlich umfangreichen Kerne der Spindrüsen bei den Schmetterlingsraupen sich zu dem Zweck durch die ganze Zelle verästeln, um allenthalben ihren Einfluss auf die Zelle geltend zu machen und die Secretion zu vermitteln. Obwohl dies zu damaliger Zeit eine bloss Vermuthung war, so hat doch die Folge gelehrt, dass diese Vermuthung das Richtige traf, insofern es heute nicht mehr zweifelhaft ist, dass die Kerne sich wirklich an der secernirenden Function der Zelle theiligen. Besonders HEIDENHAIN und seine Schüler waren es, die sich neben den morphologischen Veränderungen, welche die Zelle während der Secretion erleidet, auch mit denjenigen des Kernes beschäftigten.

Nach HEIDENHAIN (50) zeigen die Kerne der Parotis des Kaninchens während verschiedener Thätigkeitszustände der Drüse abweichende Form. Während der sog. Ruheperiode der Drüse, d. h. also zu der Zeit, wenn das Secret bereitet wird, erscheinen die Kerne der Drüsenzellen sternförmig in Fortsätze ausgezogen, zur Zeit aber, wenn das Secret abgegeben wird, runden sie sich wieder ab. In entsprechender Weise verhalten sich die Kerne anderer Drüsen. Dieses Verhalten stimmt in auffälliger Weise mit demjenigen überein, welches ich oben für verschiedenerlei secernirende Zellen und Eizellen beschreiben konnte. Dort sehen wir eine Oberflächenvergrösserung vor sich gehen, zu dem Zweck, um die Berührungsfläche mit dem Zellplasma und damit die Wirkung des Kernes auf die Zelle zu vergrössern. Dementsprechend dürfte auch die Beobachtung von HEIDENHAIN aufzufassen sein. Während der Zubereitung des Secrets ist die Wirkung des Kernes auf die Zelle am intensivsten, und dementsprechend vergrössert derselbe seine Oberfläche durch Ausstreckung von Fortsätzen. Er rundet sich wieder ab, wenn die Hauptthätigkeit der Zelle vorüber ist.

Verschwiegen darf an dieser Stelle nicht werden, dass die unregelmässige Begrenzung der Drüsenzellkerne von anderer Seite (NUSSBAUM, 92) damit erklärt worden ist, der Kern erscheine infolge der

starken Füllung der Zelle mit Secretionsmaterial comprimirt, und seine Wandung sei infolgedessen eingedrückt. Nach den Beobachtungen, welche ich über Gestaltveränderungen secernirender und anderer Zellen machte, und nach den Ausführungen anderer Autoren scheint mir diese Erklärung keine grosse Wahrscheinlichkeit für sich zu haben. Dies um so weniger, als sich die Kerne nicht nur in der äusseren Form, sondern auch in Grösse und Structur während verschiedener Phasen der Secretion ändern, wie wir weiter unten noch zu schildern haben werden.

Entschieden tritt F. HERMANN (55) für eine active Betheiligung des Kernes an der Thätigkeit der Drüsenzelle ein. Nicht durch den Druck des in der Drüse aufgespeicherten Secretes, meint dieser Forscher, sondern infolge der thätigen Antheilnahme an der Function der Zelle erleidet der Kern seine morphologischen Veränderungen, mit denen die chemischen Hand in Hand gehen. Die Beobachtungen HERMANN'S beziehen sich auf Drüsen von Säugethieren. Es wurden sowohl schleimabsondernde (z. B. die Submaxillardrüse des Hundes) wie Eiweissdrüsen (Submaxillaris des Kaninchens) untersucht und ergaben die nämlichen Befunde.

Gestaltsveränderungen an Drüsenzellen wurden noch von einer Anzahl anderer Forscher beobachtet, so von HEBOLD (49) an den Eileiterdrüsen des Frosches vor Beginn der Laichzeit. Die Zelle ist erfüllt von Secretstoff; die Oberfläche des Kernes erscheint gerunzelt. HEBOLD schliesst sich in Bezug auf letztere Erscheinung der oben erwähnten NUSSBAUM'schen Deutung an, dass der Kern durch Druck des Secretionsmaterials comprimirt sei, doch lässt sich dieselbe mit gleichem Recht wohl auch so auffassen, dass die Zellen noch immer in starker Thätigkeit waren und dementsprechend die Kerne eine unregelmässige Gestaltung zeigten. — Dem Kern schreibt übrigens auch HEBOLD eine wichtige Bedeutung zu, indem er hauptsächlich von ihm die Regeneration der verbrauchten Drüsenzelle ausgehen lässt.

Abweichungen von der regelmässigen Form des Kernes fanden KNÜPPEL (67) und SCHIEMENZ (104) in den Speicheldrüsen von Insecten. Letzterer Forscher hebt hervor, dass bei den hantelförmig gestalteten Kernen aus den Speicheldrüsen der Biene an Theilungsstadien nicht zu denken sei. So dürften die von KNÜPPEL und SCHIEMENZ beobachteten abweichenden Kernformen ebenfalls ihre Erklärung darin finden, dass sie secernirenden Zellen angehören. Dasselbe gilt nach SCHIEFFERDECKER (105) von den Kernen der Schleimdrüsen bei Amphibien und Säugethieren. Die Gestaltveränderungen sind

hier mit Aenderungen in der Lage und Structur der Kerne verbunden.

Wirkliche amöboide Bewegungen beobachtete KLEIN (66) an den grossen Kernen der voluminösen Drüsenzellen in der Haut des Tritonschwanzes (*Triton cristatus*). Diese Bewegungen waren zugleich mit Contractionen des intranucleolären Netzwerks verbunden. Zu erklären sind sie jedenfalls durch eine rege Antheilnahme des Kernes an der Zellthätigkeit, und sie geben Aufschluss darüber, wie diejenigen Gestaltveränderungen der Kerne zu Stande kommen, welche längere Zeit oder definitiv erhalten bleiben.

Während sich C. SCHMIDT (107) in Uebereinstimmung mit den Angaben von HEIDENHAIN befindet, wenn er den secretproducirenden Drüsenzellen zackige, den abscheidenden Drüsen runde Kerne zuschreibt, macht RAWITZ (101, p. 21) die Angabe, dass in den Fussdrüsen von *Pleurobranchaea meckelii* gerade das umgekehrte Verhalten stattfindet. Der secretproducirenden Zelle schreibt er einen runden Kern zu, während dieser unmittelbar nach Ausstossung des Secrets zackig erscheint. Diese Frage dürfte wohl einer erneuten Untersuchung werth sein; es ist oft sehr schwer, die einzelnen Perioden der Drüsen-thätigkeit von einander zu trennen, und vielleicht ist der zackige Kern bereits mit der Regeneration des Zellplasmas beschäftigt, welche Thätigkeit auch RAWITZ dem Kern zuzuschreiben geneigt ist. RAWITZ wendet sich ausdrücklich gegen BROCK (21), welcher die unregelmässig contourirten Kerne ebenfalls beobachtete, sie aber für Rückbildungserscheinungen hielt. Dem entgegen tritt RAWITZ für die lebenskräftige Natur jener Zellen und Kerne ein.

Auf eine Anzahl von Fällen, in denen die Gestaltveränderung der Kerne ganz besonders auffällig ist, wobei es sich aber um bleibende Umgestaltung der Kerne handelt, wurde schon oben bei Gelegenheit der Untersuchung secernirender Zellen aufmerksam gemacht. Es handelt sich dabei um ausserordentlich umfangreiche und verzweigte Kerne, die sich in secernirenden Zellen fanden.

#### B) Kerne von Eizellen.

In Eizellen sind es besonders amöboide Bewegungen der Kerne, welche zu den Formveränderungen Anlass geben. So beobachtete ALEX. BRANDT (18) an den Eiern verschiedener Thiere, dass die Kerne amöboide Bewegungen ausführten, indem sie Fortsätze ausschickten und wieder einzogen (*Distomum cylindraceum*, *Ascaris nigrovenosa*, *Tegenaria domestica*, *Iulus sabulosus*, verschiedene Insecten und *Rana*

*temporaria*). Auch C. VOGT (123) bemerkte an Trematodeneiern, dass das Keimbläschen langsam, aber beständig (im Verlauf mehrerer Stunden) seine Gestalt änderte. Mit den Formveränderungen ging ein theilweises Verschwimmen der Kernbegrenzung Hand in Hand. Dass die Bewegung dem Kern von aussen her mitgetheilt wurde, ist nach VOGT'S Angabe ausgeschlossen, da das Ei selbst seine Gestalt nicht veränderte.

Auf amöboide Bewegung der Eikerne sind wahrscheinlich auch die Angaben verschiedener Autoren zurückzuführen, welche unregelmässig gestaltete Kerne in den Eiern verschiedener Thiere fanden. Ich nenne von ihnen nur folgende:

EIMER (29) fand das Keimbläschen der Ringelnatter unregelmässig gestaltet und in die Länge gezogen.

WEISMANN (130) zeichnet bei einer Siphonophore (*Hippopodius neapolitanus*) die Eikerne zum Theil mit Einbuchtungen versehen und die Zipfel ausgezogen, während andere in demselben Gonophor liegende Eier runde, regelmässig begrenzte Kerne aufweisen. Aus diesem Verhalten glaube ich entnehmen zu dürfen, dass man es hier nicht mit Schrumpfungerscheinungen zu thun hat.

O. SCHULTZE (109) wie WILL, VOGT und GÖTTE (132, 124 u. 42) fanden im Ovarium von Anuren und Urodelen Keimbläschen mit eingebuchtetem Rand. O. SCHULTZE hebt hervor, dass er neben solchen unregelmässig begrenzten Keimbläschen auch solche mit kreisrunder Begrenzung an denselben Präparaten bemerkte, so dass von Kunstproducten nicht die Rede sein könne. Auch STUHLMANN (119) betont dies für die von ihm bei *Zoarces viviparus* gefundenen amöboid gestalteten Keimbläschen. Bei letzteren, wie auch bei den von SCHULTZE gezeichneten tritt die amöboide Form besonders deutlich hervor, und Aehnliches gilt auch für die von BRASS (19) beobachteten Kerne aus dem Ovarium und dem BIDDER'schen Organ von *Bufo*, sowie von Keimbläschen des Flusskrebse.

Bei einer Anzahl von Insecten beobachtete STUHLMANN (118) amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens. Dasselbe erreicht hier zuweilen, so bei *Necrophorus vespillo* und *Silpha sp.*, einen ausserordentlich bedeutenden Umfang und sendet Ausläufer zwischen das Zellplasma hinein.

Was die Bedeutung der Gestaltveränderungen betrifft, so spricht LEYDIG (82), der dieselben ebenfalls mehrfach beobachtete, sie als Lebensäusserungen der Zelle an, ist aber nicht abgeneigt, ähnlich wie

FLEMMING (36), an ein passives Zustandekommen der Veränderungen zu denken.

Die Beobachtungen, welche ich weiter oben von *Dytiscus* geschildert habe, lassen es beinahe zweifellos erscheinen, dass auch die hier vorliegenden Gestaltveränderungen der Kerne mit der Ernährung der Zelle im Zusammenhang stehen, und dass man es wie bei den secretirenden Zellen mit einer Oberflächenvergrößerung des Kernes zu thun hat. Zumal in solchen Fällen wie den von STUHLMANN beschriebenen, in denen der höchst umfangreiche Kern sich beinahe durch das ganze Ei erstreckt, scheint eine derartige Deutung sehr plausibel. BRASS erklärt den Vorgang direct als eine Ernährung des Kernes selbst, indem er beschreibt, wie der Kern aus dem Zellplasma geformte Substanz aufnimmt. Der Kern soll den Nahrungskörper nach Art einer Amöbe umfliessen und dann in sein Inneres befördern. Gelegentlich der Darstellung meiner Untersuchungen habe ich schon erwähnt, dass es mir trotz aller Bemühung nie gelungen ist, eine directe Aufnahme geformter Substanz durch den Kern nachzuweisen. Ich habe kein Recht, diesen Vorgang in Abrede zu stellen, halte aber einen erneuten Beweis und wiederholte Beobachtung desselben für sehr nöthig. Nur zu leicht ist bei derartigen schwierigen Beobachtungen ein Irrthum möglich.

Ich meinestheils bin mehr der Ansicht, dass es sich bei den Gestaltveränderungen der Eikerne ebensowohl und vielleicht noch mehr um eine Einflussnahme derselben auf die ernährende und substanzbildende Thätigkeit der Zelle als um eine Ernährung des Kernes selbst handelt, obwohl auch diese mit in Frage kommen wird. Sie geht wohl durch Aufnahme flüssiger Substanz vor sich.

### C) Kerne verschiedenartiger Zellen.

An die im vorhergehenden Abschnitt zuletzt besprochenen Vorgänge schliessen sich diejenigen an, welche von einigen Forschern an den Kernen von Furchungszellen beobachtet wurden. Hierher gehört zunächst eine Beobachtung von WEISMANN (129).

An den Eiern von Gallwespen sah WEISMANN die ersten Furchungskerne amöboide Bewegungen ausführen. Diese Bewegungen spricht er als Ernährungsvermittler an. Da die Kerne während ihrer Vermehrung bedeutend an Umfang zunehmen, so glaubt WEISMANN, dass sie aus dem Eikörper Stoffe aufnehmen, und zwar flüssige Stoffe durch Imbibition. Die Bewegung ist ein Zeichen ihrer regen Thätigkeit in dieser Periode. Später, wenn sich die Kerne erst mit einer

Membran und mit einem gesonderten Plasmaleib umgeben haben, erlischt die Bewegung. „In solchen eingekapselten Kernen ist die Ernährung eine sehr ruhige, während sie beim Furchungsprocess gewiss die höchste Intensität erreicht, deren sie überhaupt fähig ist.“

WEISMANN deutet weiter darauf hin, dass die Beherrschung des Plasmas durch den Kern, wie sie bei den Furchungsprocessen stattfindet, nicht allein von den gegenseitigen Massenverhältnissen abhängt, sondern sich wesentlich auch nach dem inneren Zustand des Kernes selbst richtet. Er schliesst dies aus der verschiedenen Wirkung, welche die Furchungskerne zu verschiedenen Zeiten auf die Eisubstanz ausüben.

An die WEISMANN'schen Befunde lassen sich diejenigen von BÜTSCHLI (22), O. HERTWIG (56 u. 57), JOLIET (64) und E. VAN BENEDEN (12) anschliessen, welche ebenfalls Bewegungen an den Kernen junger Entwicklungsstadien bemerkten. Zum Theil dürften diese Vorgänge allerdings Begleiterscheinungen der Theilungsvorgänge sein, zum Theil aber sind sie auf andere Ursachen zurückzuführen. Dies gilt nach BÜTSCHLI für die Furchungskerne im Ei von *Rhabditis dolichura*. Diese Kerne zeigen unregelmässige Contouren und schicken Fortsätze in das Ei-plasma hinein, womit zugleich ein Undeutlichwerden, Verschwimmen des Contours im Zusammenhang steht. Letztere Erscheinung weist auf enge Beziehungen zwischen Kern- und Zellplasma hin.

Am meisten an die von WEISMANN beschriebenen Erscheinungen erinnert die Darstellung, welche JOLIET von den ersten Furchungsstadien eines *Melicerta*-Eies giebt. Die Kerne ziehen sich lang, bis zu Sichelform aus, um sich später wieder abzurunden. Offenbar dient diese Gestaltveränderung dem Zweck, den Verkehr zwischen Kern- und Zellplasma zu erleichtern.

Ausser den von HERTWIG an Seeigeleiern, von E. VAN BENEDEN an frühen Entwicklungsstadien des Kaninchens beobachteten Bewegungserscheinungen wurden ähnliche Bemerkungen auch von anderen Autoren gemacht, die hier nicht alle angeführt werden können. Hervorzuheben ist jedoch die Auffassung O. HERTWIG's (56), nach welcher die Erscheinungen, die bei der Bildung der Richtungkörper sowie bei der Befruchtung und Theilung des Eies an diesem hervortreten, auf die Lebenserscheinungen des Kernes zurückzuführen sind. Das Protoplasma steht nach HERTWIG in einem abhängigen Verhältniss zum Kern, indem es auf alle Veränderungen desselben reagirt. HERTWIG betrachtet daher den Kern als „ein mit activen Kräften ausgerüstetes automatisches Centrum in der Zelle“.

Unmittelbar nach der Befruchtung beobachtete HERTWIG am Kern Ein- und Ausbuchtungen, Undeutlichwerden seiner Begrenzung und mannigfache Veränderungen seiner Gestalt, die er als amöboide Bewegungen des Kerns deutet. Alle diese Erscheinungen führt er auf die dem Kern innewohnenden Kräfte zurück. — Mit diesen äusseren Veränderungen des Kernes gehen Umänderungen seiner Structur Hand in Hand, die ebenfalls auf Wechselbeziehungen zwischen Kern- und Zellplasma hinweisen.

Amöboide Bewegungen der Kerne sind verschiedentlich auch an Gewebszellen beobachtet worden, so von UNGER (120) und PEREMESCHKO (95) an Epithelien aus verschiedenen Theilen des Körpers von Fröschen und Tritonen. Der Kern zeigt zackige Ausbuchtungen, sein Contour schwindet und taucht von neuem wieder auf. PEREMESCHKO ist geneigt, die von ihm beobachteten amöboiden Kernbewegungen mit Theilungszuständen der Zelle in Beziehung zu bringen. Aehnlicher Ansicht sind FLEMMING und RANVIER; dagegen tritt LAVDOWSKY (74) der Meinung dieser Forscher entgegen, indem er zeigt, dass die von ihm am Kern der Blutkörperchen von Amphibien beobachteten Formveränderungen unabhängig von der Kerntheilung auftreten. Die buckelförmig aufgetriebenen und eingeschnürten Kerne kehren zu der früheren runden oder ovalen Form zurück, ohne sich zu theilen. Auch rühren die Kernbewegungen nach LAVDOWSKY nicht von Bewegungen des Zellplasmas her, wie es RANVIER will, sondern sie sind allein abhängig von den im Zellkern vorhandenen Kräften.

Auch ARNOLD (2) ist der Ansicht, dass man es bei den Gestaltveränderungen an den Kernen von Wanderzellen mit Eigenbewegungen zu thun hat und nicht mit passiven Bewegungen, verursacht durch die Aenderungen in der Form des Zellkörpers. Das letztere Moment kommt allerdings mit in Betracht, doch genügt es nicht zur Erklärung aller vom Kern ausgeführten Bewegungen. Diese sind in den von ARNOLD beobachteten Fällen sehr in die Augen stechend. Der Kern zieht sich in die Länge, windet sich spiralig, streckt Fortsätze aus und kehrt schliesslich wieder zu seiner rundlichen Gestalt zurück, um dann von neuem Ausläufer zu bilden. Sollten diese Vorgänge auch wirklich mit Theilungserscheinungen im Zusammenhang stehen, wie vermuthet wird, so würden sie dennoch auf enge Beziehungen des Kernes zum Zellplasma hindeuten.

Amöboide Bewegungen der Kerne von Blutzellen gelangten auch durch STRICKER (117) und FROMMANN (39) zur Beobachtung und sind ebenfalls durch die innigen Beziehungen zwischen Kern und Zellplasma

zu deuten, wie die weiter unten zu besprechenden Erscheinungen beweisen, welche die Bewegungen der Kerne begleiten.

Bei den Bewegungserscheinungen der Kerne sind die von KLEIN (66), FROMMANN (39), FLEMMING (36) und ARNOLD (2) beschriebenen inneren Veränderungen abzuhandeln, welche zumal in Contractionen des Netzwerks bestehen und wohl theilweise auf die äusseren Gestaltveränderungen der Kerne zurückzuführen sind. Zum Theil entsprechen diese Erscheinungen einfach Structurveränderungen des Kernes, bedingt durch seine verschiedenartigen Ernährungs- und Thätigkeitszustände. So beobachtete FROMMANN (136) in den Kernen der Zwickelscheibe bei der Tulpe einen fortwährenden Wechsel in der Beschaffenheit des geformten Kerninhalts, indem einzelne Formelemente desselben schwanden, andere neu hervortraten.

Endlich wären hier noch von botanischem Gebiete die Gestaltveränderungen zu erwähnen, welche nach der Angabe von SCHMITZ sowohl in der Ruhelage, wie namentlich beim Umherwandern des Kernes in der Zelle hervortreten.

#### D) Kerne von unzureichend ernährten und in Degeneration begriffenen Zellen.

Die mannigfachen Gestaltveränderungen, welche die Kerne bei Rückbildungsprocessen erleiden, gehören nicht in den Rahmen dieser Betrachtung und sollen nur der Vollständigkeit wegen kurz erwähnt werden.

Mittheilungen über Degenerationserscheinungen an Zellkernen haben u. a. FLEMMING und PFITZNER (97) gemacht. Danach können die Kerne im Lauf der Rückbildung maulbeerförmige Gestalt annehmen und sich einschnüren. Ich beschrieb früher die verschiedenartigsten Gestaltveränderungen von den in Degeneration begriffenen Kernen der Nährzellen im Endfach der Hemipteren-Ovarien (70). Diese Kerne, welche sich allmählich sammt dem Zellkörper zu einer homogenen Masse umwandeln, werden unregelmässig in ihrer Gestalt, senden einen oder mehrere Fortsätze aus, schnüren sich hantelförmig ein u. s. f.

Neuerdings beschreibt O. SCHULTZE (110) eingeschnürte und gelappte Kernformen aus den Geweben hungernder Tritonenlarven, welche Beobachtung mit einer früher von NUSSBAUM gemachten übereinstimmt. Falls man es hierbei nicht mit Rückbildungserscheinungen zu thun hat, muss angenommen werden, dass der Kern seine Oberfläche zu vergrössern sucht, um die grösstmögliche Menge der ihm mangelnden Nahrung aus dem Zellplasma aufzunehmen.

## 2. Verhältniss des Kernes zum Zellplasma. Abgrenzung beider gegen einander.

Während die Einen zwischen Kern und Zellplasma wesentliche Unterschiede annehmen, halten die Anderen beide Gebilde nicht für so grundverschieden von einander. STRICKER (117) betrachtet den Kern als einen blossen abgekapselten Theil des Protoplasmas, der aber gelegentlich wieder seiner Fesseln ledig wird, indem er die ihn umgebende Kapsel (Kernmembran) einreisst. Er wird zu dieser Ansicht durch seine Beobachtungen an farblosen Blutzellen von Tritonen geführt. Hier sollen die Kerne keine constanten Gebilde sein, sondern an einem Orte des Zelleibes schwinden, um an einem anderen wieder hervorzutreten. Die Membran, wo eine solche vorhanden ist, stellt nur einen Bestandtheil des Zellplasmas dar; der Kerninhalt steht aber stellenweise in directer Verbindung mit dem Zellplasma.

Aehnlich wie STRICKER's Angaben lauten diejenigen FROMMANN's (39). Auch er findet einen innigen Zusammenhang der membranlosen Kerne mit dem Zellplasma und will die allmähliche Entstehung der Kerne beobachtet haben. FROMMANN huldigt der Anschauung, dass „der Kern zwar seiner Form nach ein vom übrigen Zellinhalt ganz verschiedenes Gebildé darstellt, aber sehr wahrscheinlich aus derselben Substanz besteht, die sich in dem ihn umgebenden Plasma spärlicher in Form einzelner Körnchen und Fäden verdichtet hat, während sie im Stroma und in der Hülle des Kernes derbere, dicht gelagerte und vielfach zusammengesetzte Formelemente bildet“.

Wenn auch die Angaben STRICKER's von dem Schwinden und Wiederauftreten des Kernes mit grossem Misstrauen zu betrachten sind, und wenn auch anzunehmen ist, wie FLEMING gegen FROMMANN hervorhebt, dass in den Fällen, wo man einen Kern Anfangs nicht bemerkte, derselbe wohl vorhanden, aber nur nicht sichtbar war, so muss doch zugegeben werden, dass der Kern zuweilen in einer höchst innigen Berührung mit dem Zellplasma steht, welche eine Unterscheidung der Bestandtheile beider Gebilde zumal an ihrer Grenze geradezu unmöglich macht. Von einer Grenze kann dann allerdings nicht gesprochen werden, denn eine solche ist eben nicht vorhanden, sondern Kern- und Zellsubstanz gehen in einander über. Ich habe eine Anzahl solcher Fälle in den vorstehenden Untersuchungen zur Kenntniss gebracht, und es sind deren auch schon früher durch verschiedene Forscher bekannt geworden. Demgemäss dürften auch die Befunde STRICKER's und FROMMANN's zu erklären sein.

Nach BRASS (19) kann am Kern von einer eigentlichen Membran nicht gesprochen werden. Was man als Membran betrachtet hat, soll unter dem Einfluss der Reagentien entstanden sein, der lebende Kern aber steht in innigerer Wechselbeziehung mit dem Zellplasma. Höchstens zeigt seine periphere Schicht eine etwas grössere Dichtigkeit als der übrige Kerninhalt.

AYERS (4) beschreibt, wie zu einer Zeit, wenn das Ei (von *Oecanthus niveus*) noch lange nicht seine Reife erreicht hat, ein Theil der Begrenzung des Keimbläschens undeutlich wird, verschwindet und so der Kerninhalt direct mit der Eisubstanz communicirt. Aehnliches ist aus den Darstellungen STUHLMANN'S (118) zu entnehmen, die sich ebenfalls auf Insecteneier beziehen.

Eine directe Communication des Kernes mit dem Zellplasma, die wiederum nicht den ganzen Kern, sondern nur einen Theil desselben betrifft, wird von LEYDIG (80) beschrieben. LEYDIG beobachtete an verschiedenen Geweben Kerne, die nur zum Theil scharf vom Zelleib abgegrenzt waren und die wie mit einem Stiel an der nicht distinct abgesetzten Seite in das Zellplasma übergingen. LEYDIG meint, dass dieses Verhalten ein Licht auf die Entstehungsweise der Kerne werfen könne. Jene Kerne waren nämlich zugleich von einem freien Raum umzogen, wie er häufig in der Umgebung der Kerne auftritt. Diesen Raum nun ist LEYDIG geneigt, für das Ursprüngliche zu halten, und er spricht von der Entstehung des Kernes durch Hineinknospen in diesen freien Raum.

Aehnliche wie die von LEYDIG beschriebenen Kerne, und zwar Eikerne, die sich durch einen breiten Fortsatz mit dem Eiplasma in Verbindung setzen, wurden auch von VAN BAMBEKE gesehen (8).

Wie es nicht zu bezweifeln ist, dass vielen Kernen eine wohl unterscheidbare Membran zukommt, so sicher ist es auch, dass andere einer solchen Abgrenzung entbehren. Es ist möglich, dass demselben Kern, welcher zu gewisser Zeit eine Membran besitzt, dieselbe zu einer anderen Zeit fehlt. Die Abgrenzung des Kernes gegen das Zellplasma richtet sich bei gewissen Zellen, z. B. bei den Eizellen der Insecten, ganz nach dem Zustand der Thätigkeit, in welchem er sich befindet. Eine Bestätigung dieser Auffassung scheinen die Vorgänge der Zelltheilung zu bieten. Zwar soll es nach den Angaben der Autoren nicht sicher erwiesen sein, dass die Kernmembran bei der Theilung schwindet (E. ZACHARIAS, 149, PFITZNER, 96). Jedenfalls aber ist das sicher,

dass die Begrenzung des Kernes eine sehr undeutliche wird. Von einigen Forschern wird zu dieser Zeit eine rege Wechselbeziehung zwischen Kern und Zellplasma angenommen (STRASBURGER, FLEMMING). Diese geht sogar so weit, dass Theile des Kernes in das Zellplasma abgegeben werden (FLEMMING, 37) und dadurch wahrscheinlich eine Beeinflussung des Zellkörpers stattfindet.

Ueber das Vorhandensein oder Fehlen einer Kernmembran sind die einzelnen Forscher sehr verschiedener Ansicht. Während sich wie BRASS (19) auch PFITZNER (96) und RETZIUS (102) gegen das Vorhandensein einer solchen aussprechen und die letzteren Forscher nur eine scharfe Abgrenzung zwischen Kern- und Zellplasma annehmen, treten LEYDIG (80 u. 81), FLEMMING (36), FROMMANN (39) und CARNOY (23) für das Bestehen ein. Doch glauben diese Forscher durchaus nicht etwa an einen hermetischen Abschluss des Kernes durch eine wirkliche Membran, sondern nehmen vielmehr an, dass dieselbe durchbohrt ist, wie aus einer grossen Anzahl von Punkten zusammengesetzt erscheint (LEYDIG). Durch die Lücken der Kernmembran hindurch erstrecken sich feine Fäden, welche Kern und Plasmanetz verbinden, so dass auf diese Weise eine stetige und directe Communication zwischen beiden vorhanden ist (LEYDIG, 80 u. 81, FROMMANN, 39, ARNOLD, 2). LEYDIG (83) beschreibt ausserdem Kerne, die zwar eine Abgrenzung gegen das Zellplasma erkennen lassen, bei denen aber diese Abgrenzung nicht durch eine besondere Membran, sondern durch das Spongioplasma selbst gebildet wird. So sollen sich z. B. die Zellen des Fettkörpers bei *Argulus* verhalten, bei denen die Kernsubstanz einfach eine Höhlung des Spongioplasmas ausfüllt.

Die hier beobachteten Erscheinungen, die enge Verbindung des Kernes mit dem Zellplasma und ein zeitweiliges Uebergehen in dieses sprechen in gewisser Weise für diejenigen Autoren, welche im Kern nur einen besonders differenzirten Theil des Zellplasmas sehen. So fasst z. B. SCHMITZ (142) den Kern auf. Derselbe ist nach ihm ein abgegrenzter Theil des Zelleibes von wandelbarer Gestalt. Wohl infolge stärkerer Verdichtung ist dieser Theil etwas verschieden vom Plasma, daher auch sein stärkeres Färbungsvermögen. — Eine ähnliche Auffassung der Natur des Zellkerns lernten wir bereits von FROMMANN (39) kennen, und ihr entspricht im Ganzen die allerdings noch extremere Ansicht STRICKER's (117). Dagegen heben FLEMMING (36) und R. HERTWIG (59) ausdrücklich hervor, dass die Kernsubstanz nicht einfach als verdichtetes Zellplasma zu betrachten sei, sondern durch

ihr abweichendes Färbungsvermögen gebe sie sich als chemisch verschieden von der Substanz des Zellkörpers zu erkennen.

---

**Freie Kernbildung.** Die von STRICKER vertretene Auffassung, nach welcher der Kern an der einen Stelle schwinden, an einer anderen wieder auftreten soll, erinnert unwillkürlich an diejenige Erscheinung, welche man als „freie Kernbildung“ beschrieben, aber noch nirgends sicher nachgewiesen hat. Obwohl die als freie Kernbildung gedeuteten Vorgänge meistens widerlegt und auf andere Erscheinungen zurückgeführt worden sind, so tauchen doch von Zeit zu Zeit wieder Angaben auf, welche eine freie Kernbildung vertreten. Neuerdings tritt HENKING (54) wieder entschieden für die Existenz einer freien Kernbildung ein und sucht seinen Angaben durch diejenigen anderer Autoren eine festere Stütze zu geben, ohne jedoch mehr Glauben zu finden als seine Vorgänger. Sollte eine freie Kernbildung wirklich existieren, so müssten Theile des Protoplasmas die Fähigkeit haben, den Kern aus sich hervorgehen zu lassen, was zwar schon behauptet, aber bis jetzt noch nicht nachgewiesen worden ist.

---

**Freier Raum in der Umgebung des Kerns.** In den Zellen verschiedener Gewebe bemerkt man oft in der Umgebung des Kerns eine besonders differenzirte Zone, die von den Autoren als Hohlraum oder freier Raum um den Kern angesprochen wird. Da an conservirten Präparaten oftmals infolge von Contraction des Kernes ein ähnliches Bild zu Stande kommt, so hat man diese Zone vielfach als Schrumpfungsercheinung gedeutet. So geschah es z. B. von Seiten HENKING's (54). Diese Deutung mag in vielen Fällen berechtigt sein, in anderen ist es nicht. Man bemerkt die in verschiedener Breite den Kern umziehende Zone auch an lebenden Kernen und kann sie dann an Präparaten in überzeugender Weise darstellen, wie ich oben nachgewiesen habe. LEYDIG (80—82) hat die Zone um den Kern wiederholt beschrieben, und es ist hierbei ein Irrthum nicht möglich. Ebenso sah sie BRASS (19) und deutet sie als „Ernährungsplasma“, welchem nach ihm die Function zukommt, zwischen dem Kern und den peripheren Theilen des Plasmas als Vermittler aufzutreten.

Schon früher war die Zone von RANSOM (100) und HIS (61) an Knochenfischeiern und von GÖTTE (42) bei der Unke bemerkt worden. Ueber ihre Function lässt sich Bestimmtes noch nicht sagen. Dass sie

die von BRASS angegebene Bedeutung haben muss, ist ihrer Lage nach selbstverständlich, wenn wir, wie natürlich, einen Substanztausch zwischen Kern und Zellplasma annehmen.

### 3. Die Kernkörper und ihre Bedeutung.

#### A) Gestalt, Structur und Entstehung der Kernkörper.

Kernkörper können sich in ganz verschiedener und wechselnder Zahl im Kern finden, wovon AUERBACH (3) mono- bis multinucleoläre Zustände des Kernes unterscheidet. Wie ihre Zahl ist auch ihre Structur eine sehr verschiedenartige. Sie können aus homogener Substanz bestehen oder sich aus verschiedenen Bestandtheilen zusammensetzen, als solide Masse erscheinen oder mit kleineren oder grösseren Vacuolen erfüllt sein. Zumeist kugelförmig gestaltet, können sie doch auch andere und zwar sehr charakteristische Formen annehmen, wie z. B. die von BALBIANI (7) beschriebenen Kernkörper in den Speicheldrüsenzellen von *Chironomus* oder die sichelförmig gestalteten Kernkörper der Eizellen, welche STUHLMANN (118) bei einem *Carabus* auffand. In diesem Fall ist die schon früher von FLEMMING (35) an Eiern von *Anodonta* beobachtete Zusammensetzung des Kernkörpers aus zweierlei Bestandtheilen recht augenscheinlich. FLEMMING fand, dass der Kernkörper in einem gewissen Stadium des Eies von *Anodonta* aus einem grösseren kugelförmigen und einem kleineren halbkugligen Theil besteht, die sich beide gegen Reagentien abweichend verhalten.

Die oft so charakteristische Form, welche darauf hinweist, dass die Kernkörper nicht ohne bestimmte Bedeutung sind, findet sich nicht schon von Anfang an. In dem schon citirten, von FLEMMING beobachteten Fall bestehen die Kernkörper jüngerer Eizellen nur aus einer einzigen Kugel. Es ist auch sonst, z. B. von LEYDIG, beobachtet, dass sich am Kernkörper eine Art von Knospe bildet, wodurch sich das Zustandekommen der doppelten Kernkörper erklären lässt. Die Knospen können sich vom Kernkörper ablösen, wie überhaupt unter gewissen Umständen ein Zerfall des Kernkörpers einzutreten scheint. Solchen Zerfall des Nucleolus in eine grössere Anzahl von Stücken bemerkte AUERBACH (3) an jungen Fliegenlarven, und zwar in verschiedenen Geweben.

E. VAN BENEDEN (11) schildert den Zerfall des Nucleolus an reifenden Seesterneiern. Von ihm lösen sich kleine Theile ab, die später verschwinden, während in dem zurückbleibenden grösseren Theil eine Vacuole auftritt. Diese vergrössert sich immer mehr, bis der

Kernkörper nur noch aus einer dünnen, unregelmässig gestalteten Schale besteht. Ganz ähnliche Vorgänge von den Eizellen verschiedener Thiere habe ich oben mitgetheilt; so höhlt sich der Keimfleck von *Dolomedes* bis zum alleinigen Uebrigbleiben einer dünnen Membran aus.

Bezüglich der Vacuolenbildung im Kernkörper ist eine von O. HERTWIG (57) gemachte Beobachtung von Interesse, da sie wiederum eine Zusammensetzung des Nucleolus aus zwei verschiedenartigen Substanzen erkennen lässt. Diese Beobachtung, welche ebenfalls an Seesterneiern angestellt wurde, zeigt, wie die anfänglich im Kernkörper vorhandenen kleinen Vacuolen schwinden, wofür in seiner Mitte eine grössere Vacuole erscheint. Diese wird aber bald von einer kugligen Masse erfüllt, die sich sowohl durch ihre Lichtbrechung, sowie in Bezug auf ihr Färbungsvermögen abweichend von der Hauptmasse des Kernkörpers verhält.

Einen Zerfall des Kernkörpers in einzelne Theile nimmt auch STUHLMANN (119) am Ei von *Zoarces viviparus* an, und ich glaubte gelegentlich meiner Untersuchungen ebenfalls für einen derartigen Vorgang eintreten zu dürfen.

Wie sich vom Kernkörper Theile ablösen können, so vermag sich derselbe allem Anschein nach auch aus einzelnen Theilen zusammenzusetzen. Auf diesen Punkt gerichtete ausgedehnte Untersuchungen sind von AUERBACH (3) angestellt worden. An den jungen Fliegenlarven fand er, dass gegen Ende des Larvenlebens die kleinen in den Kernen der Speicheldrüsen vorhandenen Körper sich wieder zu einem grösseren Nucleolus vereinigen, nachdem ein grösserer Kernkörper, wie schon vorher erwähnt, in mehrere Bestandtheile zerfallen war. — AUERBACH glaubt diesen Vorgängen, welche in gesetzmässiger Weise zu Anfang und Ende des Larvenlebens auftreten, eine wichtige Bedeutung zuschreiben zu dürfen, ohne dass er freilich diese Bedeutung anzugeben weiss. Da er auch in bestimmten Theilen des Darmes eine gewisse Regelmässigkeit in Bezug auf die Ausbildung der Kernkörper antrifft, so ist er geneigt, auf Beziehungen dieses Verhaltens zur Function der Zellen zu schliessen. Später weist NUSSBAUM (92) auf Wechselbeziehungen in der Zahl der Kernkörper und bestimmten Thätigkeitszuständen von Drüsen hin.

Uebrigens nimmt AUERBACH an, dass sich mit dem grösseren Wachstum der Zelle die Tendenz der Vervielfältigung der Kernkörper verbindet, ein Satz, der keine allgemeine Giltigkeit hat.

Für die Entstehung der Kernkörper giebt AUERBACH folgende Darstellung. In den Furchungskugeln des Froscheies ist eine centrale,

mehr oder weniger ausgedehnte wolkige Trübung zu bemerken. Dieselbe verdichtet sich gegen das Centrum hin, und schliesslich fehlt diesem nur noch der feste Contour, um das Ganze als Nucleolus erscheinen zu lassen. — Inwieweit sich diese Auffassung mit der Lehre von der feineren Structurirung des Kernes vereinigen lässt, ist schwer zu sagen, wenn man das betreffende Object nicht untersucht hat. Doch ist mir die AUERBACH'sche Darstellung im Hinblick auf die von mir beobachteten Erscheinungen recht plausibel, bei welchen ich annehmen musste, dass sich kleinere, im Kern befindliche Körper schliesslich zu grösseren und endlich wohl zu einem umfangreichen Kernkörper vereinigen. Aehnliches ist auch von LEYDIG (80) angegeben worden.

Dass die verschiedenen Forscher den Zerfall oder die Vereinigung der Kernkörper wirklich verfolgt haben, scheint mir zweifelhaft. Die Darstellungen beruhen wohl nur auf Combination verschiedener Stadien. Erschiessen konnte ich ebenfalls beide Vorgänge aus den mir vorliegenden Bildern.

Die Frage nach dem Ursprung der Kernkörper berührt einen streitigen Punkt, nämlich den, ob die Nucleolen dem Kerngerüst zugehören oder Bildungen eigener Art sind. Zugleich wird dadurch ihre Lagerung im Kern und ihre Beziehung zum Gerüst desselben bestimmt, wenigstens für ihre Jugendstadien. Einzelne Autoren, so LEYDIG und KLEIN, treten für die Entstehung der Nucleolen durch Verdickung der Knotenpunkte des Kerngerüsts ein. Danach müssten die Kernkörper innerhalb des Gerüsts gelegen, d. h. durch Fäden mit diesem verbunden sein, falls sie sich nicht später emancipirten. Letzteres scheint FLEMMING anzunehmen, welcher die eigentlichen Nucleolen von den verdickten Theilen des Gerüsts unterscheidet, da sie auch in ihrem chemischen Verhalten von dem übrigen Chromatin des Kernes abweichen.

Nach PFTZNER liegen die Nucleolen innerhalb der Maschen des Kerngerüsts und haben keinerlei Beziehungen zu diesem.

Für die chemische Differenz der Nucleolen vom übrigen Kerninhalt tritt E. ZACHARIAS (148) energisch ein.

### B) Amöboide Beweglichkeit der Kernkörper.

Wie schon die zuweilen sehr charakteristische Gestaltung des Kernkörpers auf eine bestimmte Bedeutung desselben hindeutet, so lässt ihn die durch mehrere Forscher wahrgenommene und daher kaum anzuzweifelnde Fähigkeit amöboider Bewegung als einen Bestandtheil des Kernes von besonderer Selbständigkeit erscheinen.

Amöboide Bewegungen des Kernkörpers wurden durch VON LA VALETTE ST. GEORGE (121) am Ei einer Libelle, durch BALBIANI (5) an Spinneneiern und durch EIMER (30) an Eiern vom Karpfen und Wels (*Silurus glanis*) beobachtet. Letzterer Forscher sah, dass die Kernkörper Erhebungen und zipfelförmige Ausläufer bildeten, welche später wieder verstrichen. Aehnliche Wahrnehmungen wurden von A. BRANDT (18) an den Eiern von Vertretern verschiedener Thiergruppen (Distomeen, Nematoden, Spinnen, Myriopoden und Insecten) gemacht. — O. HERTWIG (56) beobachtete amöboide Formveränderungen der Kernkörper in den Eiern des Frosches und in den Eierstockseiern von *Pterotrachea*, AUERBACH (3) in denen des Hechts.

Alle die vorstehenden Angaben bezogen sich auf Eizellen, doch sind auch an den Kernkörpern anderer Zellen amöboide Bewegungen gesehen worden, so von AUERBACH (3) in den Speicheldrüsen von Fliegenlarven, von KIDD (65) in Wimperzellen aus der Mundhöhle des Frosches. KIDD sah, wie die Nucleolen Fortsätze ausstreckten, welche mehrfach ihre Form veränderten.

Nach den Angaben der Autoren scheint es, als wenn die Bewegungen der Kernkörper wirklich activ vor sich gingen und nicht etwa von Bewegungen des Kernes beeinflusst wären oder von Zerrungen abhingen, verursacht durch Verbindung des Kernkörpers mit dem Netzwerk des Kernes. Ueber die Bedeutung der Kernkörperbewegungen schon jetzt ein Urtheil abgeben zu wollen, wäre verfrüht.

### C) Die Bedeutung der Kernkörper für die Zelle.

Wenn man sieht, wie der Kernkörper im einzelnen Fall eine ganz regelmässige Bildung zeigt, die sich in gewisser Weise wiederholt, wie z. B. bei den Insecten, in deren Eiröhren zuweilen solide und homogene, in anderen Fällen regelmässig ausgehöhlte Kernkörper auftreten, wenn man die oft recht complicirte Gestaltung des Kernkörpers und seine Eigenbewegung in Betracht zieht, so scheint es, als wenn ihm eine bestimmte Bedeutung zukommen müsse. Dies schwebt wohl MEUNIER (139) vor, wenn er dem Kernkörper eine ebenso complicirte Structur zuschreibt wie dem Kern selbst und dementsprechend den Nucleolus als eine Wiederholung des Kernes, einen Kern im Kleinen bezeichnet. Auch FROMMANN findet im Nucleolus Netzstructur wie im Kern selbst. Es gab eine Zeit, in der man den Kernkörper sogar für den wichtigsten Theil des Kernes und der Zelle ansah. R. HERTWIG (59) war geneigt, ihn als den Träger der Kernfunction aufzufassen, und O. HERTWIG (56) meinte sogar im Anfang, dass aus dem Kernkörper

der Kern des reifen Eies hervorginge, eine Ansicht, die seiner Zeit auch von Forschern wie LEYDIG (78), FOL (38 a) und BISCHOFF (14) getheilt wird. — Auch bei der Spermatogenese sollte der Kernkörper von Bedeutung sein, indem aus ihm das Zwischenstück zwischen Kopf und Schwanz der Spermatozoen hervorginge, so dass also der Nucleolus auch direct bei der Befruchtung mit übertragen werden sollte und bei derselben vielleicht eine hervorragende Rolle zu spielen hätte.

Zur Zeit ist man wohl weniger geneigt, dem Kernkörper derartig hohe Bedeutung zuzuschreiben. Aber wenn man ihn auch nicht als wichtigsten Bestandtheil des Kernes ansieht, so betrachtet man ihn doch im Allgemeinen als wesentlichen Factor beim Zusammenwirken der im Kern thätigen Kräfte. Für die Auffassung der Rolle, welche er dabei spielt, dürfte jetzt diejenige Ansicht überwiegen, welche im Kernkörper eine Anhäufung von Stoffen sieht, die zu geeigneter Zeit wieder für den Aufbau des übrigen Kernes verwendet werden.

FLEMMING (36) hält es für wahrscheinlich, dass die Nucleolen besondere Reproductions- und Ansammlungsstellen des Chromatins sind. Er hebt aber ausdrücklich hervor, dass sie nicht nur einfach als dichtere Partien färbbarer Substanz zu betrachten sind, sondern ihr abweichendes Verhalten gegen Färbemittel weise auf eine besondere Differenzirung hin.

Im Ganzen ähnlich ist die Auffassung, welche F. SCHWARZ (144) von der Natur des Kernkörpers hat. Er findet, dass die Substanz des Kernkörpers in den Jugendstadien des Kernes bedeutend an Grösse zunimmt. Das Maximum liegt aber vor dem Stadium des grössten Kernumfanges. Demnach hält es SCHWARZ für wahrscheinlich, dass ein Theil der Nucleolensubstanz direct bei der Neubildung der übrigen Kernsubstanz verbraucht wird.

In ähnlicher Weise hat BRASS (19) die Kernkörper direct als Nährsubstanz hingestellt, welche im Kern aufgehäuft wird, um gelegentlich zur Verwendung zu kommen. Auch STRASBURGER (145—147) und PFITZNER (98 u. 99) betrachten die Nucleolen als Reservestoffe des Kernes, und Aehnliches nimmt wohl auch SCHMITZ (142) an, wenn er die Kernkörper als blosse Complexe chromatischer Substanz bezeichnet.

Ich muss es nach meinen Erfahrungen, die an Eiern und anderen Zellen gemacht wurden, als zweifellos hinstellen, dass eine Auflösung der Nucleolarsubstanz stattfindet. Die Erklärung dieser Erscheinung fand ich darin, dass die Nucleolarsubstanz in und vielleicht auch ausserhalb des Kernes zur Verwendung gebracht werden sollte.

Ueber die Bedeutung der Kernkörper macht STRASBURGER (147) eine Angabe, welche, wenn sie sich bestätigen sollte, zweifellos von grosser Bedeutung wäre, da sie ein neues Licht auf die Function der Kernkörper wirft. STRASBURGER zeigte, wie sich während der Kernteilung die Nucleolen im Kernsaft auflösen, der in Folge dessen färbbar wird. Von der gelösten Nucleolarsubstanz wird ein Theil der Aequatorialebene zugeführt, in welcher ja die Zellplatte entsteht. Aus dieser geht sodann, also unter Betheiligung der Nucleolarsubstanz, die Zellmembran hervor. Der übrig bleibende Theil der aufgelösten Nucleolen constituirt sich in den beiden Tochterkernen zu neuen Kernkörpern.

Wenn sich der Vorgang der Membranbildung in der von STRASBURGER beschriebenen Weise abspielt<sup>1)</sup>, so würden sich dadurch die von KLEBS (138) und HABERLANDT (137) aufgefundenen Beziehungen zwischen dem Kern und der Bildung von Zellmembranen in sehr befriedigender Weise aufklären. KLEBS und HABERLANDT fanden, dass von verletzten Algenfäden nur diejenigen Stücke fähig waren, eine neue Membran zu bilden, welche einen Kern besaßen, und HABERLANDT stellte ausserdem fest, dass der Kern denjenigen Gegenden der Zelle sich in auffallender Weise näherte, an welchen eine besonders intensive Verdickung der Wand stattfindet<sup>2)</sup>.

Diese Beziehungen des Kernes zum Wachsthum der Zellmembran deutet STRASBURGER in der Weise, dass die Kerne gelöste Nucleolarsubstanz abgeben und zu der in Bildung oder Verdickung begriffenen Membran hingelangen lassen.

#### 4. Aufnahme und Abgabe von Substanz durch den Kern.

Viele Zellen vergrössern sich während der Zeit ihres Lebens in bedeutendem Maasse. Dabei nimmt auch der Kern, und zwar zuweilen ebenfalls sehr bedeutend, an Umfang zu. Dementsprechend muss auch eine Aufnahme von Substanz in sein Inneres stattfinden, zumal da mit dem Wachsthum des Kernes vielfach eine Anhäufung geformter Substanz in seinem Inneren verbunden ist. Manche Kerne, z. B. diejenigen vieler Insecteneier, nehmen noch vor der vollständigen Aus-

---

1) Von E. ZACHARIAS (149) wird behauptet, dass der Nachweis von einer Betheiligung der Nucleolen an der Membranbildung nicht erbracht sei, sondern dass es sich nur um eine Vermuthung STRASBURGER's handle. Es wäre zu wünschen, dass diese Verhältnisse von der einen oder der anderen Seite klargestellt werden könnten.

2) Auf diese für die uns beschäftigende Frage höchst wichtigen Vorgänge soll noch weiter unten etwas näher eingegangen werden.

bildung der Zelle wieder an Umfang ab. Bei ihnen findet eine Abgabe von Substanz statt. Ueber Aufnahme und Abgabe von Substanz durch den Kern ist im Ganzen noch wenig Sicheres bekannt. In Folgendem sollen die einzelnen Angaben zusammengestellt werden.

#### A) Aufnahme von Substanz.

Die herrschende Annahme, welche z. B. von WEISMANN (129) und STRASBURGER (147) wie wohl auch stillschweigend von den meisten anderen Autoren gemacht wird, ist die, dass vom Kern Stoffe in flüssiger Form aufgenommen werden. Allerdings hat man verschiedentlich auch von einer Aufnahme geformter Substanz gesprochen. So glaubt FROMMANN (39) beobachtet zu haben, dass in den Körnerzellen, welche sich im Blute des Flusskrebse finden, Körner aus dem Zellplasma beim Aufbau des Kernes Verwendung finden. In Folge dieser Aufnahme vergrößert sich der Umfang des Kernes. Der Vorgang erinnert an die Aufnahme von Körnchen, wie ich sie vermuthungsweise für *Dytiscus* hinstellte. Auch AUERBACH (3) berichtet über eine ähnliche Aufnahme von Körnchen aus dem Zellplasma. O. HERTWIG (56) denkt ebenfalls daran, dass der Kern ausser flüssigen auch feste Stoffe in sich aufnehmen könne. Ganz bestimmt wird die Aufnahme geformter Substanz durch den Kern von BRASS (19) behauptet. Er giebt an, dass nach der Beobachtung von KNAPPE der Anfangs kugelig gestaltete Kern einer Zelle aus dem BIDDER'schen Organ der Kröte Fortsätze nach der einen Seite ausstreckte und mittelst dieser Fortsätze einen im Zellplasma gelegenen Körper umfloss, um ihn dadurch in das Kerninnere zu befördern. Nach diesem Vorgang nahm der Kern seine runde Gestalt wieder an. Ich wies schon früher darauf hin, dass ich selbst Bilder gesehen, bei welchen die Aufnahme fester Substanz durch den Kern viel Wahrscheinlichkeit für sich hatte, ich musste aber zugleich hervorheben, wie sehr bei der Deutung derartiger Bilder Vorsicht geboten ist. Diese scheint mir auch auf die übrigen Angaben anzuwenden, welche BRASS von der Aufnahme geformter Substanz durch den Kern macht. Uebrigens glaubt BRASS auch an ein Eindringen flüssiger Stoffe in den Kern, wie es die anderen Autoren annehmen. Im Kern erst bildet sich dann daraus die geformte Substanz. Der letzteren schreibt BRASS bekanntlich keine so grosse Bedeutung zu, wie dies von Seiten der meisten Forscher auf dem Gebiete der Zellenlehre geschieht. Nach ihm ist die chromatische Substanz nur als Nährstoff des Kernes anzusehen und müsste demnach der bedeutenden Rolle entkleidet werden, welche man ihr zumal bei der Karyo-

kinese zugeschrieben hat. BRASS stützt sich bei seiner Annahme hauptsächlich darauf, dass in schlecht ernährten Zellen die chromatische Substanz zurücktritt. Die Angabe von BRASS, welche ich selbst experimentell untersuchte und bis zu einem gewissen Grade bestätigen konnte, findet in neuerer Zeit eine (allerdings ebenfalls nur bedingte) Bestätigung durch O. SCHULTZE (110). SCHWARZ (144) hingegen fand, dass beim Aushungern von Pflanzen das Chromatin keineswegs schwinde, und daher die Annahme von BRASS, das Chromatin sei als Reservestoff zu betrachten, als unrichtig zu verwerfen sei.

### B) Abgabe von Substanz.

Bei der Beeinflussung der Zelle, welche wir vom Kern ausgehend denken, kommt es darauf an, ob wir dieselbe nur als Contactwirkung annehmen oder an eine Abgabe von Substanz durch den Kern denken. Von der letzteren ist vielfach gesprochen und in einigen Fällen ist sie auch zweifellos festgestellt worden. Ein solcher Fall ist der von L. WILL (134) an Eiern von *Colymbetes fuscus* aufgefundene. Die Eikerne dieses Käfers sind zu einer gewissen Zeit ausserordentlich umfangreich. Von ihnen lösen sich nach WILL fortgesetzt grössere und kleinere Schollen ab und mischen sich dem Eikörper bei. Auf diese Weise soll nach WILL'S Auffassung der Dotter gebildet werden. Wenn auch die letztere Annahme kaum eine Wahrscheinlichkeit für sich hat, so ist doch an der Richtigkeit der Beobachtung selbst nicht zu zweifeln. Der Vorgang scheint die Bedeutung zu haben, den vorher aussergewöhnlich grossen Umfang des Kerns auf das für die Befruchtung erforderliche Maass herabzusetzen. Dass dem Vorgang die Bedeutung einer Beeinflussung des Zelleibes durch das Mittel der Beimischung von Substanz zukommt, ist deshalb wenig wahrscheinlich, weil die sich ablösenden Theile völlig degenerirt erscheinen, wie aus den Abbildungen WILL'S hervorgeht, und wie ich mich an Eiern von *Dytiscus* überzeugte. Bei diesem Käfer treten nämlich ganz ähnliche Erscheinungen auf.

Als entsprechende Vorgänge, schon deshalb, weil sie bei verwandten Objecten, nämlich an den Eiern verschiedener Insecten, beobachtet wurden, sind die von STUHLMANN (118) beschriebenen Erscheinungen anzusehen, welche er aus hier nicht näher zu erörternden Gründen als Bildung von „Reifungsbällen“ bezeichnet. Von dem Eikern schnüren sich ebenfalls mehr oder weniger umfangreiche Partien ab, oder es treten, wie STUHLMANN glaubt, Ballen von verschiedener Grösse aus dem Kern aus. Die Bilder, welche dadurch zu Stande kommen, sind

sehr mannigfaltiger Art und werden von STUHLMANN eingehend beschrieben. Es scheint mir zweifellos, dass dieselben zum grössten Theil mit den von WILL aufgefundenen Erscheinungen identisch und in gleicher Weise wie diese zu deuten sind.

Ab schnürungen von Kerntheilen, die sich dem Zellplasma beimischen, beschreibt FROMMANN (39) von den Kernen der Blutzellen beim Flusskrebbs und findet dadurch eine Wechselbeziehung zwischen Kern und Zellkörper hergestellt.

WILL (132), der sich angelegentlich mit den am Eikern sich vollziehenden Vorgängen beschäftigte, fand an den Keimbläschen von Fröschen wellige Erhebungen und kleine Kernkörper, die sich an die Wand des Kernes anlegen. Wo dies der Fall ist, schwindet die Kernmembran, und die Kernkörper treten nummehr frei in den Zelleib hinaus, um sich hier zu Dotterbestandtheilen umzuwandeln. STUHLMANN (119), der seiner Beschreibung nach ganz ähnliche Bilder an Eiern von *Zoarces viviparus* auffand, konnte sich von einem Auswandern der Kernkörper nicht überzeugen, obgleich er Anfangs den Eindruck gewonnen hatte, als wenn eine solche stattfinden müsse. Bei genauerer Untersuchung überzeugte er sich stets, dass dieser Eindruck auf Täuschung beruhte. Zu beachten ist aber dabei jedenfalls die auffallende periphere Lagerung der Kernkörper. Eine solche findet sich nach der Schilderung von LUKJANOW (85) an den Zellen der Magenschleimhaut von *Salamandra maculosa*, und es wird von diesem Autor ein Austritt des Kernkörpers aus der Zelle in der Weise beschrieben, dass sich derselbe dicht an die Kernmembran anlegt, diese dann an der betr. Stelle schwindet und dadurch eine Entleerung seines Inhalts nach aussen bewirkt wird. Mir scheinen die von LUKJANOW gegebenen Abbildungen für eine solche Erklärung nicht zu genügen.

Von einem Substanzaustritt aus den Kernen der Eizellen spricht LEYDIG (82) in wiederholten Fällen. Was er von der Auswanderung der in grosser Zahl vorhandenen Körper beim Triton angiebt, würde die WILL'schen Funde bestätigen. Die als Knotenpunkte des Kernnetzes entstandenen Kernkörper sollen sich von diesem lösen, sodann die Form kleiner Amöben annehmen und als solche über die Grenze des Keimbläschens hinaustreten, um dort zu den intravitellinen kernartigen Ballen zu werden. Auch bei Eiern wirbelloser Thiere, so bei denen von Insecten und Myriopoden, nimmt LEYDIG ähnliche Vorgänge an, und er glaubt das Auswandern geformter Substanz aus dem Kern am Ei von *Theridium sp.* direct beobachtet zu haben. Sie stellt dann die im Dotter vertheilten kernartigen Bildungen vor, über deren

Natur vorläufig Genaueres nicht anzugeben ist. — Kernartige Bildungen finden sich vielfach im Dotter, und ich habe weiter oben selbst solche beschrieben. Jedoch vermochte ich die Frage, ob sie aus dem Eikern stammen, nicht zu bejahen.

Weitere wichtige Erscheinungen von Substanzaustritt aus dem Kern sollen im folgenden Absatz besprochen werden.

Eine Aufnahme und Abgabe von Substanz ist wohl mit im Spiele, wenn die Kerne ruhender und thätiger Drüsenzellen verschiedenen Gehalt an geformter und färbbarer Substanz aufweisen. Während die Kerne der sogenannten ruhenden, d. h. also der secretproducirenden, Zellen sich stark färben, nehmen die Kerne derjenigen Zellen, welche schon längere Zeit Secret abgegeben haben, nicht mehr so viel Farbstoff an. Sie erscheinen bei gleicher Behandlung heller, enthalten also weniger Chromatin (SCHMIDT, 107, BAUM, 10). — Aehnliches gilt auch für die Kerne schlecht ernährter Zellen, bei denen der Chromatingehalt abnimmt, wie schon im vorhergehenden Absatz besprochen wurde.

### C) Der Kern als Organ für die Neubildung von Zellen.

Von verschiedenen Seiten und wiederholt ist der Satz aufgestellt worden, dass aus dem Kern der Eizelle kernkörperartige Gebilde auswanderten und dass aus diesen neue Kerne entständen. Indem diese Kerne Zellplasma um sich her differenzirten, liessen sie neue Zellen entstehen. Eine derartige Bildungsweise wird für die Zellen der Eifollikel von FOL (38 b) und ROULE (103) bei Ascidien, von BALBIANI (6) bei Myriopoden und von WILL (133) bei Insecten angenommen. Obwohl diesen von Anfang an wenig wahrscheinlichen Angaben andere gegenüberstehen (KOWALEVSKY, 73, SEELIGER, 112, STUHLMANN, 118), nach welchen die Follikelzellen ausserhalb des Eies ihren Ursprung nehmen, so haben sich diese Angaben doch lange genug erhalten und sind zum Theil noch nicht völlig widerlegt. Am gründlichsten konnte bei den Insecten gezeigt werden, dass ihnen keine Giltigkeit zukommt (KORSCHOLT, 70, WIELOWIEJSKI, 131, STUHLMANN, 118). Die für die Insecten gewonnenen Resultate gestatten vielleicht auch einen Schluss auf die übrigen Thiergruppen. Findet bei diesen wirklich eine Abgabe von Substanz durch den Kern statt, so muss hierfür wie bei den Insecten eine andere Erklärung gesucht werden.

Die Angaben über einen Austritt geformter Substanz aus dem Kern, welche auf dem Boden der Zoologie keinen rechten Glauben finden wollten, sehen wir auf physiologischem Gebiet in weit sicherer

Weise hervortreten, obwohl sie auch dort durchaus nicht fester begründet erscheinen. Dafür liefert eine Anzahl von Arbeiten den Beweis, welche sich mit der Abgabe von Substanz durch die Kerne secernirender Zellen beschäftigen.

Zuerst hat OGATA (94) gefunden, dass (in Uebereinstimmung mit der GAULE'schen Auffassung) die Pancreaszellen (von Anuren und Urodelen) bei der Secretion verbraucht und dafür neue Zellen gebildet werden, was übrigens andere Autoren entschieden in Abrede stellen. Um nun diesen Verlust von Zellen zu ersetzen, sollen die Kernkörper aus dem Kern auswandern, sich neben den alten Kern lagern und zu einem neuen Kern werden. Der alte Kern zerfällt und ebenso der grösste Theil des Zellplasmas. Ein geringer Rest des letzteren bleibt zurück, den neuen Kern umgebend und seinen Zellkörper bildend. So entsteht die neue Zelle durch Sprossung aus der alten, und es wird nach OGATA's Meinung ein neues Zellenmaterial an Stelle des alten gebildet.

Im Wesentlichen auf dasselbe laufen die von ELLENBERGER und BAUM (9, 10, 32 u. 33) an Leberzellen von Säugethieren (Pferd, Rind, Schaf, Schwein) angestellten Beobachtungen hinaus. Es wird beschrieben, wie die Kernkörper die Wand des Kernes vorwölben und dann nach aussen treten, um neuen Kernen und Zellen den Ursprung zu geben, doch sind die Bilder, welche zur Unterstützung dieser kühnen Behauptung gegeben werden, nicht geeignet, dieselbe genügend zu beweisen. Es liegt auf der Hand und ist nicht mehr als selbstverständlich, dass für derartige Befunde, welche dazu angethan sind, unsere Begriffe von der Zelle und ihrem Leben durchaus zu verändern, zweifellos sichere Beweise, aber nicht vieldeutige Bilder beigebracht werden müssen.

Eine merkwürdige Ansicht über den Vorgang der Zellvermehrung hat SCHINDLER (106), indem er nach der durch Abgabe des Secrets veranlassten Obliteration der Zelle (in den MALPIGHI'schen Gefässen der Insecten) den Kern zu einer neuen Zelle sich heranbilden und aus dem Nucleolus den Kern dieser Zelle werden lässt. Es sollen sich in den MALPIGHI'schen Gefässen kleine Zellen finden, welche durch diesen Bildungsmodus entstanden sind.

Das Höchste in dieser Richtung wird von STOLNIKOW (116) geleistet, dessen Befunde durchaus den Anschein haben, als ob sie sich auf degenerirende, sicher aber auf pathologisch veränderte Gewebe beziehen. STOLNIKOW vergiftete Frösche mit Phosphor und unter-

suchte dann ihre Leber an Schnitten<sup>1)</sup>. Als Folge der Vergiftung zeigt sich an den Leberzellen eine auffallende Veränderung ihrer Kerne. Die Gestalt derselben wird unregelmässig. Sie erhalten Ausbuchtungen, welche in das Plasma hervorragten. Die in den Kernen enthaltene geformte Substanz legt sich an den Rand derselben an und tritt schliesslich, die Kernmembran durchbrechend, in Form von Ballen und Bläschen in das Zellplasma hinaus. Hier mischt sie sich dem Protoplasma bei und wird allmählich in ihrem Reactionsvermögen demselben gleich. STOLNIKOW deutet dieses Verhalten ohne weiteres als eine Erneuerung des Protoplasmas durch die Thätigkeit des Kernes. — Erklärt wird die massenhafte Production von Kernsubstanz dadurch, dass sie der phosphorreichste Theil der Zelle ist. Mit der Zufuhr neuen phosphorhaltigen Materials vermehrt sie sich, und zwar so stark, dass ein blosses Wachsthum des Kernes für ihre Unterbringung nicht mehr ausreicht. In Folge dessen treten Theile des Kernes in das Zellplasma aus, welcher Vorgang in den höheren Stadien der Phosphorvergiftung an Intensität zunimmt. Die zuletzt ausgetretene Kernsubstanz bewahrt aber ihren Charakter, so dass nunmehr Kerne mit umgebendem Zellplasma innerhalb der ursprünglichen Zelle liegen. STOLNIKOW erklärt den ganzen Vorgang als einen Versuch des Organismus, an die Stelle der vergifteten Zelle neue Zellen zu setzen.

Wenn man weiss, dass bei der Phosphorvergiftung die Gewebe einer eigenartigen fettigen Degeneration unterliegen, welche so tiefgreifend ist, dass sie schon äusserlich am Körper auffallende Veränderungen erkennen lässt, dann wird es nicht mehr als natürlich scheinen, dass auch in den Elementartheilen der Gewebe Veränderungen vor sich gehen, die eben Degenerationen der Zellen darstellen. Jedenfalls muss nochmals hervorgehoben werden, dass derartige Beobachtungen nicht genügen, um so total abweichende Vorgänge im Leben der Zelle zu erklären. Es ist erstaunlich, zu sehen, wie die geschilderten Vorgänge von den verschiedenen Autoren dargestellt werden, ohne dass sie ein besonderes Gewicht darauf legten, diese von allem bisher Bekannten abweichenden Erscheinungen in entsprechender Weise zu begründen. Die Darstellungen machen den Eindruck, als wenn es sich den Autoren um ganz selbstverständliche Dinge und nicht um Erscheinungen handelte, welche für die Zellenlehre von höchster Wich-

---

1) Auch die Befunde der früher erwähnten Autoren sind, wie wohl kaum gesagt zu werden braucht, an Schnitten gewonnen, die nach besonderen Methoden behandelt und gefärbt waren.

tigkeit sein würden, wenn sie sich als richtig erwiesen. Für letzteres ist vor der Hand noch wenig Wahrscheinlichkeit vorhanden.

Uebrigens werden die von OGATA an den Pancreaszellen beschriebenen Vorgänge durch LEWASHEW (76) in Abrede gestellt. LEWASHEW, der seine Untersuchungen allerdings nicht an demselben Object, sondern an Säugethieren (Hund, Katze u. a.) anstellte, fand zwar die von OGATA gesehenen Bilder auf, vermochte sie aber nicht in derselben Weise wie jener zu deuten. Er konnte sich nie von dem Heraustreten der Nucleolen und einer Neubildung der Zellen überzeugen, vielmehr fand er, dass die bei weitem grössere Mehrzahl der Zellen ihre Fähigkeit zu weiterer Existenz bewahrt. Nach vollzogener Entleerung des Secrets ergänzen sich die Zellen wieder und kehren zum normalen Aussehen zurück.

##### 5. Production verschiedener Stoffe durch den Kern.

Einige Forscher schreiben dem Kern direct die Production bestimmter Stoffe zu. So hält es SCHMITZ (142) für wahrscheinlich, dass die Neubildung von Proteïnsubstanz (etwa aus Kohlehydraten und anorganischen Substanzen) eben diejenige Function des lebenden Protoplasmas sei, welche im Zellkern speciell localisirt ist. Dem Kern also käme besonders die Bildung der Proteïnsubstanz zu. Auch STRASBURGER (147) sieht den Kern als Bildner der Eiweissstoffe an, während SCHWARZ (144) dagegen einwendet, dass bisher keine Untersuchungen vorliegen, welche zu so bestimmten Annahmen berechtigen. FROMMANN (136) giebt allerdings an, dass sich in den Kernen des Rindenparenchyms der Knollen von *Orchis bifolia* Stärke in Form kleiner Körper von der Grösse der Knotenpunkte des Netzwerks bildet. Diese Stärkekörner vergrössern sich zusehends. Ausserdem soll sich sogar der Kernkörper direct in Stärke umwandeln können.

Wenig mehr als eine blosse Vermuthung scheint die von BAUM (10) ausgesprochene Ansicht, dass in der Leber den Kernen die Production von Gallenstoffen, den Zellkörpern hingegen diejenige des Glycogens zufalle, wenn man auch durch gewisse Reactionen die Gallensäuren und -Farbstoffe nachzuweisen vermag.

Eine directe Umwandlung von Kernsubstanz in Secret, die aber wohl mehr als Degeneration des Kernes aufzufassen ist, findet bekanntlich bei dem Zerfall der Milchdrüsenzellen und ihrer Umwandlung in das Secret statt. Dem letzteren mischen sich die Kerne bei, und es wird vermuthet, dass sie sich in Caseïn umwandeln (NISSEN, 91).

Bei Becherzellen soll eine directe Umwandlung des Kernes in Secret stattfinden. STEINHAUS (115) beschreibt einen allerdings wohl mit Vorsicht aufzunehmenden Fall, in welchem der Kern der Zelle sich zu Secret umwandelt, ohne dass die letztere selbst zu Grunde geht. Nach STEINHAUS sollen in den Becherzellen des Dünndarms von *Salamandra maculosa* durch Theilung des vorher in der Einzahl vorhandenen Kernes zwei Kerne entstehen, von denen der eine tief unten in der Basis der Zelle, der andere oben in dem erweiterten Theil gelegen ist. Der letztere soll nun bedeutend an Umfang zunehmen und so stark anschwellen, dass er beinahe das ganze Zellplasma verdrängt. Gleichzeitig soll sich der Kerninhalt zu einer schleimigen Masse umwandeln, welche schliesslich an der freien Fläche der Zelle in's Darmlumen entleert wird. Im Schleim soll noch die Fadenstructur des Kernes zu erkennen sein. Nach der Ausstossung des Secrets regenerirt sich die Zelle aus dem zweiten Kern und dem noch vorhandenen Zellplasma. Der zweite Kern macht dann den gleichen Process durch. Nach Ablauf desselben geht die Zelle zu Grunde, da es ihr nunmehr an einem Kern fehlt.

Unsere bisherige Auffassung widerstreitet der von STEINHAUS vertretenen Annahme, dass der Kern sich selbst zu Secret umwandeln möchte. Wir halten ihn für einen viel zu wichtigen Theil der Zelle, der wohl einen (mehr leitenden) Antheil an der Thätigkeit der Zelle nimmt, aber nicht selbst durch eigene Umwandlung deren Producte liefert. In dem vorliegenden speciellen Falle ist daran zu denken, dass das Secret in der nächsten Umgebung des Kernes, vielleicht also unter dessen Beeinflussung gebildet wurde und dass es durch seine stark zunehmende Masse bald den Kern selbst verdeckte.

Als Ergebniss des Ganzen ist hinzustellen, dass wir vom Kern als Producenten bestimmter Substanzen Sicheres nicht wissen.

## 6. Lageveränderungen des Kernes.

Ueber Lageveränderungen der Kerne und die sich daraus ergebenden Beziehungen der Kerne zur Thätigkeit der Zelle wurde schon im ersten Abschnitt dieser Arbeit eingehend gehandelt, und es mussten dort bereits die Angaben verschiedener Autoren herangezogen werden, weshalb ich an dieser Stelle auf jene Behandlung des Punktes verweise.

Ortsveränderungen der Kerne und unter diesen zumal periphere Lagerung der Eikerne ist vielfach beobachtet worden. Neuerdings weist

LEYDIG (82) darauf hin, dass es sich bei dieser Erscheinung wohl um einen gesetzmässigen Vorgang handeln müsse. Um von den vielen Beispielen nur einige anzuführen, nenne ich die von WEISMANN (130) bei Hydroiden, von LEYDIG (82) an Spinneneiern, von STUHLMANN (118) bei Insecten, von WALDEYER (125) am Kaninchen, von NAGEL (90) am menschlichen Ei beobachtete randständige Lage des Eikernes. In dem von WEISMANN abgebildeten Fall liegt der Kern des Eies (von *Heterocordyle conybeari*) dem Spadix des Gonophors, also demjenigen Theil an, durch welchen aller Wahrscheinlichkeit nach die ernährenden Substanzen dem Ei zugeführt werden. Das stimmt mit den Befunden durchaus überein, die ich gelegentlich meiner Untersuchungen für Medusen, Actinien und Insecten erhielt. Auch dort näherte sich der Kern der Stelle, wo die stärkste Ernährungsthätigkeit der Zelle vor sich ging. Allerdings ist der hier vorliegende Fall weniger charakteristisch, weil die übrigen in demselben Gonophor gelegenen Eier das beschriebene Verhalten nicht erkennen lassen.

Höchst auffällige Lageveränderungen des Kernes, die zweifellos mit dessen Bethelligung an der Zellthätigkeit in Zusammenhang stehen, verdanken wir den schönen Beobachtungen HABERLANDT'S (137) an verschiedenen Pflanzenzellen. Er sah, dass die Kerne nach den Stellen hinrückten, an denen eine Neubildung von Substanz, z. B. Verdickung der Zellmembran, stattfand. Hier verharrten sie so lange, bis die Abscheidung vollendet war, und begaben sich dann wieder in ihre frühere Lage zurück. Offenbar nehmen die Kerne einen Einfluss auf die Bildung der Membran. — Mit diesen Vorgängen vergleicht VON EBNER (31) eigenthümliche Lageveränderungen, welche er in den Kernen der SERTOLI'Schen Zellen im Hoden der Ratte beobachtete. Während diese länglich-ovalen Kerne zuweilen mit ihrer Längsachse der Wand der Samencanälchen parallel gerichtet sind, spitzen sie sich in anderen Fällen nach innen zu, richten sich auf, indem sie sich in die Länge ziehen und stehen schliesslich senkrecht zur Wand der Samencanälchen. Da sich ein anderer Grund der Lageveränderung nicht erkennen lässt, muss man wohl auch hier an Beziehungen des Kernes zur Thätigkeit der Zelle denken. Auf gleiche Weise dürfte eine von SCHINDLER (106) gemachte Beobachtung zu erklären sein. In den MALPIGHI'Schen Gefässen von *Hyponomeuta evonymella* fand er, dass der Kern sich gegen das Lumen des Gefässes hindrängt und sich mitsammt dem Zellplasma in dieses vorbuchtet. Es scheint, als wenn auf diese Weise eine Vergrösserung der secernirenden Zelloberfläche geschaffen würde. Allerdings thut sich hier die Frage auf, welchem Theil der Zelle der

wichtigere Theil der Thätigkeit zukommt, ob dem gegen die Leibeshöhle oder dem nach dem Drüsenlumen zu gelegenen.

Ortsveränderungen der Kerne sind nach den Untersuchungen HEIDENHAIN'S (50) mit den Secretionsvorgängen in den Drüsen der Wirbelthiere verbunden. In auffälliger Weise treten diese Erscheinungen z. B. an der Orbitaldrüse des Hundes hervor (LAVDOWSKY). Dort liegen bei der ruhenden (secretproducirenden) Drüse die abgeplatteten Kerne dicht an der vom Lumen der Drüse abgewendeten Wand der Zelle. Nach mässiger Thätigkeit runden sich die Kerne ab und rücken gegen die Mitte der Zelle hin. Es ist schwer zu sagen, ob man es im vorliegenden Falle doch vielleicht mit einem Druck zu thun hat, welcher in der secretgefüllten Zelle den Kern gegen die Wand gepresst hält, oder auf welche andere Weise die wandständige Lagerung des Kernes zu erklären ist. Daran zu denken, dass derselbe mit der Aufnahme einer Nährsubstanz der Zelle von aussen her beschäftigt ist, würde schlecht zu den sonstigen Annahmen passen, welche wir von der Bethheiligung des Kernes an der secernirenden Thätigkeit der Zelle gemacht haben. Mir scheint, dass sich nach dem bisherigen Stand der Kenntnisse eine befriedigende Erklärung von jenem Verhalten der Kerne noch nicht geben lässt.

### 7. Einflussnahme des Kernes auf die Thätigkeit der Zelle.

Da mein Bestreben vor allem darauf gerichtet war, die Bedeutung des Zellkernes in's Klare zu stellen, und da sich diese in den Beziehungen des Kernes zur Zelle zu erkennen giebt, so musste in den vorhergehenden Abschnitten schon verschiedentlich von diesen Beziehungen gesprochen werden. Soweit dieselben schon berücksichtigt wurden, soll in diesem Absatz nicht mehr auf sie eingegangen werden, doch sind noch einige dieser Beziehungen zu berühren.

#### A) Beziehungen des Kernes zur Ernährungsthätigkeit der Zelle.

Das Aussenden von Fortsätzen und Annäherung des Kernes an diejenige Seite der Zelle, von welcher derselben Nährsubstanz zugeführt wird, die Umlagerung des Kernes mit einer von fern her angezogenen Nährmasse, diese im ersten Abschnitt behandelten Vorgänge konnten einzig und allein als eine Einflussnahme des Kernes auf die ernährende Thätigkeit der Zelle gedeutet werden. Auf Grund dieser Beobachtungen lassen sich die vielfach an Eikernen bemerkten amöboiden Bewegungen

in entsprechender Weise als Oberflächenvergrößerungen zum Zweck einer intensiveren Antheilnahme des Kernes an der ernährenden Thätigkeit der Zelle deuten. Ebenso waren die gegen die Zufuhrstelle der Nahrung gerichteten Ortsveränderungen der Kerne zu erklären, wie sie von verschiedenen Forschern mitgetheilt wurden, ohne zumeist weitere Beachtung zu finden.

Auch die dritte Kategorie der Erscheinungen, welche auf eine rege Antheilnahme des Kernes an der Ernährungsthätigkeit der Zelle hinweist, nämlich die Umlagerung des Kernes mit Nährsubstanz, findet in der Literatur ihre Vertretung, allerdings auch wieder, ohne dass der Vorgang in entsprechender Weise gedeutet worden wäre. Selbst auf die Gefahr hin, dass der eine oder der andere dieser Fälle später einer anderen Deutung unterliegen mag, unternehme ich es, eine Anzahl derselben hier zusammenzustellen.

STUJLMANN (119) findet bei *Zoarces* in der Umgebung des Eikernes eine Zone von Körnchen, die er selbst als Nährmaterial deutet. Desgleichen beobachten HIS (61), BROCK (20) und BAMBEKE (8) in der Umgebung des Keimbläschens von Knochenfischen grössere Concremente, und auch EIMER (29) sieht bei Reptilien, dass die Dotterbildung zuerst im Umkreis des Kernes, also vielleicht unter dessen Einfluss beginnt. Nicht anders denn als Nährmaterial, welches in der Umgebung des Kernes angehäuft ist, kann ich verschiedene der von LEYDIG gegebenen Bilder ansehen. Dieselben stimmen zu genau mit dem überein, was ich selbst verschiedentlich beobachtete. Wenn der verehrte Forscher auch selbst anderer Ansicht über diesen Punkt sein sollte, so wird er vielleicht doch eine Auffassung nicht ganz verwerfen, die, von anderem Gesichtspunkt ausgehend, eine, wie ich hoffe, befriedigende Erklärung jener Vorgänge giebt.

An diese Stelle scheinen mir einige derjenigen Vorgänge zu gehören, welche von den Autoren als Auftreten eines sogenannten Dotterkernes angesprochen werden. So erinnert die von SCHÜTZ (108) gegebene Zeichnung eines *Argulus*-Eies (Fig. 8 b) so frappant an die Bilder, welche man von Insecteneiern erhält, dass ich nicht zweifle, man hat es bei den an den Kern angelagerten körnigen Massen mit Nährsubstanz der Eizelle zu thun. Ganz ebenso tritt dieselbe bei den Insecteneiern auf, und dort ist ihre Entstehung mit zweifelloser Sicherheit zu verfolgen. Nicht viel anders verhält es sich mit den Eiern von *Triton cristatus* (Fig. 14 b u. c), und damit kommen wir zu dem Dotterkern der Amphibien, dem OSC. SCHULTZE (109) eine eingehende Betrachtung widmet.

Der Dotterkern der Amphibien ist eine weder regelmässig geformte, noch fest begrenzte körnige Masse, die sich zu einer gewissen Zeit der Eibildung aufzulösen beginnt, indem die Körnchen sich lockern. O. SCHULTZE beschreibt, wie die Körnchen sich allmählich in der Weise im Ei vertheilen, dass sie das Keimbläschen in einer Zone umziehen. Die ganze Anordnung, welche die Substanz des sogenannten Dotterkerns nummehr genommen hat, macht durchaus den Eindruck, als wenn wir es mit Nährsubstanz zu thun hätten, wie sich in anderen Eiern findet.

Als Dotterkerne werden von den Autoren sehr verschiedenartige Gebilde bezeichnet. Wenn man sieht, welche complicirte Gestaltung dem aus concentrischen Schichten gebildeten Dotterkern mancher Spinnen zukommt, möchte man ihn für einen bedeutungsvollen Bestandtheil des Kernes halten und ihn gewiss nicht mit dem soeben besprochenen „Dotterkern“ der Amphibien zusammenwerfen. Wenn man aber andererseits wahrnimmt, dass dieser complicirt gebaute Dotterkern Anfangs aus einer blossen Körnchenanhäufung besteht, und wenn man von verschiedenen Beobachtern hört (v. SIEBOLD, CARUS, 24), dass er sich später wieder durch Abgabe von Körnchen im Ei auflöst, so ist man schon eher geneigt, auch diesen Dotterkern für Nährsubstanz des Eies zu halten.

Die Ablösung von Körnchen wird übrigens durch SCHÜTZ (108) und BERTKAU (13) in Abrede gestellt, doch giebt ersterer Autor selbst an, dass das Innere des Dotterkerns, wenn er eine bestimmte Grösse erreicht hat, wieder in eine feinkörnige Masse zerfällt, welche der Eisubstanz völlig gleicht. SCHÜTZ spricht sogar selbst aus, dass der Dotterkern der Spinnen eine Abscheidung von Stoffen aus dem Dotter darstelle, welche mit dem weiteren Wachsthum des Eies zu dessen Aufbau verwendet wird. — Es scheint demnach, als wenn die Auflösung des Dotterkerns bei den Spinnen in verschiedener Weise vor sich gehen könne. Sicher ist, dass er sich in den abgelegten Eiern der meisten Spinnen nicht mehr vorfindet. Da er ausserdem bei manchen Spinnen überhaupt nicht vorkommt, so scheint es nicht, als wenn diesem Gebilde eine wichtige Bedeutung zukäme. Wir haben wohl nicht Unrecht, wenn wir ihn in Uebereinstimmung mit den meisten Autoren für Nährsubstanz des Eies erklären, die allerdings unter Umständen erst während der Embryonalentwicklung zur Verwendung kommt.

Für die Erklärung des Dotterkerns als Nährsubstanz scheint mir ferner zu sprechen, dass die verschiedenen Autoren den complicirt gebauten Dotterkern der Spinnen mit den blossen Körnchenanhäufungen

vergleichen, welche vielfach in den Eiern vorkommen und ohne Zweifel Nährsubstanz derselben darstellen. So ist schon bei den Myriopoden von einem Dotterkern im Sinne der Arachniden nicht mehr die Rede, sondern derselbe gleicht vielmehr den Körnchenanhäufungen, welche ich von den Insecten beschrieb. Auffällig ist übrigens, dass bei dem Vorhandensein eines solchen Dotterkerns auch das Innere des Eikerns die entsprechende Structur zeigt, wie ich sie im gleichen Fall bei den Insecten antraf (SCHÜTZ, Fig. 9, 10 u. 11). Das Gleiche gilt für das von SCHÜTZ abgebildete Ei von *Argulus* (Fig. 8).

Bei den Amphibien wird die Körnchenanhäufung schon von CARUS (24) als Dotterkern angesprochen, und wie O. SCHULTZE beschreibt auch CRAMER (28) die Auflösung dieses Gebildes und seine Vertheilung im Eikörper. Bei *Zoarces viviparus* spricht STUHLMANN (119) die „Dotterkernzone“, welche den Eikern umlagert, als Nährsubstanz des Eies an.

Die sogenannten Dotterkerne treten übrigens auch in den Eiern anderer Abtheilungen des Thierreichs, z. B. bei den Muscheln, auf (*Anodonta*, *Scrobicularia*) und werden von FLEMMING (35) und v. JHERING (63) auch dort für Anhäufungen von Reservestoffen gehalten, die während der Eibildung oder Embryonalentwicklung zur Verwendung gelangen.

Einen für unsere Betrachtungen besonders interessanten Fall von Dotterkernbildung beschreibt und zeichnet BAMBEKE (8) von *Leuciscus rutilus*. Ziemlich an der Peripherie des Eies liegt hier die als Dotterkern angesehene Körnchenanhäufung. Von ihr aber, und das ist das Auffallende, zieht sich nach dem Kern hin ein eigenthümlicher Strang in der Breite der ganzen Längsaxe des „Dotterkerns“. Man kann aus der Darstellung nicht recht entnehmen, ob man es mit einem Fortsatz des Kernes zu thun hat, der nach dem Dotterkern ausgesendet wird, oder ob der Erscheinung nur eine Differenzirung des Zellplasmas zu Grunde liegt. Jedenfalls erscheint da, wo sich der verbindende Strang an den Kern anlegt, dessen Begrenzung undeutlich. Es liegt sehr nahe, hier an eine Beziehung des Kernes zum „Dotterkern“ zu denken. Nach der Auffassung aber, welche wir vom Dotterkern haben, steht diese Beziehung offenbar mit der Ernährungsthätigkeit der Eizelle in Zusammenhang.

An Insecteneiern beobachtete ich, wie an den Theilen des Kernes, an welchen eine Anlagerung von Nährsubstanz stattfand, die Begrenzung des Kernes undeutlich wurde und in Folge dessen eine directe Communication zwischen Kern und Zellplasma vorhanden war. Daraus

wurde geschlossen, dass mit der innigeren Berührung zwischen Kern und Plasma auch eine intensivere Antheilnahme des Kernes an der Zellthätigkeit gegeben sei. Wie schon weiter oben gezeigt wurde, ist auch von anderen Autoren ein Verschwimmen der Kernbegrenzung gegen das Zellplasma beobachtet worden, und ich bin sehr geneigt, diese Wahrnehmungen, zumal die von AYERS (4) am Ei von *Oecanthus* gemachte, auf entsprechende Weise zu deuten.

Wichtig wäre es, zu wissen, wie sich bei den einzelligen Thieren die Kerne zur Ernährungsthätigkeit der Zelle verhalten. Wenn der Kern von Einfluss auf die Thätigkeit der Zelle ist, dann, sollte man meinen, müsse sich dieser bei den Protozoen am stärksten äussern, da hier alle Lebensverrichtungen auf die eine Zelle beschränkt sind. Der Kern selbst stellt bei den Protozoen einen bedeutenden Theil des ganzen Körpers dar. Ueber den Einfluss des Kernes auf die Ernährungsthätigkeit der Zelle (des Protozoenkörpers) ist noch wenig Sicheres bekannt, und das Wenige spricht nicht dafür, dass dem Kern eine wichtige Rolle nach dieser Richtung hin zufiele. So machte GRUBER (46) an kernlosen Theilstücken von *Actinophrys sol* die Beobachtung, dass dieselben Pseudopodien treiben und einziehen, sowie Nahrung aufnehmen und in Vacuolen einschliessen. Die pulsirende Vacuole arbeitet in solchen kernlosen Stücken wie beim normalen Thier <sup>1)</sup>. Es scheinen also die Verrichtungen des Körpers in gleicher Weise vor sich zu gehen wie an dem unverletzten kernführenden Individuum.

Auch VERWORN (122) beobachtete, dass kernlose Stücke von *Polystomella crispa* Infusorien, die sich im Netzwerk ihrer Pseudopodien fangen, tödten; ob sie dieselben aber zu verdauen vermögen, weiss er nicht anzugeben.

GRUBER schloss damals aus der erwähnten Beobachtung, dass „der Kern keine Bedeutung für diejenigen Functionen des Zellkörpers hat, welche nicht direct in Beziehung zur Fortpflanzung stehen, also zur Bewegung (Pseudopodienbildung), zur Nahrungsaufnahme, zur Excretion (Pulsation der contractilen Vacuole) und zum Wachstum“. Wenn sich dies auch bei den niedersten Lebewesen so verhält, wie man nach GRUBER's Beobachtung annehmen muss, so ist damit noch nicht gesagt, dass bei den höher differenzirten Organismen nicht eine

---

1) Damit ist allerdings nicht gesagt, dass der Kern auch auf den Process der Secretion ohne Einfluss sein müsste, denn die der contractilen Vacuole bisher meistens zugesprochene Bedeutung als Excretionsorgan wird in neuerer Zeit durch BÜTSCHLI und GRUBER (47) in Frage gestellt.

strengere Scheidung zwischen den Functionen des Kernes und Zellplasmas eingetreten ist. Es ist ja selbstverständlich, dass wir von kernlosen Formen ausgehen müssen, bei denen alle Lebensverrichtungen an das Zellplasma gebunden waren. Die höhere Differenzirung scheint dann eine Sonderung des Plasmas in Kern und Zellkörper bedingt zu haben, und vielleicht hat sich mit dem Fortschreiten der Differenzirung die Function des Kernes mehr und mehr von derjenigen des Zellplasmas getrennt, je verschiedenartiger die Verrichtungen der einzelnen Zellen wurden. Nach solchen Gesichtspunkten lassen sich vielleicht die an Protozoen gemachten Befunde mit den Verhältnissen in Einklang bringen, welche wir bei den Metazoen fanden. Jedenfalls aber wäre es höchst wünschenswerth, dass das allem Anschein nach abweichende Verhalten der Protozoen nach dieser Richtung einer eingehenden Erforschung unterworfen würde.

#### B) Betheiligung des Kernes an der absondernden Thätigkeit der Zelle.

Für die Betheiligung der Kerne an der Secretionsthätigkeit der Zelle habe ich im zweiten Abschnitt dieser Arbeit eine Anzahl von Fällen beigebracht. Durch die Untersuchungen HEIDENHAIN's (50) ist zuerst gezeigt worden, wie sich morphologische Veränderungen ausser am Zellkörper auch am Zellkern vollziehen. Es wurde schon weiter oben darauf hingewiesen, wie in verschiedenen Thätigkeitszuständen der Drüse die Kerne nicht nur gestaltlich, sondern auch in Bezug auf ihre Structur und Lage gewisse Differenzen zeigen. Die Veränderungen in Gestalt und Structur zumal sind nicht anders zu erklären, als dass der Kern, sei es durch Abgabe von Substanz, sei es durch blossen Contactwirkung, an der secernirenden Thätigkeit der Zelle Theil nimmt.

Aus den Fällen von Kernveränderungen bei der Secretion, welche sich in der Literatur darbieten, können nur einige herausgegriffen werden. HEIDENHAIN selbst schildert, wie bei ruhenden (secretproducirenden) Drüsen die Kerne zackig und gleichmässig gefärbt, bei thätigen (absondernden) dagegen rund, weniger gefärbt und mit den vorher fehlenden Kernkörpern versehen sind.

Eine besonders anschauliche Charakteristik von den Kernen der ruhenden und thätigen Drüse giebt C. SCHMIDT (107): „Der Kern der ruhenden Drüse ist klein, unregelmässig gestaltet, zackig, eckig, oft auch platt; er ist wandständig . . . Bei sonst guter Färbung ist er gleichmässig und intensiv dunkel tingirt, Kernkörperchen und Körnchen sind nicht in ihm zu unterscheiden.“ — Vom Kern der thätigen Drüse

giebt SCHMIDT folgende Schilderung: „Die Form des Kerns nähert sich mehr der runden, zugleich wird er grösser; er ist auch nicht mehr so intensiv dunkel tingirt, sondern matter, blasser gefärbt; seine Grundsubstanz hellt sich auf, dunkel gefärbte Kernkörperchen und mehr oder weniger Körnchen werden sichtbar“.

Charakteristische Unterschiede in Form, Grösse und Structur der Kerne beschreibt BAUM (10) von den Leberzellen beim Pferd. In ganz besonders schöner Weise vermochte HERMANN (55) die Differenzen in der Beschaffenheit der Kerne bei verschiedenen Thätigkeitszuständen nachzuweisen. Nach seiner Darstellung enthalten die Kerne secretgefüllter Drüsenzellen ziemlich grobe Chromatinkörner, welche durch Fäden unter einander verbunden sind. Es ist ein derbes Chromatinnetz vorhanden, wie HERMANN es bezeichnet. Mit der Entleerung des Secrets findet eine Aenderung der Structurverhältnisse des Kerns insofern statt, als die derben Chromatinbrocken aufgelöst werden und an ihre Stelle ein feines zierliches Chromatinnetz tritt, das je nach dem Stadium der Secretausstossung noch eine geringe Menge verkleinerter Chromatinbrocken beherbergt, bis dieselben in der vollkommen secretleeren Zelle gänzlich verschwunden sind. Diese Beobachtungen lassen auf die anschaulichste Weise eine Beziehung der Kerne zu der Thätigkeit der Zelle erkennen. Welcher Art freilich die Einflussnahme des Kernes auf die Zelle ist, lässt sich bis jetzt nicht sagen.

Zwar nicht direct in den Kreis dieser Beobachtungen gehörend, sich ihnen aber doch anschliessend sind die Angaben über die Regeneration des Zellkörpers von Drüsenzellen, welche vom Kern aus oder doch durch seinen Einfluss erfolgen soll. So leiten HEBOLD (49) und RAWITZ (101) die Regeneration der infolge der Secretion abgenutzten Zellkörper vom Kern her. Diese Erscheinung würde sich schon mehr den im folgenden Absatz zu behandelnden Vorgängen anschliessen.

### C) Beziehungen des Kernes zu den Wachstums- und Regenerationsvorgängen in der Zelle.

Nach den Untersuchungen HABERLANDT's (137) besteht bei Pflanzenzellen eine ganz ausgesprochene Beziehung zwischen dem Kern und der Bildung der Zellmembran. Der Kern verlässt seine Lage inmitten der Zelle, um sich der Stelle anzulegen, an welcher die Verdickung der Membran erfolgt. Beispiele dieses Verhaltens werden von HABERLANDT eine ganze Anzahl angeführt. Findet die Membranverdickung an der nach aussen gelegenen Seite der Zelle statt, so rückt der Kern

dorthin (Oberhautzellen der Laubblätter); verdickt sich die Innenseite, so findet man den Kern an dieser gelegen (Fruchtschale von *Carex panicea*). Ist das Dickenwachsthum der Membran zu Ende, so kann sich der Kern wieder in die Mitte der Zelle zurückziehen.

Auch die an der Zellmembran stattfindenden Ausstülpungen (Bildung von Haaren) scheint der Kern zu beeinflussen, indem er sich an die Ausstülpungsstelle anlagert. Ferner beobachtete HABERLANDT, dass diejenigen Aeste verzweigter Wurzelhaare im Wachsthum auffallend bevorzugt werden, in denen der Kern gelegen ist. Tritt der Kern aus einem Zweige in einen anderen ein, so bleibt der erstere im Wachsthum zurück, während sich der letztere bedeutend verlängert. — Bei diesen Vorgängen ist der Einfluss des Kerns nicht zu verkennen.

Weniger klar zu Tage liegend sind die Beziehungen, welche der Kern zur Bildung der Stärke haben soll. Ueber diesen Punkt sind besonders von SCHIMPER (141) Untersuchungen angestellt worden. Danach entstehen (bei Florideen) die Stärkekörner in der nächsten Umgebung des Kerns, oder es häufen sich Chlorophyllkörner und Stärkebildner ganz in der Nähe des Kernes auf. Auf ähnliche Beziehungen des Kerns zur Stärkebildung schliesst PRINGSHEIM (140), indem er findet, dass (bei Spirogyra) die vom Zellkern abgehenden Plasmafäden sich an die Amylumherde der Chlorophyllbänder ansetzen. Dass nach FROMMANN (136) sogar im Innern der Kerne Stärke gebildet werden soll, wurde bereits früher in anderem Zusammenhang erwähnt (vgl. S. 120).

Uebrigens kann nach den Beobachtungen von KLEBS (138) die Bildung von Stärke auch beim Fehlen des Kernes vor sich gehen. KLEBS stellte diese Thatsache experimentell fest, indem er Zygema-Fäden durch Einwirkung von Zuckerlösung in einzelne Theilstücke zerlegte. Unter diesen waren auch solche, welche keine Kernsubstanz enthielten. An ihnen konnte nachgewiesen werden, dass sie unter Einfluss des Lichtes assimilirten, d. h. Kohlensäure verarbeiteten und Stärke producirt. Dieses Ergebniss erinnert an die von GRUBER gemachte Wahrnehmung, dass kernlose Theilstücke von *Actinophrys sol* sich in Bezug auf Ernährung und Abscheidung wie normale Individuen verhalten. KLEBS weist selbst darauf hin, dass wohl die Bedeutung des Kerns in verschiedenen Zellen eine verschiedenartige sei, und dass er vielleicht in den einen Zellen Processen vorstehe, welche er in den anderen nicht beeinflusst.

Die von KLEBS angestellten Versuche ergaben noch nach anderer Richtung interessante Resultate, indem sie zeigten, dass gewisse Bil-

dungsvorgänge doch von dem Vorhandensein des Kerns abhängen. Von den membranlosen Theilstücken der Zygema-Fäden bildeten nur diejenigen eine Membran, welche einen Kern besaßen. Ausserdem zeigten nur solche Theilstücke ein Längenwachsthum. Die kernlosen Stücke lebten zwar fort und assimilirten, blieben aber kugelförmig und ohne Membran.

Besonders überzeugend bezüglich der Bedeutung des Kernes für die Membranbildung ist ein Versuch, welchen KLEBS mit folgenden Worten schildert: „Die Abhängigkeit der Zellhautbildung von dem Vorhandensein des Zellkernes ging auch sehr klar aus jenen Fällen hervor, in denen bei der Plasmolyse der Protoplastkörper sich nicht vollständig in zwei Hälften durchgeschnürt hatte, dieselben vielmehr durch ein schmales kurzes Verbindungsstück im Zusammenhange blieben. So wie ein solches vorhanden ist, bildete sich auch um die kernlose Hälfte genau ebenso Zellhaut wie um die kernhaltige, und beide wurden an dem Isthmus auch durch Zellhaut verbunden“.

Den KLEBS'schen Versuchen waren schon diejenigen von NUSSBAUM (93) und GRUBER (48) vorangegangen, welche sich mit dem Nachweis des Kerneinflusses bei der Regeneration verlorener Körpertheile beschäftigen. Die Untersuchungen beziehen sich auf Protozoen (Infusorien und Amöben). Die Infusorien (GRUBER wählte zu diesem Versuch den grossen *Stentor coeruleus*) wurden zerschnitten, und an den Theilstücken wurde festgestellt, ob sie Theile des Kernes enthielten oder nicht. Im ersteren Falle regenerirten sich die Theilstücke vollständig zu einem neuen Thier, im letzteren Falle waren sie dazu nicht im Stande, lebten wohl noch einige Zeit, gingen aber dann zu Grunde. Es ergab sich aus diesen Versuchen, dass das Regenerationsvermögen dieser einzelligen Thiere an das Vorhandensein von Kernsubstanz gebunden ist. Nur dann erfolgt nach GRUBER bei Abwesenheit von Kernsubstanz eine Regeneration bis zu einem gewissen Grade, wenn die neuzubildenden Theile bereits vor Verletzung des Thieres (also noch unter dem Einfluss des Kernes) angelegt waren. Der schon begonnene Bildungsprocess scheint sich im letzteren Falle fortsetzen zu können, auch ohne Vorhandensein eines Kernes.

Bei der künstlichen Theilung einer *Amoeba proteus*, welche von GRUBER in ein kernhaltiges und ein kernloses Stück zerlegt wurde, ergab sich, dass hier das Fehlen des Kernes auch auf die Bewegungsfähigkeit des Theilstückes von Einfluss war. Während das kernhaltige Stück fortfuhr, Pseudopodien auszusenden und sich in der gewöhnlichen Weise zu bewegen, zog sich das kernlose Stück zu einer Kugel zusam-

men und starb nach einiger Zeit ab. Die Amöbe verhielt sich also in Bezug hierauf anders als das früher von GRUBER untersuchte Heliozoon. Dasselbe behielt, wie wir hörten, die Fähigkeit der Bewegung und Nahrungsaufnahme bei, als es den Kern verloren hatte.

VERWORN (122) stellte Regenerationsversuche an *Polystomella* an, indem er Theile der Schale entfernte. Die Resultate bestätigten durchaus die von NUSSBAUM und GRUBER gewonnenen Ergebnisse. Alle kernlosen Theilstücke wiesen nach Wochen noch nicht die geringste Spur von Neubildungen auf; dagegen bildeten diejenigen Stücke, welche Kernsubstanz enthielten, alsbald nach ihrer Verletzung neue Kalkabscheidungen und suchten ihre Schale wieder zu ergänzen. Dass kernlose Stücke von *Polystomella* dennoch der Nahrungsaufnahme obliegen können, weist darauf hin, dass in diesem Falle die Bedeutung des Kernes vor allem in seiner Beziehung zur Secretion (Schalenabscheidung) zu suchen ist, abgesehen von seiner immer sehr wahrscheinlichen Antheilnahme an der Zellvermehrung.

Entgegen der wohl von GRUBER am entschiedensten vertretenen Auffassung, dass der Kern bei der Regeneration von hoher Bedeutung und für die völlige Neubildung verloren gegangener Körpertheile sogar unumgänglich nöthig sei, äussert neuerdings WHITMAN (131a) die Ansicht, dass aus den von den verschiedenen Forschern und besonders von GRUBER angestellten Versuchen auf eine so wichtige Bedeutung des Kernes nicht geschlossen werden könne. In seinen Ausführungen, die sich auch auf die Vorgänge der Zelltheilung erstrecken, ist WHITMAN eher geneigt, dem Zellplasma eine wichtigere Rolle bei den Verrichtungen der Zelle zuzuschreiben. Er stützt sich dabei besonders auf den GRUBER'schen Versuch, bei welchem eine Regeneration des Infusorienkörpers auch dann eintrat, wenn bei Abwesenheit von Kernsubstanz die neu zu bildenden Theile schon vorher angelegt waren. GRUBER erklärte diese Erscheinung dadurch, dass die unter dem Einfluss des Kernes begonnenen Bildungsvorgänge auch dann ihren Fortgang nehmen, wenn der Kern nicht mehr vorhanden ist. WHITMAN hält es nicht für bewiesen, dass der Kern überhaupt den Anstoss zu jenen Bildungen gegeben habe. — Während WHITMAN diesem einen Versuche so grosse Bedeutung beilegt, unterschätzt er die anderen, welche zeigten, dass diejenigen kernlosen Stücke immer zu Grunde gingen, bei denen nicht schon die Anlage der neu zu bildenden Theile vorhanden war. In Bezug auf diese Versuche ist WHITMAN der Ansicht, dass man ihnen Beweiskraft in dem GRUBER'schen Sinne deshalb nicht zuschreiben könne, weil der verletzte Organismus eben nicht

mehr in normaler Weise functionire. Kern und Zellplasma bilden zusammen eine physiologische Einheit, welcher Einheit die formative und regenerative Kraft zukommt. Diese verschwindet mit dem Moment, wenn die Einheit gestört ist, d. h. wenn eine der beiden Componenten entfernt wurde. Letzteres ist einfach unrichtig, wie die schon besprochenen Regenerationsversuche an Algen und Protozoen zeigen. Die Theilstücke regeneriren sich, wenn sie kernhaltig sind, und sie können noch gewissen Lebensverrichtungen obliegen, auch wenn sie kernlos sind. Ja, sie sind im letzteren Falle unter den vorerwähnten Umständen sogar regenerationsfähig.

Was die Annahme einer physiologischen Einheit betrifft, so scheint es mir gar nicht nöthig, diese besonders hervorzuheben, da die citirten Forscher Aehnliches als selbstverständlich angenommen haben dürften. Dass Kern- und Zellplasma nicht jedes für sich, sondern beide in ihrer Verbindung wirken, liegt auf der Hand. Wenn durch die Experimentatoren der Kern ausgeschlossen und der Versuch gemacht wurde, inwieweit die Zelle auch ohne ihn auszukommen vermochte, so galt es, nachzuweisen, welcher Grad der Bedeutung jedem der einzelnen Theile zukäme. Regeneriren sich die kernhaltigen Theilstücke und thun dies die kernlosen nicht, so ist damit nicht nur gezeigt, wie WHITMAN meint, dass das Zusammenwirken beider Elemente (Kern- und Zellplasma) zur Regeneration nöthig ist, sondern es ist auch bewiesen, dass das eine der beiden Elemente nicht genügt und das andere hinzukommen muss, um die Regeneration zu ermöglichen. Es ist also auch die Erforderlichkeit des letzteren, in unserem Falle diejenige des Kernes, dargethan.

Entsprechend seiner Auffassung legt WHITMAN dem schon weiter oben besprochenen Versuche GRUBER's an *Actinophrys* eine besonders wichtige Bedeutung bei. Bei *Actinophrys* liegen nach GRUBER kernlose Theilstücke in unveränderter Weise den Lebensverrichtungen ob. Dieser Versuch müsse vorsichtig machen, dem Kern eine zu grosse Bedeutung für die Zelle zuzuschreiben, meint WHITMAN. Ebenso weise die Thatsache, dass es kernlose Protozoen gäbe, darauf hin, wie der Kern ursprünglich von secundärer Bedeutung gewesen sei. — Ob es nun kernlose Protozoen giebt oder nicht, sicher ist, dass wir solche als ursprünglichste Formen annehmen müssen. Doch scheint mir das Fehlen eines Kernes bei den ursprünglichsten Formen noch nicht dagegen zu sprechen, dass dem Kern höher organisirter Formen eine besonders hohe Bedeutung zukomme. Anfangs functionirte der Organismus ohne Kern; auch bei dem allmählichen Herausbilden desselben

mag er wohl noch von secundärer Bedeutung gewesen sein, wie WHITMAN es nennt. Vielleicht bieten die niederstehenden Formen, wie *Actinophrys*, noch ein Beispiel dafür. Ich wies schon weiter oben darauf hin, wie sich die wichtige Bedeutung mit der fortschreitenden Differenzirung der Zellen herausgebildet haben könnte.

Wenn WHITMAN das von GRUBER angezeigte Verhalten, nach welchem bei nahe verwandten Amöbenspecies verschiedenartig structurirte Kerne, bei weniger nahe stehenden dagegen ähnlich gebaute Kerne auftreten, als einen Beweis gegen die wichtige Bedeutung des Kernes gebrauchen will, so muss man ihm entgegenhalten, dass wir von der Bedeutung der Kernstructur noch viel zu wenig wissen, um derartige Schlüsse ziehen zu dürfen.

Nicht geneigt, dem Kern einen wesentlichen Einfluss auf die Thätigkeit der Zelle zuzuerkennen, hält WHITMAN das unveränderte Beibehalten der runden Form für ein Zeichen davon, dass von Seiten des Kernes eine Einflussnahme in bestimmter Richtung nicht erfolgt. Ich habe dagegen gezeigt, dass die Kerne gewisser Zellen in gesetzmässiger Weise ihre Form verändern, indem sie Fortsätze nach den Gegenden aussenden, wo die Hauptthätigkeit der Zelle stattfindet, offenbar in dem Bestreben, sich jenen Punkten intensiver Thätigkeit zu nähern und dort die Berührung mit dem Zellplasma zu einer innigeren zu gestalten. Gleiche Bedeutung ist der Verzweigung der Kerne, dem Schwinden ihrer Begrenzung und der Veränderung ihrer Lage in der Zelle zuzuschreiben.

Wie wir schon hörten, legt WHITMAN das Hauptgewicht auf das Zusammenwirken von Kern und Zelle. Ohne Bedenken wird man ihm Recht geben, dass dadurch die Thätigkeit der Zelle bedingt wird. Das Bestreben dieser Arbeit ging ja gerade dahin, zu zeigen, wie auch der Kern für die Thätigkeit der Zelle von Bedeutung ist. Dass es das Zellplasma ebenfalls ist, wurde als selbstverständlich vorausgesetzt, bildet es doch die eigentliche Grundlage für die Verrichtungen der Zelle. Hervorgehoben muss jedoch gegen WHITMAN werden, dass der Kern gewisse Verrichtungen der Zelle in ganz besonders auffälliger Weise beeinflusst, während andere allem Anschein nach auch ohne besondere Theilnahme des Kernes zur Ausführung gelangen.

---

### Schluss.

Im Allgemeinen erscheint der Kern als ein Theil der Zelle, der sich vom Zellplasma scharf sondert. Diese Sonderung ist aber nur eine scheinbare. In Wirklichkeit bestehen enge Beziehungen zwischen Kern und Zellplasma, sei es, dass beim Vorhandensein einer Kernmembran Diffusionsvorgänge zwischen beiden stattfinden, sei es, dass die Membran Lücken aufweist, durch welche Kern- und Zellsubstanz mit einander communiciren, oder dass eine Membran überhaupt nicht vorhanden ist und das Netzwerk des Kernes direct in dasjenige des Zellplasmas übergeht. In vielen Fällen giebt sich eine solche enge Beziehung zwischen Kern und Zellplasma dadurch zu erkennen, dass Anfangs der Kern scharf begrenzt und gegen das Zellplasma abgesetzt erscheint, später aber diese scharfe Grenze schwindet, und nunmehr ein stetiger Uebergang zwischen Kern- und Zellsubstanz stattfindet. Diese Erscheinung deutet darauf hin, dass der Kern zu verschiedenen Zeiten verschiedenartige Beziehungen zum Zellplasma hat. Zu gewissen Zeiten sind sie enger als zu anderen, und es ist kein Zweifel, dass dies mit den Verrichtungen der Zelle zusammenhängt, an denen sich der Kern betheiligt.

Die Herstellung einer innigeren Verbindung zwischen Kern- und Zellplasma durch Wegschaffung der einengenden Grenze scheint in manchen Fällen nicht zu genügen, um die Einwirkung des Kernes intensiv genug werden zu lassen. Wir sehen, wie der Kern seine Lage verändert und sich nach den Punkten hinbiegt, wo die Thätigkeit der Zelle am stärksten ist, oder wie er nach dieser Richtung Fortsätze ausstreckt, wodurch er sich ebenfalls dem Herd der Zellthätigkeit nähert und zugleich durch Vergrößerung seiner Oberfläche eine innigere Berührung zwischen sich und dem Zellplasma herstellt. Die Gestaltveränderung, welche übrigens auch den ganzen Umfang des Kernes betreffen kann, ist eine zeitweise, nur auf die Perioden intensiver Zellthätigkeit beschränkte oder eine bleibende, und dann sieht man, wie der Kern sich in vielfacher Verzweigung durch die ganze Zelle erstreckt. Dadurch wird seine Berührungsfläche mit dem Zellplasma nicht nur eine ausserordentlich grosse, sondern er tritt auch mit den entlegenen Punkten der Zelle in directe Communication. Die vom Kern gebildeten Fortsätze sind zumeist nicht scharf begrenzt, sondern verschwimmen gegen das umgebende Zellplasma, wodurch eine noch innigere Verbindung mit dem Zellplasma gegeben ist. — Mit der Gestaltveränderung der Kerne geht eine Umgestaltung ihrer Structur

Hand in Hand, die nicht anders als zur Thätigkeit der Zelle in Beziehung stehend aufgefasst werden kann, zumal da sie verschiedenen Thätigkeitszuständen der Zelle entspricht. Strukturveränderungen macht auch der regelmässig begrenzte Kern in den verschiedenen Phasen des Zellenlebens durch.

Der Kern betheiligt sich an der Thätigkeit der Zelle, das ist nicht zu bezweifeln, aber seine Theilnahme scheint nicht bei jeder Verrichtung der Zelle nöthig zu sein, wie aus den von verschiedenen Forschern vorgenommenen Versuchen hervorgeht, bei welchen kernlose Theilstücke von Zellen isolirt wurden. Diese Theilstücke vermochten gewisse Verrichtungen noch auszuführen, z. B. bleibt kernlosen Theilen von Algenzellen die Fähigkeit der Assimilation. Dagegen waren sie nicht fähig, eine neue Zellhaut zu bilden. Kernlose Theilstücke von Infusorien sind nicht im Stande, die verloren gegangenen Theile zu ersetzen, während dies bei kernhaltigen Stücken mit Leichtigkeit geschieht. Wie dort die Neubildung der Membran ist hier die Thätigkeit der Regeneration an das Vorhandensein des Kernes gebunden. Also auch bei der Neubildung verloren gegangener Körperteile ist der Kern betheiligt und giebt sich dadurch als ein höchst wichtiger Bestandtheil der Zelle zu erkennen.

---

### Literaturverzeichniss.

#### Arbeiten auf zoologischem Gebiete.

1. ALTMANN, R., Die Genese der Zelle, in: Beiträge zur Physiologie, C. LUDWIG zu seinem 70. Geburtstage gewidmet von seinen Schülern, Leipzig 1887.

2. ARNOLD, J., Ueber Theilungsvorgänge an den Wanderzellen, ihre progressiven und regressiven Metamorphosen, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 30, 1887.

3. AUERBACH, L., Organologische Studien. Zur Charakteristik und Lebensgeschichte der Zellkerne, Breslau 1874.

4. AYERS, H., On the development of *Oecanthus niveus* and its parasite, *Teleas*, in: Mem. Boston Society of Nat. history, Vol. 3, 1884.

5. BALBIANI, E. G., Sur les mouvements qui se manifestent dans la tache germinative chez quelques animaux, in: Gazette médicale de Paris, 1865.

6. Derselbe, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles, in: Zool. Anzeiger, Bd. 6, 1883.

7. Derselbe, Sur la structure du noyau des cellules salivaires chez les larves de Chironomus, in: Zool. Anzeiger, Bd. 4, 1881.

8. BAMBEKE, CH. VAN, Contributions à l'histoire de la constitution de l'œuf. I. Rapport médiat de la vésicule germinative avec la périphérie du vitellus, in: Arch. de Biologie, T. 4, 1883.

9. BAUM, H., Zur Lehre von der Structur und Physiologie der Leberzellen, in: Bericht über das Veterinärwesen im Kgr. Sachsen für das Jahr 1884, Bd. 29, Dresden 1885.

10. Derselbe, Die morphologisch-histologischen Veränderungen in den ruhenden und thätigen Leberzellen, in: Deutsche Zeitschr. f. Thiermedizin u. vergl. Pathologie, Bd. 12, 1886.

11. BENEDEK, E. VAN, Contributions à l'histoire de la vésicule germinative et du premier noyau embryonnaire, in: Bull. Acad. Royale Sc. (2<sup>e</sup> sér.) T. 41, 1876.

12. Derselbe, Recherches sur l'embryologie des mammifères. La formation des feuilletts chez le lapin, in: Arch. de Biologie, T. 1, 1880.

13. BERTKAU, Ph., Ueber den Generationsapparat der Araneiden, in: Arch. f. Naturg., Jahrg. 41, Bd. 1, 1875.

14. BISCHOFF, Th., Entwicklungsgeschichte des Kanincheneies, Braunschweig 1842.

15. BLOCHMANN, F., Ueber eine Metamorphose der Kerne in den Ovarialeiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen, in: Verhandl. Naturhist.-med. Ver. Heidelberg, N. F. Bd. 3, 1884.

16. Derselbe, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, in: Festschrift Naturhist.-med. Ver. Heidelberg zum Jubiläum der Univ. 1886.

17. Derselbe, Ueber das regelmässige Vorkommen von bacterienähnlichen Gebilden in den Geweben und Eiern verschiedener Insecten, in: Zeitschr. f. Biologie, Bd. 24, N. F. 6, 1887.

18. BRANDT, ALEX., Ueber das Ei und seine Bildungsstätte. Ein vergleichend-morphologischer Versuch mit Zugrundelegung des Insecteneies, Leipzig 1878.

19. BRASS, A., Biologische Studien. Die Organisation der thierischen Zelle. Halle 1883.

20. BROCK, J., Beiträge zur Anatomie und Histologie der Geschlechtsorgane der Knochenfische, in: Morph. Jahrb., Bd. 4, 1878.

21. Derselbe, Die Entwicklung des Geschlechtsapparates der stylomatophoren Pulmonaten nebst Bemerkungen über die Anatomie und Entwicklung einiger anderer Organsysteme, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 44, 1886.

22. BÜTSCHLI, O., Beiträge zur Kenntniss der freilebenden Nematoden, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 36, 1873.

23. CARNOY, J. B., La biologie cellulaire. Etude comparée de la cellule dans les deux règnes, 1884.
24. CARUS, V., Ueber die Entwicklung des Spinneneies, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 2, 1850.
25. CLAUS, C., Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.
26. Derselbe, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung von Branchipus und Artemia, nebst vergleichenden Bemerkungen über andere Phyllopoden, in: Arbeiten Zool. Inst. Wien, Bd. 6, 1886.
27. Derselbe, Untersuchungen über die Organisation u. Entwicklung der Medusen, Prag u. Leipzig 1883.
28. CRAMER, H., Bemerkungen über das Zellenleben in der Entwicklung des Froscheies, in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1848.
29. EIMER, TH., Untersuchungen über das Ei der Reptilien, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 8, 1872.
30. Derselbe, Ueber amöboide Bewegungen des Kernkörperchens, ebenda, Bd. 11, 1875.
31. EBNER, V. v., Zur Spermatogenese bei den Säugethieren, ebenda, Bd. 31, 1888.
32. ELLENBERGER, Beitrag zur Lehre von den Kernkörperchen, in: Arch. f. wiss. u. pract. Thierheilkunde, Bd. 12, 1886.
33. ELLENBERGER u. BAUM, Ueber die Erforschung der Localwirkungen der Arzneimittel durch das Mikroskop, über ruhende und thätige Leberzellen und über die Remedia hepatica etc., ebenda, Bd. 13, 1887.
34. FIEDLER, K., Ueber Ei- und Samenbildung bei Spongilla fluviatilis, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 47, 1888.
35. FLEMMING, W., Studien in der Entwicklungsgeschichte der Najaden, in: Sitz.-Ber. k. k. Acad. Wiss., 3. Abth. Bd. 71, 1875.
36. Derselbe, Zellsubstanz, Kern und Zelltheilung, Leipzig 1882.
37. Derselbe, Neue Beiträge zur Kenntniss der Zelltheilung, in: Arch. f. mikr. Anatomie, Bd. 29, 1887.
- 38a. FOL, Die erste Entwicklung des Geryonideeneies, in: Jenaische Zeitschr., Bd. 7, 1872/1873.
- 38b. Derselbe, Sur l'œuf et ses enveloppes chez les Tuniciers, in: Recueil Zool. Suisse, T. 1, 1883.
39. FROMMANN, C., Untersuchungen über Structur, Lebenserscheinungen thierischer und pflanzlicher Zellen, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw., Bd. 17, 1884.
40. GAULE, J., Die Beziehungen der Cystome zu den Zellkernen, in: Arch. f. Phys. (DU BOIS-REYMOND), 1881.
41. Derselbe, Kerne, Nebenkerne und Cytozoen, in: Centralblatt f. d. medic. Wiss. 1881.
42. GÖTTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*), als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere, Leipzig 1875.
43. GRAFF, L. VON, Die Annelidengattung Spinther, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.

44. GROBBEN, C., Die Antennendrüse der Crustaceen, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 3, 1881.
45. Derselbe, Ueber die Bedeutung des Zellkerns, in: Abh. Zool.-botan. Ges. Wien, Bd. 38, 1888.
46. GRUBER, A., Ueber die Einflusslosigkeit des Kerns auf die Bewegung, die Ernährung und das Wachsthum einzelliger Thiere, in: Biol. Centralblatt, Bd. 3, 1883—84.
47. Derselbe, Biologische Studien an Protozoen, ebenda, Bd. 9, 1888.
48. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen, in: Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg i. Br., Bd. 1, 1886.
49. HEBOLD, O., Ein Beitrag zur Lehre von der Secretion und Regeneration der Schleimzellen, Inaugural-Dissertation, Bonn 1879.
50. HEIDENHAIN, R., Physiologie der Absonderungsvorgänge, in: HERMANN's Handbuch der Physiologie, Leipzig 1883.
51. Derselbe, Beiträge zur Histologie und Physiologie der Dünndarmschleimhaut, in: PFLÜGER's Arch. f. Phys., Bd. 43, 1888.
52. HEIDER, K., Die Gattung Lernanthropus, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 2, 1879.
53. HELM, F. E., Ueber die Spinnrüden der Lepidopteren, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, 1876.
54. HENKING, H., Untersuchungen über die Entwicklung der Phalangiden, I, ebenda, Bd. 45, 1887.
55. HERMANN, F., Ueber regressive Metamorphosen des Zellkerns, in: Anat. Anzeiger, Bd. 3, 1888.
56. HERTWIG, O., Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies, in: Morphol. Jahrbuch, Bd. 1, 1876.
57. Derselbe, Weitere Beiträge zur Kenntniss der Bildung etc., ebenda, Bd. 3, 1877.
58. HERTWIG, O. u R., Die Actinien, anatomisch und histologisch mit besonderer Berücksichtigung des Nervenmuskelsystems untersucht, in: Jen. Zeitschr. f. Naturw., Bd. 13, 1879.
59. HERTWIG, R., Beiträge zu einer einheitlichen Auffassung der verschiedenen Kernformen, in: Morph. Jahrb., Bd. 2, 1876.
60. Derselbe, Ueber Podophrya gemmipara nebst Bemerkungen zum Bau und zur systematischen Stellung der Acineten, ebenda, Bd. 1, 1876.
61. HIS, W., Untersuchungen über das Ei und die Entwicklung bei Knochenfischen, 1873.
62. HOFER, B., Untersuchungen über den Bau der Speicheldrüsen und des dazu gehörenden Nervenapparates von Blatta, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 51, 1887.
63. JHERING, H. von, Zur Kenntniss der Eibildung bei den Muscheln, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 29, 1877.
64. JOLIET, L., Monographie des Méléicertes, in: Arch. Zool. exp. et gén. (2<sup>e</sup> sér.), T. 1, 1883.
65. KIDD, P., Spontaneous movements of nucleoli, in: Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 25, 1875.
66. KLEIN, E., Observations on the glandular epithelium and division of nuclei in the skin of newt, ebenda, 1879 u. Centbl. f. med. Wiss. 1879.

67. KNÜPPEL, A., Ueber Speicheldrüsen von Insecten, Inaug.-Dissert., Berlin 1887.

68. KÖLLIKER, A., Die Bedeutung der Zellenkerne für die Vorgänge der Vererbung, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 42, 1885.

69. KORSCHULT, E., Ueber die eigenthümlichen Bildungen in den Zellkernen der Speicheldrüsen von *Chironomus plumosus*, in: Zool. Anzeiger, Bd. 7, 1884.

70. Derselbe, Ueber die Bedeutung der verschiedenen Zellenelemente der Insectenvarien, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 43, 1886.

71. Derselbe, Die Bildung der Eihüllen etc., in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 51, 1887.

72. Derselbe, Ueber einige interessante Vorgänge bei der Bildung der Insecteneier, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.

73. KOWALEVSKY, A., Weitere Studien über die Entwicklung der einfachen Ascidien, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 7, 1871.

74. LAVDOWSKY, M., Mikroskopische Untersuchungen einiger Lebensvorgänge des Blutes, in: VIRCHOW'S Archiv, Bd. 96, 1884.

75. LEUCKART, R., Ueber die Micropyle und den feinern Bau der Schalenhaut bei den Insecten, in: Arch. f. Anat. u. Phys., 1855.

76. LEWASCHEW, S. W., Ueber eine eigenthümliche Veränderung der Pancreaszellen warmblütiger Thiere bei starker Absonderungsthätigkeit der Drüse, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 26, 1886.

77. LEYDIG, F., Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere, Frankfurt 1857.

78. Derselbe, Zur Anatomie von *Piscicola geometrica*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 1, 1849.

79. Derselbe, Der Eierstock und die Samentasche der Insecten. Zugleich ein Beitrag zur Lehre von der Befruchtung, in: Nova Acta Acad. Leop.-Carol., Bd. 33, 1866.

80. Derselbe, Untersuchungen zur Anatomie und Histologie der Thiere, Bonn 1883.

81. Derselbe, Zelle und Gewebe. Neue Beiträge zur Histologie des Thierkörpers, Bonn 1885.

82. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustande, in: Zool. Jahrb. Bd. 3, Abth. f. Anat. u. Ont. der Thiere, 1888.

83. Derselbe, Ueber *Argulus foliaceus*, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 33, 1889.

84. LUBBOCK, J., On the ova and pseudova of Insects, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 149, 1859.

85. LUKJANOW, S. M., Ueber eine eigenthümliche Form des Kernkörperchens, in Arch. Mikr. Anat., Bd. 32, 1888.

86. MAYER, P., Anatomie von *Pyrrhocoris apterus* L., in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1874 u. 1875.

87. Derselbe, Carcinologische Mittheilungen, in: Mittheil. Zool. Station Neapel, Bd. 1, 1878.

88. MECKEL, H., Mikrographie der Drüsenapparate einiger niederer Thiere, in: Arch. f. Anat. u. Phys. 1846.

89. MÖBIUS, K., Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht, in: Arch. f. Naturg. 1888.
90. NAGEL, W., Das menschliche Ei, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 31, 1888.
91. NISSEN, F., Ueber das Verhalten der Kerne in den Milchdrüsenzellen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 26, 1886.
92. NUSSBAUM, M., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Drüsen, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 21, 1882.
93. Derselbe, Ueber die Theilbarkeit der lebendigen Materie. I. Mittheilung. Die spontane und künstliche Theilung der Infusorien, ebenda, Bd. 26, 1886.
94. OGATA, M., Die Veränderung der Pancreaszellen bei der Secretion, in: Arch. f. Physiol. (DU BOIS-REYMOND) 1883.
95. PEREMESCHKO, Ueber die Theilung der thierischen Zellen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 16, 1879.
96. PFITZNER, W., Die Epidermis der Amphibien, in: Morph. Jahrb., Bd. 6, 1880.
97. Derselbe, Zur pathologischen Anatomie des Zellkerns, in: VIRCHOW'S Arch., Bd. 103, 1886.
98. Derselbe, Zur morphologischen Bedeutung des Zellkerns, in: Morph. Jahrb., Bd. 11, 1886.
99. Derselbe, Beiträge zur Lehre vom Bau des Zellkerns und seinen Theilungserscheinungen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 22, 1883.
100. RANSOM, Observations on the ovum of osseous fishes, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, Vol. 157, 1867.
101. RAWITZ, B., Die Fussdrüse der Opisthobranchier, in: Abhandl. K. Acad. Wiss. Berlin, 1887.
102. RETZIUS, G., Zur Kenntniss vom Bau des Zellkerns, Biologische Untersuchungen, Leipzig 1881.
103. ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées, in: Compt. Rend. Acad. Paris, T. 103.
104. SCHIEMENZ, P., Ueber das Herkommen des Futtersaftes und die Speicheldrüsen der Biene, nebst einem Anhang über das Riechorgan, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 38, 1883.
105. SCHIEFFERDECKER, P., Zur Kenntniss des Baues der Schleimdrüsen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 23, 1884.
106. SCHINDLER, E., Beiträge zur Kenntniss der MALPIGHI'schen Gefässe der Insecten, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 30, 1878.
107. SCHMIDT, C., Ueber Kernveränderung in den Secretionszellen, Inaug.-Dissertation, Breslau 1882.
108. SCHÜTZ, J., Ueber den Dotterkern, dessen Entstehung, Structur, Vorkommen und Bedeutung, Inaug.-Dissertation, Bonn 1882.
109. SCHULTZE, O., Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung des Amphibieneies, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 45, 1887.
110. Derselbe, Ueber den Einfluss des Hungers auf die Zellkerne, in: Sitz. Ber. Phys.-medicin. Ges. Würzburg, 1888.
111. SCHULZE, F. E., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung der Spongien. VII. Die Familie der Spongiden. IX. Die Familie der Plakiniden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 32 u. 34,

112. SEELIGER, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Ascidien. Eibildung und Knospung von *Clavelina lepadiformis*, in: Sitz. Ber. k. Acad. Wiss. Wien, Abth. 1, 1882.
113. SPANGENBERG, F., Zur Kenntniss von *Branchipus stagnalis*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool. Bd. 25, 1875.
114. STEIN, F., Vergleichende Anatomie und Physiologie der Insecten. I. Die weiblichen Geschlechtsorgane der Käfer. Berlin 1847.
115. STEINHAUS, J., Ueber Becherzellen im Dünndarmepithel der *Salamandra maculosa*, in: Arch. f. Phys. (DU BOIS-REYMOND) 1888.
116. STOLNIKOW, Vorgänge in den Leberzellen, insbesondere bei der Phosphorvergiftung, ebenda, 1887.
117. STRICKER, S., Betrachtungen über die Entstehung des Zellkerns, in: Sitz. Ber. k. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Classe, Bd. 75, 1877.
118. STUHLMANN, F., Die Reifung des Arthropodeneies. Nach Beobachtungen an Insecten, Spinnen, Myriopoden und Peripatus, in: Ber. Naturforsch. Gesellsch. Freiburg i. Br., Bd. 1, 1886.
119. Derselbe, Zur Kenntniss des Ovariums der Aalmutter (*Zoarces viviparus* CUV.), in: Abhandl. aus dem Gebiete der Naturw., Hamburg 1887.
120. UNGER, L., Ueber anöboide Kernbewegungen in normalen und entzündeten Geweben, in: Medicin. Jahrbücher, Wien 1878.
121. VON LA VALETTE ST. GEORGE, Ueber den Keimfleck und die Deutung der Eitheile, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 2, 1866.
122. VERWORN, M., Biologische Protisten-Studien, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.
123. VOGT, C., Ueber die Fortpflanzungsorgane einiger ectoparasitischer mariner Trematoden, ebenda, Bd. 30, Suppl. 1878.
124. Derselbe, Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte, 1842.
125. WALDEYER, W., Eierstock und Ei. Ein Beitrag zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Sexualorgane, Leipzig 1870.
126. Derselbe, Ueber Karyokinese und ihre Beziehungen zu den Befruchtungsvorgängen, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 32, 1888.
127. WEISMANN, A., Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 14, 1864.
128. Derselbe, Ueber Bau und Lebenserscheinungen von *Leptodora hyalina*, ebenda, Bd. 24, 1874.
129. Derselbe, Beiträge zur Kenntniss der ersten Entwicklungsvorgänge im Insectenei, in: Beiträge zur Anatomie und Embryologie, Festgabe für HENLE, Bonn 1882.
130. Derselbe, Die Entstehung der Sexualzellen bei den Hydromedusen. Zugleich ein Beitrag zur Kenntniss des Baues und der Lebenserscheinungen dieser Gruppe, Jena 1883.
- 131 a. WHITMAN, C. O., The seat of formative and regenerative energy, in: Journ. of Morphology, Vol. 2, 1888.
- 131 b. WIELOWIEJSKI, H., Ueber den Bau der Insectenovarien, Krakau 1856. Vorläufige Mittheilungen in: Zool. Anzeiger, Bd. 8 u. 9, 1885 u. 1886.

132. WILL, L., Ueber die Entstehung des Dotters und der Epithelzellen bei den Amphibien und Insecten, in: Zool. Anzeiger, Bd. 7, 1884.

133. Derselbe, Bildungsgeschichte und morphologischer Werth des Eies von *Nepa cinerea* und *Notonecta glauca*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

134. Derselbe, Oogenetische Studien. I. Die Entstehung des Eies von *Colymbetes fuscus* L., ebenda, Bd. 43, 1886.

135. ZADDACH, G., Untersuchungen über die Entwicklung und den Bau der Gliederthiere. I. Die Entwicklung des Phryganideneies, Berlin 1854.

#### Arbeiten auf botanischem Gebiet.

136. FROMMANN, C., Ueber Beschaffenheit und Umwandlungen der Membran, des Protoplasmas und des Kerns der Pflanzenzellen, in: Jenaische Zeitschr., Bd. 22, 1888.

137. HABERLANDT, G., Ueber die Beziehungen zwischen Function und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen, Jena 1887.

138. KLEBS, G., Ueber den Einfluss des Kerns in der Zelle, in: Biol. Centralblatt, Bd. 7, 1887.

139. MEUNIER, A., Le nucléole de *Spirogyra*, in: La Cellule, Recueil de Cytologie et d'Histologie générale, T. 3, 1886.

140. PRINGSHEIM, Ueber Lichtwirkung und Chlorophyllfunction in der Pflanze, in: Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 12.

141. SCHIMPER, Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde, ebenda, Bd. 16.

142. SCHMITZ, Untersuchungen über die Structur des Protoplasmas und der Zellkerne der Pflanzenzellen, in: Sitz. Ber. Niederrhein. Gesellsch. Natur- u. Heilkunde Bonn, 1880.

143. SCHWARZ, F., Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des pflanzlichen Zellkerns nach der Theilung, in: COHN's Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 4, Breslau 1885.

144. Derselbe, Die morphologische und chemische Zusammensetzung des Protoplasmas, Breslau 1887.

145. STRASBURGER, E., Zellbildung und Zelltheilung, 3. Auflage, Jena 1880.

146. Derselbe, Die Controversen der indirecten Kerntheilung, in: Arch. Mikr. Anat., Bd. 23, 1884.

147. Derselbe, Ueber Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche, nebst einem Anhang über Befruchtung, Jena 1888.

148. ZACHARIAS, E., Ueber den Zellkern, in: Botan. Zeitung, Bd. 40, 1882.

149. Derselbe, Ueber STRASBURGER's Schrift „Kern- und Zelltheilung im Pflanzenreiche“, ebenda 1888.

### Tafelerklärung.

Alle Figuren, bei denen die Vergrößerung angegeben ist, wurden mit dem Zeichenapparat entworfen. Wo dies nicht der Fall ist und es sich um das lebende Object handelt, machte sich eine möglichst rasche Ausführung der Zeichnung nöthig, um den bald eintretenden Veränderungen des Objects zuvorzukommen. Daher fehlen in diesem Falle die genaueren Maasse. Uebrigens ergeben sich die ungefähren Grössenverhältnisse der betreffenden Figuren zumeist aus der Vergleichung mit den übrigen nach denselben Objecten angefertigten Zeichnungen.

Buchstabenbezeichnungen, die für alle Figuren gelten:

<i>Ef</i>	= Eifach,
<i>Ep</i>	= Epithel der Eifächer,
<i>Ez</i>	= Eizelle,
<i>K</i>	= Zellkern,
<i>Kf</i>	= Keimfach,
<i>Kz</i>	= Keimzelle,
<i>Nf</i>	= Nährfach,
<i>Nz</i>	= Nährzelle.

Die übrigen Buchstabenbezeichnungen finden sich bei Erklärung der betreffenden Figuren angegeben.

#### Tafel I.

##### Fig. 1—25. *Dytiscus marginalis* L.

Alle Zeichnungen dieser Tafel, mit Ausnahme von Fig. 16, sind nach dem frischen Object angefertigt.

Fig. 1. Theil einer Eiröhre. Die dunklen Stellen in den Eifächern entsprechen den hier sehr dichten Anlagerungen von Körnchen, welche den Nährzellen entstammen. Vergr. 54fach.

Fig. 2. Theil einer Eiröhre. Anlagerung von Körnchen an den bisquitförmigen, bezw. eingebuchteten Keimbläschen. Vergr. 54fach.

Fig. 3. Zwei Eifächer mit Nährfächern. Die Absonderung von Körnchen geht ausnahmsweise von den hinteren Nährfächern aus.

Fig. 4. Eifach mit einem Theil des vorderen und hinteren Nährfachs. Körnchenausscheidung in den Nährzellen und Anhäufung im Eifach.

Fig. 5—7. Jüngere Eifächer. Einige mit Theilen des davor gelegenen Nährfachs. Die Körnchen ziehen von dem letzteren nach dem Keimbläschen hin.

Fig. 8. Zwei Eifächer mit zwischenliegendem Nährfach. Körnchenausscheidung in letzterem und Beziehung derselben zum Keimbläschen. Vergr. 145fach.

Fig. 9—13. Eifächer mit verschieden geformten Keimbläschen und wechselnder Anlagerung von Körnchen. Fig. 9 Vergr. 54fach.

Fig. 14. Junges Eifach mit zugehörigem Nährfach, in dem eine reichliche Körnchenausscheidung stattfindet.

Fig. 15 u. 16. Eifacher von verschiedenem Alter. Fig. 15 nach dem frischen Object, Fig. 16 nach dem mit Bismarckblau gefärbten Längsschnitt gezeichnet. Vergr. der Fig. 16 195fach.

Fig. 17. Keimbläschen mit umlagernder Körnchenzone. Vergr. 116.

Fig. 18. Ein Eifollikel mit dem vorhergehenden und nachfolgenden Nährfach, in denen beiden eine reichliche Körnchenausscheidung stattfindet. Vergr. 72fach.

Fig. 19. Keimbläschen mit umlagernder Körnchenzone.

Fig. 20. Zwei Eifollikel mit zwischenliegendem Nährfach. In dem nur zum Theil gezeichneten oberen Nährfach findet eine reichliche Körnchenausscheidung statt. Die beiden Keimbläschen senden Fortsätze aus, das eine nach vorn, das andere nach hinten, beide aber nach der Richtung der Körnchenanhäufungen.

Fig. 21 u. 22. Keimbläschen aus demselben Ovarium, die gleiche Erscheinung zeigend wie die Keimbläschen der vorhergehenden Figur.

Fig. 23. Eifollikel mit einem bisquitförmigen, eigenthümlich umlagerten Keimbläschen. Vergr. 116fach.

Fig. 24. Eizelle aus dem Ovarium, nach welchem Fig. 20—22 angefertigt wurden.

Fig. 25. Eifollikel, dessen Keimbläschen an der einen Seite eingebuchtet erscheint. Vergr. 116fach.

## Tafel II.

Fig. 26 u. 27. Zwei Eierstockseier von *Rana esculenta* L., welche die Umlagerung der Keimbläschen mit Körnchen zeigen. Beide Zeichnungen sind von Herrn Geheimrath LEYDIG ausgeführt und wurden mir durch dessen Güte überlassen.

### Fig. 28—52. *Dytiscus marginalis* L.

Fig. 28. Theil eines Längsschnittes der Eiröhre aus der Gegend, wo sich dieselbe zum Keimfach erweitert.  $Ez_1$ — $Ez_6$  junge Eizellen, deren Aufeinanderfolge im Alter durch die beigetzten Zahlen bestimmt ist. Ablagerung von Körnchen in den Nähr- und Eifächern. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 200fach.

Fig. 29—32. Eier von *Dytiscus*, welche den Längsschnitten von Eiröhren entnommen wurden. Die Eizellen befinden sich in verschiedenen Stadien der Ausbildung. Die Keimbläschen zeigen verschiedentliche Formveränderungen und Umlagerung mit Nährsubstanz. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 200fach.

Fig. 33 a. Eifach, dessen Keimbläschen amöboide Fortsätze ausendet. Aus Längsschnitten des Ovariums. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 116fach.

Fig. 33 b. Theil eines Eies, welches ähnliche Verhältnisse zeigt wie das vorhergehende. Längsschnitt. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 200fach.

Fig. 34—39. Eier und Keimbläschen von *Dytiscus* in verschiedenen Bildungszuständen. Aus Längsschnitten des Ovariums. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Fig. 34—36 Vergr. 200fach. Fig. 37 u. 38 Vergr. 116fach, Fig. 39 Vergr. 162fach.

Fig. 40 u. 41. Zwei Nährzellen von *Dytiscus* mit Körnchenausscheidung im Protoplasma. Aus Längsschnitten des Ovariums. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 195fach.

Fig. 42 u. 43. Jüngere Eizellen. Aus Längsschnitten des Ovariums. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 200fach.

Fig. 44—52. Eifächer, Nährzellen und Eizellen von *Dytiscus*, nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 44. Keimbläschen mit umgebendem Eiplasma und angelagerten Körnchen der Nährsubstanz.

Fig. 45—47. Eifächer mit Nährzellen, in denen eine Ausscheidung und Anhäufung körniger Nährsubstanz stattfindet. In der Nähe der Keimbläschen dieser, sowie auch der vorhergehenden und folgenden Figuren finden sich grössere Zusammenballungen der Nährsubstanz.

Fig. 48—50. Keimbläschen mit umgebendem Eiplasma und angelagerten Körnchen der Nährsubstanz.

Fig. 51. Eifach mit zwei Nährzellen aus dem vorhergehenden Nährfach.

Fig. 52. Zwei Nährzellen, in denen eine intensive Ausscheidung körniger Nährsubstanz stattgefunden hat.

### Fig. 53 u. 54. *Locusta viridissima* L.

Fig. 53. Eifollikel und zwei jüngere Eizellen. Sowohl in den jüngeren Eizellen wie in der älteren, hier zum Theil dem Keimbläschen anliegend, finden sich helle Körnchen von grösserem oder geringerem Umfang. Nach dem frischen Object gezeichnet. Vergr. 200fach.

Fig. 54. Keimbläschen mit umgebendem Plasma und anliegenden Körnchen. Dieses Keimbläschen gehört einem sehr jungen Ei an, dem ersten, welches, auf das Keimfach folgend, die ganze Breite der Eiröhre einnimmt.

### Tafel III.

#### Fig. 55—66. *Dytiscus marginalis* L.

Theile von Längsschnitten der Eiröhren. Sublimat, Borax-Carmin, Lyoner Blau. Die grösseren Partikel der von den Nährzellen abgetrennten Substanz haben eine blau-grünliche Färbung angenommen.

Fig. 55 u. 56. Zwei Eifächer mit Zellen der beiden anstossenden Nährfächer. Vergr. 90fach.

Fig. 57. Eifach mit Nährzellen. Vergr. 90fach.

Fig. 57 a u. b. Nährzellen. Vergr. 90fach.

Fig. 58. Theil eines Eifachs. Vergr. 90fach.

Fig. 59. Vorderer Theil des Keimbläschens mit umgebendem Eiplasma aus demselben Eifach. An dem Keimbläschen erkennt man zwei Ballen von Nährsubstanz, welche dessen Rand einbuchten. Vergr. 162fach.

Fig. 60. Eifollikel. Vergr. 116fach.

Fig. 61 u. 62. Keimbläschen mit umgebendem Eiplasma und Anlagerung von kleineren Körnchen und grösseren Ballen, ähnlich wie in der vorhergehenden und folgenden Figur. Vergr. 200fach.

Fig. 63. Eifach mit Nährzellen. Vergr. 116fach.

Fig. 64. Keimbläschen mit umgebendem Eiplasma. *Kr* Krystall. Vergr. 90fach.

Fig. 65 u. 66. Nährzellen mit eingelagerten Körnern und Ballen von Nährsubstanz. *Kr* Krystall. Vergr. 116fach.

#### Tafel IV.

Fig. 67—172. Eier von *Spinther miniaceus* GRUBE in verschiedenen Stufen der Ausbildung. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 67. Ei mit sternförmig gebildetem Kern.

Fig. 68. Ei mit amöboidem Kern.

Fig. 69 u. 70. Jüngere Eier, an denen die Kernmembran nicht deutlich hervortritt.

Fig. 71 a—c. Ein Ei, zu verschiedenen, aber rasch aufeinanderfolgenden Zeitpunkten gezeichnet, um die Veränderungen des amöboid beweglichen Kernes zu zeigen. Vergr. 300fach.

Fig. 72 a u. b. a Ein Ei, dessen Kern nach einer Seite hin Fortsätze bildet. b Der Kern desselben Eies mit umgebendem Eiplasma; kurze Zeit später gezeichnet. Vergr. 500fach.

Fig. 73—78. Eier von *Antedon rosacea* NORM. in verschiedenen Stufen der Ausbildung.

Fig. 73. Ei mit amöboidem Kern. Vergr. 200fach.

Fig. 74 u. 75. Jüngere Eier mit amöboiden Kernen. Fig. 74 Vergr. 200fach, Fig. 75 Vergr. 300fach.

Fig. 76. Ein etwas älteres Ei, welches um den nicht mehr amöboiden Kern eine strahlige Structur des Plasmas zeigt. Vergr. 300fach.

Fig. 77. Ein Ei mit besonders umfangreichem Kern. Vergr. 200fach.

Fig. 78. Ein sehr junges Ei mit unregelmässig gestaltetem Kern. Vergr. 840fach.

Fig. 79—85. Keimbläschen von *Epeira diademata* CL. aus Eiern von verschiedenen Stadien der Ausbildung.

Fig. 86. Junge Eizelle von *Epeira diademata* CL.

Fig. 87. Junge Eizelle von *Dolomedes fimbriatus* CL. Vergr. 355fach.

Fig. 88—93. Keimbläschen von *Dolomedes fimbriatus* CL. aus Eiern von verschiedenen Stadien der Ausbildung. Vergr. 355fach.

Fig. 94. Junges Ei von *Ciona intestinalis* FLEM.

Fig. 95. Schnitt durch das Nährfach der Eiröhre von *Forficula auricularia* L. Man erkennt den verzweigten Kern der Nährzelle. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 200fach.

Fig. 96. Längsschnitt durch den Eifollikel und das zugehörige Nährfach von *Forficula auricularia* L.  $K_1$  Keimbläschen. Sublimat, Hämatoxylin. Vergr. 200fach.

Fig. 97 u. 98. Längsschnitte durch das Keimfach und das darauf folgende Nährfach und Eifach von *Forficula aur.* In verschiedenen Stadien der Ausbildung. Das Keimfach (*Kf*) ist mit Keimzellen (*Kz*) und künftigen Epithelzellen erfüllt. *K*<sub>1</sub> Kerne der Eizellen. Sublimat, Hämatoxylin. Vergr. 200fach.

Fig. 99. Längsschnitt durch das Keimfach von *Forficula aur.* *K*<sub>1</sub> Keimzellkern, der sich durch seine Structur schon als künftiger Eizellkern zu erkennen giebt. Sublimat, Pierocarmin, Hämatoxylin. Vergr. 300fach.

Fig. 100. Vorderer Theil der Eiröhre von *Forficula aur.*, das Keimfach und die beiden folgenden Nähr- und Eifächer darstellend. *K*<sub>1</sub> Kerne der Eizellen. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 101. Längsschnitt des vorderen Theils der Eiröhre von *Forficula aur.*, das Keimfach und drei aufeinanderfolgende Nähr- und Eifächer darstellend. *K*<sub>1</sub> Kerne der Eizellen. Sublimat, Pierocarmin, Hämatoxylin. Vergr. 144fach.

Fig. 102. Nähr- und Eifach von *Forficula aur.* Nach dem frischen Object gezeichnet. *K*<sub>1</sub> Kern der Eizelle.

Fig. 103. Längsschnitt durch ein Ei- und Nährfach von *Musca vomitoria* L. *K*<sub>1</sub> Kern der Eizelle. Sublimat, Pierocarmin, Hämatoxylin. Vergr. 355fach.

Fig. 104 u. 105. Theile von Längsschnitten der Eiröhren von *Bombus terrestris* L. Die Schnitte stellen die Gegend der Eiröhre dar, wo Ei- und Nährfach zusammenstossen. *K*<sub>1</sub> Kern der Eizelle; *Kc* Kerne im Eidotter. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 162fach.

Fig. 106 u. 107. Theile der Eiröhren von *Nepa cinerica* L., um die Lagerung der Keimbläschen zu zeigen. Nach dem frischen Object gezeichnet. Das Epithel ist schematisch eingezeichnet.

Fig. 108 u. 109. Theile der Eiröhren von *Notonecta glauca* L., um die Lagerung der Keimbläschen zu zeigen. Nach dem frischen Object gezeichnet. Das Epithel ist schematisch eingezeichnet.

Fig. 110. Eifach von *Dytiscus marginalis* L. mit wandständigem Keimbläschen. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 116fach.

#### Tafel V.

Fig. 111—117. Schnitte durch Eier von *Spongelia pallescens* var. *elastica* F. E. SCHULZE. Alcohol, Hämatoxylin.

Fig. 111. Eizelle mit dem umgebenden Follikel (*F*), von dem sich das Ei infolge der Contraction (Reagentieneinwirkung) etwas zurückgezogen hat. Vergr. 71fach.

Fig. 112. Kern mit umgebendem Dotter von demselben Ei. Vergr. 195fach.

Fig. 113. Kern mit umgebendem Dotter von einer älteren Eizelle.

Fig. 114 u. 115. Aeltere Eizellen mit Follikel (*F*). Vergr. 120fach.

Fig. 116 u. 117. Jüngere Eizellen mit Follikel (*F*). - Fig. 116 vergr. 145-, Fig. 117 Vergr. 120fach.

Fig. 118—121. Secernirende Doppelzellen aus dem Eifollikel von *Nepa cinerea* L. Sublimat, Boraxcarmin. *St* Schnitte der sog. Strahlen.

Fig. 118. Zwei neben einander gelegene Doppelzellen, nach aussen vom Ovarialepithel (*Ep*) umgeben. Querschnitt. Vergr. 270fach.

Fig. 119. Querschnitt einer Doppelzelle, in welcher die Bildung des Strahles noch nicht erfolgt ist. Vergr. 270fach.

Fig. 120. Querschnitt einer Doppelzelle, in welcher die Bildung des Strahles (*St*) noch im Gang ist. Vergr. 270fach.

Fig. 121. Längsschnitt einer Doppelzelle. Bildung der Basis des Strahles (*St*). Vergr. 195fach.

Fig. 122. Schräger Schnitt einer Doppelzelle von *Ranatra linearis* L. Vergr. 162fach.

Fig. 123—125. Drüsen am Genitalapparat von *Branchipus grubei* DYBOWSKI. Nach Längsschnitten des Thieres gezeichnet. Sublimat, Picrocarmin, Hämatoxylin.

Fig. 123. Zwei der Doppelzellen-ähnlichen Drüsen. Die Ausführungsgänge (*Ag*) beider Drüsen vereinigen sich zu einem gemeinsamen Gang, in dessen Wandung man ziemlich grosse Kerne erkennt. Vergr. 355fach.

Fig. 124 u. 125. Zwei Drüsen, deren Kerne (*K*) gegen den Innenraum hin unregelmässig begrenzt erscheinen oder nach dieser Richtung kleine Fortsätze bilden. Vergr. 355fach.

Fig. 126. Längsschnitt eines Nährfaches der Eiröhre von *Dytiscus marginalis* L. Die unregelmässig gestalteten Kerne (*K*) der Nährzellen sind von einer hellen Zone (*Z*) umgeben. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 144fach.

Fig. 127. Vier Nährzellen von *Dytiscus marginalis* L.; aus einem der jüngeren Nährfächer des Ovariums, um die unregelmässige Gestaltung der Kerne und deren Structur zu zeigen. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 128. Nährzelle von *Dytiscus marginalis* L. mit Abscheidung von Körnchen im Zellplasma. Längsschnitt. *Kr* Krystall. Chrom-Osmium-Essigsäure, Methylalcohol. Vergr. 145fach.

Fig. 129. Zwei Nährzellen aus einem Längsschnitt der Eiröhre von *Bombus terrestris* L. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 200fach.

Fig. 130. Längsschnitt eines Nährfachs von *Bombus terrestris* L., um die verschiedenartige Gestaltung der verzweigten Kerne (*K*) zu zeigen. Vergr. 54fach.

Fig. 131. Epithel aus dem vorderen Theil des Eifollikels von *Vanessa urticae* L. Von der Oberfläche gesehen. Polygonale und langgestreckte Zellen. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 72fach.

Fig. 132. Querschnitt durch das Eifach von *Vanessa urticae*. *D* Dotter des Eies, *Ep* Follikelepithel, dessen Zellen und Kerne in die Länge gestreckt sind. Sublimat, Boraxcarmin. Vergr. 90fach.

Fig. 133. Längsschnitt durch ein Eifollikel und Nährfach von *Vanessa urticae*. *K* Kerne der Nährzellen (*Nz*), *K*<sub>1</sub> Keimbläschen, *V* aus Epithelzellen bestehender Strang, welcher das Nährfach mit dem vorhergehenden Eifach verbindet. Vergr. 162fach.

Fig. 134. Larve von *Cladius difformis* PANZER. Die Körperdecke ist in der Mittellinie des Rückens aufgeschnitten, nach den Seiten umgelegt und festgesteckt. Der Darm wurde seiner ganzen Länge nach abgetragen. Dann kommen die beiden traubigen Spindrüsen (*Dr*) zum Vorschein, deren Ausführungsgänge (*Ag*) man nach vorn verlaufen sieht. *N* Bauchnervenstrang. Vergr.  $1\frac{1}{2}$  fach.

Fig. 135. Drüsenzellen von *Cladius difformis*, deren Ausführungsgänge sich zu einem stärkeren Gang vereinigen. Nach dem lebenden Object gezeichnet.

Fig. 136—142. Zellen der Spindrüsen einer 9 mm langen Larve von *Cladius difformis*, um die Formveränderungen des sich allmählich verzweigenden Kernes zu zeigen. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 143—145. Zellen der Spindrüsen einer ausgewachsenen Larve von *Cladius difformis*. Die Verzweigung des Kernes hat bedeutende Fortschritte gemacht; seine Structur hat sich geändert. Sublimat, Alauncarmin.

Fig. 146. Theil einer Spindrüse der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris brassicae* L. Die Spindrüse ist an dieser Stelle stark von Bacteroiden (*B*) erfüllt, die auch in den verzweigten Kern (*K*) der Drüsenzellen eingedrungen sind. Nach dem frischen Object bei ZEISS *E* gezeichnet.

Fig. 147. Theil der Spindrüse einer 1 cm langen Raupe von *Pieris brassicae*, ungefähr aus der Mitte des Drüsen Schlauchs. Die Kerne sind in dieser jungen Drüse noch nicht verzweigt. In der Drüse erkennt man einzelne Herde von Bacteroiden (*B*). Nach dem frischen Object bei ZEISS *C* gezeichnet.

Fig. 148. Vorderer Theil einer mit Bacteroiden besetzten Spindrüse von *Pieris brassicae*, mit Ausführungsgang (*Ag*). Die Drüse ist bei durchfallendem Licht gezeichnet, wobei die von Bacteroiden befallenen Stellen dunkel erscheinen. Nach dem frischen Object gezeichnet.

#### Tafel VI.

Fig. 149. Blindes Ende der Spindrüse einer jungen Raupe von *Pieris brassicae* L. Die Kerne bilden Fortsätze gegen das Lumen der Drüse zu. Nach dem frischen Object bei ZEISS *E* gezeichnet.

Fig. 150 u. 151. Zwei Zellen der Spindrüsen einer zur Verpuppung reifen Raupe von *Vanessa urticae* L. im optischen Schnitt. Beide Zellen stammen von entgegengesetzten Seiten des Drüsenrohrs. Ihre Kerne senden gegen dessen Lumen Fortsätze aus. *a* äussere, *i* innere Seite der Drüsenwand. Nach dem frischen Object bei ZEISS *F* gezeichnet.

Fig. 152. Theil einer Spindrüse der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris brassicae* im optischen Längsschnitt. Die Wand der Drüse erscheint sehr dünn. Nach dem frischen Object bei ZEISS *E* gezeichnet.

Fig. 153. Theil aus dem Ausführungsgang einer Spindrüse der halberwachsenen Raupe von *Pieris brassicae*. Nach dem frischen Object bei ZEISS *F* gezeichnet.

Fig. 154. Blindes Ende einer Spinndrüse der jungen, 1,5 cm langen Raupe von *Pieris brassicae*. Die Kerne sind noch wenig verzweigt. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 155. Theil einer Spinndrüse der Raupe von *Mamestra brassicae* L., um die Querstreifung der Intima zu zeigen. Nach dem frischen Object bei ZEISS C gezeichnet.

Fig. 156. Blindes Ende einer Spinndrüse der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris brassicae*. Die Wand der Drüse ist in diesem Zustand sehr dünn, dagegen das Lumen höchst umfangreich. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 157. Eine Zelle aus einer Spinndrüse der zur Verpuppung reifen Raupe von *Pieris brassicae*. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 158. Theil eines verzweigten Spinndrüsenkerns mit umgebendem Protoplasma von *Pieris brassicae*. Nach dem frischen Object gezeichnet. Raupe von 1 cm Länge.

Fig. 159—161. Drei Zellen aus den Spinndrüsen einer vor der Verpuppung stehenden Raupe von *Papilio machaon* L.; Fig. 159 u. 160 aus dem blinden Ende, Fig. 161 aus dem Ausführungsgang der Drüse. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 162. Theil eines Spinndrüsenkerns von *Pieris brassicae*. Rupe von 1,7 cm Länge. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 163. Zelle aus einer Spinndrüse von *Pieris brassicae*. Raupe von 1,7 cm Länge. Bei ZEISS F nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 164. Theil einer Spinndrüsenzelle der Raupe von *Pieris rapae* L. Raupe von 1,7 cm Länge. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 165. Theil eines Kernes aus einer Spinndrüse von *Pieris brassicae*. Raupe von 1,7 cm Länge. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 166. Theile eines Spinndrüsenkernes von *Pieris brassicae*. Von einer ziemlich ausgewachsenen Raupe. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 167. Spinndrüsenzelle einer 2,3 cm langen Raupe von *Pieris brassicae*. Bei ZEISS F nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 168. Theil einer Spinndrüsenzelle von *Pieris rapae*. Raupe von 1,7 cm Länge. Nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 169 u. 170. Theile zweier Spinndrüsenkerne von *Pieris brassicae*. Bei ZEISS F nach dem frischen Object gezeichnet. Fig. 169 von einer vor der Verpuppung stehenden, Fig. 170 von einer 2,3 cm langen Raupe.

Fig. 171 u. 172. Spinndrüsenzellen von *Pieris brassicae*. Fig. 171 von einer zur Verpuppung reifen, Fig. 172 von einer jungen, 1,3 cm langen Raupe. Bei ZEISS C nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 173. Theil einer Spinndrüse von *Phalera bucephala* L. Raupe von 2,8 cm Länge, kurz nach der Häutung abgetödtet und secirt. Die Kerne wurden erst nach der Einwirkung von schwacher Essigsäurelösung sichtbar. Vergr. 160fach.

Fig. 174 u. 175. Spinndrüsenzellen von *Pieris brassicae*. Aus Raupen von 2,5 cm Länge. Fig. 174 stellt die vorletzte Zelle vom blinden Ende des Drüsenschlauchs dar, während die Zelle der Fig. 175 ungefähr aus der Mitte der Drüsen stammt. Beide Figuren sind bei ZEISS *F* nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 176. Theil eines Kernes aus einer Spinndrüse von *Pieris rapae*. Bei ZEISS *E* nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 177. Spinndrüsenzellen von *Pieris rapae*. Bei ZEISS *C* nach dem frischen Object gezeichnet.

Fig. 178—181. Spinndrüsenzellen einer 3,5 cm langen Raupe von *Phalera bucephala* L. Fig. 178 u. 179 nach dem frischen Object, Fig. 180 nach dem mit Alauncarmin gefärbten Präparat, Fig. 181 nach der Behandlung mit schwacher Essigsäurelösung gezeichnet. Vergr. sämtlicher Figuren 200fach.

## Inhalt.

	Seite
Einleitung . . . . .	1
Untersuchungsmaterial und Methoden . . . . .	2

### Erster Abschnitt.

#### Untersuchungen über die Kerne von Eizellen.

##### I. Gestaltveränderung der Kerne und Beziehungen zu ihrer Umgebung.

1. Beobachtungen an <i>Dytiscus marginalis</i> . . . . .	4
A) Beziehungen der Nährzellen zum reifenden Ei und dessen Kern . . . . .	5
B) Verhalten des Kernes gegen den Eikörper.	
a) Vertheilung des von den Nährzellen an das Ei gelieferten Materials. Beziehungen desselben zum Keimbläschen . . . . .	8
b) Die Form des Keimbläschens und seine Gestaltveränderungen in Beziehung zu den Vorgängen im Eikörper . . . . .	9
c) Einwirkungen des Keimbläschens auf das Nährmaterial des Eies . . . . .	17
d) Amöboide Beweglichkeit des Keimbläschens . . . . .	25
2. Beobachtungen an verschiedenen anderen Insecten . . . . .	26
3. Beobachtungen an <i>Antedon rosacea</i> und <i>Spinther miniaccus</i> . . . . .	27

**Anhang.**

- a. Beziehungen des Keimbläschens von *Rana esculenta* zu seiner Umgebung . . . . . 30
- b. Auftreten kernartiger Gebilde in den Eiern von *Bombus terrestris* und ähnliche Vorgänge bei *Musca vomitoria* . . . . . 31

**II. Lageveränderung der Kerne** . . . . . 35

1. *Forficula auricularia* . . . . . 35
2. *Dytiscus marginalis* . . . . . 37
3. *Nepa cinerea*, *Notonecta glauca* und andere Insecten . . . . . 38
4. *Spongelia pallescens* und *Placina monolopha* . . . . . 39
5. Verschiedene Cölenteraten . . . . . 42

**III. Strukturveränderung der Kerne** . . . . . 50

1. Beschaffenheit des Kerninhalts in verschiedenen Phasen der Eibildung . . . . . 50
2. Verschiedenartiges Verhalten der sog. Keimflecke . . . . . 56
- Epeira diademata* — *Dolomedes fimbriatus* — *Phalangium parietinum* — *Ciona intestinalis* — *Spinther miniaceus*.

## Zweiter Abschnitt.

**Untersuchungen über die Kerne secernirender Zellen.****I. Gestaltveränderung der Kerne und Beziehungen zu ihrer Umgebung** . . . . . 60

1. Secernirende „Doppelzellen“ . . . . . 60
2. Drüsenzellen am Genitalapparat von *Branchipus* . . . . . 64
3. Die Spinndrüsen der Schmetterlingsraupen . . . . . 65
4. Verzweigte und besonders umfangreiche Kerne in secernirenden Zellen verschiedener Art, nach Beobachtungen anderer Autoren . . . . . 68
5. Die Spinndrüsen von *Cladius difformis* . . . . . 71
6. Die Nährzellen der Insecten . . . . . 74

**II. Lageveränderung der Kerne** . . . . . 76

Epithel der Ovarialfollikel . . . . . 76

**III. Strukturveränderung der Kerne** . . . . . 79

1. Die Nährzellen der Insecten.
- A) *Forficula auricularia* . . . . . 79
- B) *Dytiscus marginalis* . . . . . 80
2. Die Spinndrüsen der Raupen . . . . . 81

**Anhang.**

- Bacteroiden in den Spinndrüsen der Raupen . . . . . 88

## Dritter Abschnitt.

**Zusammenstellung der Resultate und Vergleichung derselben mit den verschiedenen Auffassungen über die Bedeutung des Kernes und sein Verhältniss zum Zellplasma.**

<b>I. Zusammenfassung der Resultate . . . . .</b>	90
<b>II. Die verschiedenen Auffassungen über die Function des Kernes und seiner einzelnen Theile, sowie über die Beziehungen zum Zellkörper . . . . .</b>	95
1. Bewegungserscheinungen und Gestaltveränderungen der Kerne.	
A) Kerne secernirender Zellen . . . . .	96
B) Kerne von Eizellen . . . . .	98
C) Kerne verschiedenartiger Zellen . . . . .	100
D) Kerne von unzureichend ernährten und in Degeneration begriffenen Zellen . . . . .	103
2. Das Verhältniss des Kernes zum Zellplasma. Abgrenzung beider gegen einander . . . . .	104
3. Die Kernkörper und ihre Bedeutung.	
A) Gestalt, Structur und Entstehung der Kernkörper . . . . .	108
B) Amöboide Beweglichkeit der Kernkörper . . . . .	110
C) Die Bedeutung der Kernkörper für die Zelle . . . . .	111
4. Aufnahme und Abgabe von Substanz durch den Kern . . . . .	113
A) Aufnahme von Substanz . . . . .	114
B) Abgabe von Substanz . . . . .	115
C) Der Kern als Organ für die Neubildung von Zellen . . . . .	117
5. Production verschiedener Stoffe durch den Kern . . . . .	120
6. Lageveränderungen des Kernes . . . . .	121
7. Einflussnahme des Kernes auf die Thätigkeit der Zelle.	
A) Beziehungen des Kernes zur Ernährungsthätigkeit der Zelle . . . . .	123
B) Betheiligung des Kernes an der absondernden Thätigkeit der Zelle . . . . .	128
C) Beziehungen des Kernes zu den Wachstums- und Regenerationsvorgängen in der Zelle . . . . .	129
<b>Schluss . . . . .</b>	135
Literaturverzeichniss . . . . .	136
Tafelerklärung . . . . .	144

# Ueber die Paracopulation im Daphnidenei, sowie über Reifung und Befruchtung desselben.

Von

A. Weismann und C. Ischikawa.

Hierzu Tafel VII—XIII.

## I. Einleitung.

Die vorliegende Arbeit bildet einerseits eine weitere Ergänzung zu unsern früheren Untersuchungen (siehe unten, Nr. 1—5) über das „Zahlengesetz der Richtungskörper“, andererseits schildert sie die merkwürdigen Vorgänge, welche im befruchtungsbedürftigen Daphnidenei im Beginn der Embryonalentwicklung ihren Ablauf nehmen und von denen wir bereits im vergangenen Jahre in einigen kurzen Mittheilungen (siehe unten, Nr. 6—8) Nachricht gegeben haben.

1) WEISMANN, Ueber die Zahl der Richtungskörper und über ihre Bedeutung für die Vererbung, Jena 1887.

2) WEISMANN u. ISCHIKAWA, Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern, in: Berichte d. naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. 3, Heft 1, 1887.

3) Dieselben, Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper.

4) WEISMANN, Das Zahlengesetz der Richtungskörper und seine Entdeckung, in: Morph. Jahrbuch, Bd. 14, 1888, p. 490.

5) WEISMANN u. ISCHIKAWA, Weitere Untersuchungen zum Zahlengesetz der Richtungskörper, in: Zool. Jahrbücher, Bd. 3, Abth. f. Anat., 1888.

6) Dieselben, Ueber partielle Befruchtung, in: Berichte d. naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. Br., Bd. 4, p. 51, 1888.

7) Dieselben, Nachtrag zu der Notiz über partielle Befruchtung, ebendasselbst, Bd. 4, p. 55, 1888.

8) Dieselben, Ueber die Befruchtungserscheinungen bei den Dauereiern von Daphniden, in: Biolog. Centralblatt, Bd. 8, 15. Sept. 1888.

Im weiteren Verlauf der Abhandlung werden wir die vorstehenden acht Schriften nur nach ihren Nummern anführen.

Diese Vorgänge bestehen wesentlich darin, dass in dem frisch abgelegten Ei ausser der Samenzelle, deren Kern die Copulation mit dem Eikern ausführt, noch eine andere Zelle im Ei enthalten ist, welche zunächst zwar noch keinen Antheil am Aufbau des Embryos nimmt, schon in frühem Stadium des Furchungsprocesses aber mit einer der Furchungszellen sich vereinigt, und zwar derart, dass man von einer förmlichen Copulation der beiden Zellen sprechen muss.

Wir hatten in unsrer ersten Mittheilung diesen Vorgang als „partielle Befruchtung“ bezeichnet, weil wir die mit der Furchungszelle copulirende Zelle irrthümlicherweise für die Samenzelle hielten; später aber, als wir unsern Irrthum erkannt hatten, schlugen wir für den Vorgang, dessen Sinn und Bedeutung wir einstweilen nicht zu enträthseln wussten, den vorläufigen Namen der „Neben-Copulation“ vor, als einer möglichst indifferenten und einfach sachlichen Bezeichnung, die der Deutung des Vorgangs in keiner Weise vorgreift und die bereit ist, einer treffenderen Benennung Platz zu machen, sobald es gelungen sein wird, das Wesen der Erscheinung zu ergründen. Wir behalten auch jetzt diese vorläufige Benennung bei und verändern sie nur formal in „Paracopulation“.

Die Darstellung wird am besten mit einer Schilderung der Vorgänge im reifen Ei beginnen von dem Augenblick an, in welchem es aus dem Eierstock in den Brutraum übertritt, bis zum Ablauf der ersten Phasen der Furchung. Da die Erscheinungen der Paracopulation nicht vollkommen gleich sind bei den verschiedenen Gattungen, so musste eine jede Gattung besonders dargestellt werden; wir beginnen mit der Gattung *Moina*, über die wir die lückenlosesten Beobachtungen besitzen, und lassen dann noch fünf andere Gattungen folgen.

Erst nachdem so die Erscheinungen der „Paracopulation“, soweit wir sie kennen, vorgeführt worden sind, wenden wir uns zur Beantwortung der Frage nach dem Ursprung der „Copulationszelle“, die sodann im folgenden Abschnitt: „Die Vorgänge im reifenden Eierstocksei“ zu beantworten versucht werden soll.

In einem vierten und Schluss-Abschnitt werden dann die Ergebnisse kurz zusammengefasst und solchen Erscheinungen gegenübergestellt, die vielleicht als verwandt betrachtet werden dürfen, und die etwa im Stande sein möchten, auf den Weg zu leiten, auf welchem weitere Forschungen zu einem besseren Verständniss der hier geschilderten Vorgänge führen könnten.

## II. Die Vorgänge im abgelegten Ei.

### 1. *Moina rectirostris* und *paradoxa*.

Wir haben zwei Arten von *Moina* zur Untersuchung benutzt, *M. rectirostris* und *M. paradoxa*, doch stand uns die letztere Art in grösserer Menge zu Gebot, weshalb wir hauptsächlich mit ihr arbeiteten. Wie bekannt, bildet *Moina* Ephippien, in welche die Wintererier abgelegt werden. Wie der Eine von uns früher schon gezeigt hat <sup>1)</sup>, enthält das Ephippium von *M. rectirostris* nur eine Loge, und nur ein Ei tritt zur Zeit aus; bei *M. paradoxa* dagegen enthält das Ephippium zwei vor einander liegende Logen, und hier werden zwei Eier zu gleicher Zeit abgelegt, wie bei vielen anderen Daphninen. Beim Austritt der Eier in den Brutraum lagern sich dieselben nicht gleich in die beiden Logen des Ephippiums, sondern sie bleiben zunächst zu beiden Seiten der Mittellinie des Rückens liegen. Erst nachdem sich die Eischale gebildet hat und ein Theil des Furchungsprocesses abgelaufen ist, ordnen sie sich vor einander an. Wahrscheinlich geschieht dies sogar erst während der Abstreifung des Ephippiums bei der Häutung, und zwar in der Weise, dass während des Ausschlüpfens des Thieres aus seiner alten Haut die federnde Kraft der beiden Ephippial-Klappen die Eier in die Logen presst.

Beim Sommerei von *Moina* schnürt sich, wie wir andern Orts gezeigt haben <sup>2)</sup>, die eine Richtungszelle bereits im Eierstock ab, beim Wintererier werden beide Richtungszellen erst im Brutraum oder Ephippialraum abgetrennt. Es ist uns gelungen, sowohl die Umwandlung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel als auch die Abtrennung beider Richtungskörper und die Bildung des Eikerns zu beobachten.

Junge Stadien verschafften wir uns in hinreichender Zahl dadurch, dass wir am Abend sämtliche Thiere, welche bereits Wintererier in ihrem Ephippium trugen, aus dem kleinen Aquarium, in dem unsere Colonie lebte, herausfischten. Am nächsten Morgen waren dann immer wieder mehrere vorhanden, die Wintererier im Ephippium zeigten, und diese waren in der Regel mehr oder weniger frisch gelegt. Nicht

1) WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, Leipzig 1876—79; auch in: Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool., Bd. 27—33.

2) Ueber die Bildung der Richtungskörper bei thierischen Eiern. Freiburg i. Br. 1887. Sep. aus d. Berichten d. naturf. Gesellschaft zu Freib., Bd. 3.

ganz selten erhielten wir Eier, deren lange, wurstförmige Gestalt bewies, dass sie eben erst aus dem Eileiter ausgetreten sein mussten. An solchen langgestreckten Eiern bemerkt man das in Umwandlung begriffene Keimbläschen am vorderen Pol oder in dessen Nähe. Die jüngsten Eier zeigen die erste Richtungsspindel noch in tangentialer Lage, so auf Taf. VIII, Fig. 11, wo dieselbe vom Schnitt quer getroffen ist. Noch während dieser Lagerung rücken die Tochterplatten auseinander (Taf. IX, Fig. 15, *Rsp* 1). und etwas später stellt sich die Spindelfigur radial ein. Die Zahl der Chromatinkörnchen jeder Tochterplatte beträgt vier, soviel wir gesehen haben.

Seiner Hauptmasse nach besteht das Ei aus einem feinkörnigen Dotter, dessen gesammte Oberfläche aber von einer sehr dünnen Schicht von Protoplasma überzogen ist. Nicht selten begegnet man Eiern, bei welchen diese Schicht ungleich dick ist, stellenweise fast unsichtbar dünn und an andern Stellen zu einem dicken Klumpen angehäuft (Taf. IX, Fig. 15 *P*). Wir hielten dies zuerst für normale Contractionserscheinungen des Protoplasmas, welches ja gerade in dieser Periode das Ei langsam aus der wurstförmigen Gestalt in die kurze, gedrungene definitive Form überführt. Allein wir überzeugten uns später, dass die Erscheinung eine abnorme ist, die daher rührt, dass in das betreffende Ei keine Samenzelle eingedrungen ist. Merkwürdigerweise geschieht dies, in der Gefangenschaft der Thiere wenigstens, recht oft, trotzdem anscheinend Männchen genug im Aquarium vorhanden waren. In diesem Falle tritt dann sehr bald schon ein Zerfall und Absterben des Protoplasmas ein. Dasselbe ballt sich zusammen zuerst zu regelmässigen grösseren und kleineren Klumpen (Fig. 13 *Pr*), bis dann allmählich das ganze Ei zerfällt.

Der erste Richtungskörper (*Rk*<sup>1</sup>) findet sich in Fig. 16 A, *a* abgebildet; er unterscheidet sich in keiner Weise von dem ersten Richtungskörper parthenogenetischer *Moina*-Eier, wie wir dieselben früher abgebildet und beschrieben haben, hat auch dieselbe Lage wie dort, d. h. auf der Oberfläche der Eirinde, eingedrückt in dieselbe. Fig. 16 A, *a* ist ein Oberflächenschnitt, der den Richtungskörper selbst nicht getroffen hat.

Fig. 16 A, *b* zeigt die zweite Richtungsspindel von demselben Ei, in der bereits die Tochterplatten mit je vier Chromatinkörnern weit auseinandergerückt sind; Fig. 16 dagegen die zweite Richtungsspindel eines andern, kürzlich gelegten Eies in etwas früherem Stadium; die Chromatinelemente der Tochterkerne liegen noch nahe der Aequatorialebene der Spindel.

In Fig. 17 sieht man dann beide Richtungskörper nebst dem etwas tiefer in den Dotter gerückten Eikern, alle drei nicht nur aus einem Kern, sondern auch einem Protoplasmamantel bestehend.

Was nun die Befruchtung betrifft, so haben wir sie bei *Moina* lange Zeit übersehen, in der Meinung, die in Fig. 17 abgebildete, später noch genauer zu besprechende „Copulationszelle“ sei die Samenzelle, und die Befruchtung erfolge hier erst nach Beginn der Furchung. Nachdem wir diesen Irrthum entdeckt hatten und uns nun von neuem bemühten, die in's Ei eindringende Samenzelle und den Act der Copulation selbst aufzufinden, gelang dies endlich. Dass es so schwierig war, lag zum Theil an dem oben erwähnten Umstande, dass nicht alle Eier, die bei Anwesenheit von Männchen abgelegt wurden, auch wirklich besamt waren, zum Theil aber auch wohl daran, dass die relativ grossen Samenzellen von *Moina* einen nur sehr kleinen Kern besitzen und dass ihr Zellkörper nach dem Eindringen in's Ei nicht mehr zu erkennen ist. Fig. 18 und 19 stellen die einzigen Schnitte dar, auf welchen wir den Kern der befruchtenden Samenzelle nachweisen konnten; in Fig. 18 liegt derselbe ganz dicht schon an dem Protoplasten des Eikerns, in Fig. 19 ist er bereits in denselben eingedrungen, und die beiden Kerne sind im Begriff, sich an einander zu legen.

Es folgen dann die Erscheinungen der Furchung, die bis zum Stadium von 16 Zellen in der Tiefe des Dotters ablaufen, ähnlich also, wie wir es für die Sommereier von *Sida*, *Daphnia*, *Leptodora* u. a. früher schon beschrieben haben. Die Figuren 20 bis 25 stellen die ersten Zelltheilungen dar, zugleich aber auch das merkwürdige Verhalten des schon erwähnten, von uns als „Copulationszelle“ bezeichneten Gebildes, auf welches jetzt näher einzugehen sein wird.

Die „Copulationszelle“ findet sich ausnahmslos in jedem Ei, welches in den Brutraum entleert wird. Ihre Lage ist nicht immer genau dieselbe; bald liegt sie dicht unter der Protoplasmahinde des Eies (Taf. IX, Fig. 15 *Copz*), bald tiefer im Dotter (Taf. VIII, Fig. 11, Taf. IX, Fig. 17); aber immer liegt sie dem vegetativen Pol des Eies näher als dem animalen. Die zellige Natur derselben ist niemals zweifelhaft; der Zellkörper zeigt meistens eine rundliche Gestalt und glatte Ränder, aber zuweilen hat er kurze, spitze Fortsätze, ähnlich wie sie auch die Furchungszellen zeitweise besitzen (vgl. Fig. 20 u. 22 A). Er färbt sich mit Hämatoxylin dunkler als der Zellkörper der Furchungszellen, was aber wohl nur an seiner grösseren Dicke liegt der mehr flachen Ausbreitung des strahligen Körpers der Furchungszellen gegenüber. Der Kern erscheint als rundlicher, heller, scharf-

begrenzter Raum, in welchem Chromatinkörnchen liegen, deren Zahl sich nicht mit Sicherheit feststellen liess. In manchen Fällen waren sie durch feine blasse Fäden unter einander verbunden (Fig. 19 u. 22 A).

Die Ortsveränderungen der Copulationszelle im Ei sind zuerst sehr unbedeutend und vielleicht sogar nur passiver Art, d. h. werden durch die Zusammenziehung des Eies bewirkt. Erst wenn die Furchung begonnen hat, zeigen sich zuweilen kurze Pseudopodien an der Copulationszelle, meist aber nicht schon bei der ersten Theilung der Eizelle, sondern erst im Stadium von vier Furchungszellen. Gewöhnlich beobachteten wir, dass schon während der ersten Theilung die Copulationszelle in der Nähe der Furchungszellen lag, wie dies z. B. in Fig. 20 der Fall ist, und nachdem die beiden Zellen sich getrennt haben, findet sich die Copulationszelle — soweit unsere Erfahrung reicht — ausnahmslos in der Nähe der hinteren, dem vegetativen Pol des Eies zugewandten Zelle (Fig. 21). Im Stadium von vier Zellen hängt dann die Copulationszelle mit einer der beiden dem vegetativen Pol zugekehrten Furchungszellen bereits durch Ausläufer zusammen, die theils von ihr selbst ausgehen (Fig. 22), theils aber auch von der betreffenden Furchungszelle (Fig. 23 B). Häufig konnten wir feststellen, dass dieser Beginn des Verschmelzungsprocesses der beiden Zellen zu gleicher Zeit in den beiden Eiern desselben Thieres seinen Anfang nimmt. Fig. 22 und 23 stellen z. B. die Eier ein und desselben Thieres dar. Die Brücke zwischen dem Zellkörper der Furchungszelle und der Copulationszelle ist auf der Zeichnung von Fig. 23 B nicht so deutlich wiedergegeben, wie sie durch Veränderung des Focus am Präparat erkannt werden kann, denn die beiden Zellen liegen nicht genau in derselben Ebene.

Zur vollen Vereinigung der Zellen kommt es jetzt noch nicht; die Zellen rücken zwar dichter zusammen, während jede der vier Furchungszellen wieder in Theilung tritt, aber auch wenn dieselben nur noch durch eine lange dünne Protoplasmabrücke zusammenhängen, bleibt der Zellkörper der Copulationszelle noch immer in seinem grössten Umfang scharf getrennt von seiner Furchungszelle (Fig. 24 u. 24 A). Etwas später aber verschmelzen die beiden Zellkörper vollständig mit einander, und ihre Kerne legen sich an einander (Fig. 25). Dass nun auch diese verschmelzen, haben wir natürlich nicht direct beobachten können, geht aber daraus hervor, dass in etwas älteren Eiern ein doppelter Kern in keiner der Furchungszellen mehr zu finden ist.

Alles bisher Gesagte bezog sich auf *Moina paradoxa*, kann aber, soweit wir es verfolgt haben, auch für *Moina rectirostris* gelten. Das Verhalten der Copulationszelle ist hier genau dasselbe.

Fig. 26 stellt einen Schnitt durch ein Ei mit vier Furchungszellen dar, an welchem man die Copulationszelle (*Copz*) noch frei und ohne Verbindung mit einer der Furchungszellen im Dotter liegen sieht. Ehe aber noch die folgende Theilung ganz vollzogen ist, setzt sich die Copulationszelle mit einer der acht in Abschnürung begriffenen Furchungszellen in Verbindung und beginnt mit ihr zu verschmelzen, wie auf Fig. 27 dargestellt ist.

## 2. *Daphnia pulex* und *longispina*.

Die Dauereier von *Daphnia* werden ganz ähnlich abgelegt wie die von *Moina*. Gleichzeitig tritt aus jedem Eierstock ein Ei als langgestreckter, wurstförmiger Körper in den Brutraum, noch vollkommen hüllenlos. Beide lagern sich zunächst in der Längsrichtung des Thieres, ziehen sich langsam zur Eiform zusammen und scheiden dabei die Dotterhaut aus. Erst später, wenn die Embryonalentwicklung bereits im Gange und die Keimhaut gebildet ist, treten sie in die Logen des Ephippiums ein und liegen dann vertical zur Längsaxe des Thieres, eines vor dem andern.

Während das Ei in den Brutraum hinübergleitet, befindet sich das Keimbläschen bereits an der Oberfläche desselben und ist in voller Umwandlung zur ersten Richtungsspindel begriffen<sup>1)</sup>. Sobald es sich zusammengezogen hat, sieht man die Richtungsspindel ausgebildet, wenn auch noch in tangentialer Lage. Nach der Abtrennung des ersten Richtungskörpers, *Rk*<sup>1</sup>, den man in Fig. 28 in Flächenansicht dem Ei aufliegen sieht, bildet sich die zweite Richtungsspindel, *Rsp*<sup>2</sup>, und die Abtrennung des zweiten Richtungskörpers erfolgt. Fig. 31 zeigt zwei Schnitte aus einem Ei dieses Stadiums; der erste Richtungskörper ist auf Fig. 31 A zu sehen, wie er, vom Ei losgerissen, einem abgehobenen Stückchen Dotterhaut (*Dh*) anhaftet. Der zweite Richtungskörper, *Rk*<sup>2</sup>, ist auf Fig. 31 in natürlicher Lage zu sehen, eingebettet in die protoplasmatische Rinde des Eies. Unter ihm liegt die chromatische Substanz des Eikerns, umgeben von fein granulirter Masse, die sich vom übrigen Eiprotoplasma nicht unterscheiden lässt. Um sie formt sich nun der helle, kuglige Eikern (Fig. 29 *Eik*), und um ihn sammelt sich ein protoplasmatischer Zelleib, der mehr und

1) Siehe Nr. 2, Taf. III, Fig. 37—40.

mehr sich zu einer grossen, länglich gestreckten, mit kurzen Ausläufern versehenen Zelle gestaltet. Diese rückt zugleich dem Mittelpunkt des Eies zu, und dort erfolgt die Vereinigung mit der Samenzelle. Fig. 32 zeigt bei *Spk* den winzigen Spermakern, den glücklich aufzufinden uns auch bei *Daphnia* nur in ganz seltenen Fällen gelang, nachdem wir uns überzeugt hatten, dass die auch hier nie fehlende „Copulationszelle“ nicht die Samenzelle sei. In Fig. 32 erkennt man in dem Spermakern deutlich zwei Chromatinkörnchen, die aber wahrscheinlich nicht die einzigen waren; in Fig. 30 dürfte wohl der Körper bei *Spz* als Samenzelle gedeutet werden, und dort sind drei Chromatinkörnchen zu erkennen (auf dem Schnitt, nicht auf dem Bild!)

Auf dem in Fig. 33 abgebildeten Querschnitt sieht man inmitten der centralen Protoplasmamasse die beiden Geschlechtskerne, die im Begriffe stehen, sich zu vereinigen. Später erfolgt dann die Furchung in ganz ähnlicher Weise wie bei *Moïna*, also ohne dass der Dotter zunächst einen sichtbaren Antheil an der Zellbildung nimmt, wie dies aus den Figuren 34 und 37 zu ersehen ist.

Auch bei *Daphnia* findet sich die räthselhafte „Copulationszelle“ und verhält sich hier genau so wie bei *Moïna*. Sie ist in jedem Ei, welches in den Brutraum eintritt, vorhanden, ja sie lässt sich im Ei nachweisen, wenn dasselbe erst zur Hälfte ausgetreten ist, mit seiner andern Hälfte aber noch im Ovarium liegt. Fig. 38 A zeigt ein solches Ei, an welchem die Copulationszelle, *Copz*, ganz oberflächlich liegt. Kern und Zellkörper lassen sich deutlich von einander erkennen und in dem Kern auch eine Anzahl sehr kleiner Chromatinkörnchen. Solange wir noch in dem Irrthum befangen waren, die Copulationszelle sei die Samenzelle, deuteten wir diese oberflächliche Lage als herrührend von dem eben erst erfolgten Eindringen der Samenzelle, obgleich wir wohl wussten, dass ein bedeutender Unterschied in Grösse und Form zwischen dieser in's Ei scheinbar eben erst eingedrungenen und den im Hoden des Männchens befindlichen kleinen stäbchenförmigen Samenzellen vorhanden war. Als sich später ein anderer Ursprung für die Copulationszelle herausgestellt hatte, ergab eine scharfe abermalige Durchmusterung der Schnitte des in Fig. 38 abgebildeten Eies einen kleinen, ebenfalls in der Rindenschicht des Eies liegenden Körper, *Spk*, der wohl nichts anderes sein kann als das wirkliche, eben erst in's Ei eingedrungene Spermatozoon. Es liegt ganz nahe bei dem ersten Richtungskörper, *Rsp*<sup>1</sup>, etwas links von ihm.

Die Copulationszelle nun liegt bei *Daphnia*, sobald das Ei sich zusammengezogen hat, in der Nähe des vegetativen Eipoles, d. h. also

den Richtungskörpern diagonal gegenüber (Fig. 30, 31, 32). So verhält es sich wenigstens in vielen Fällen, freilich nicht in allen, wie die Fig. 34, 35 und 36 A und B beweisen. Manchmal bleibt die Zelle lange ganz in der Oberflächenschicht des Eies, so dass es wirklich nahe lag, zu vermuthen, sie sei von aussen eingedrungen, ehe man wusste, dass dies nicht der Fall ist (Fig. 41). Welches aber auch ihre anfängliche Lage gewesen sein mag, in allen Fällen nähert sie sich den im Dotter versenkten Furchungszellen erst dann, wenn deren bereits vier gebildet sind, und in allen Fällen ist es eine der dem vegetativen Eipol genähernten Furchungszellen, mit welcher sie verschmilzt. Diese Copulation selbst geschieht aber erst im Stadium von acht Furchungszellen. Als Belege hierzu können die Figuren 34 bis 37 von *Daphnia pulex* und die Figuren 41 und 42 von *Daphnia longispina* dienen. In Fig. 34 hängen die beiden ersten Furchungszellen noch durch eine dünne Brücke zusammen; die Copulationszelle liegt weit entfernt von ihnen am vegetativen Eipol. Fig. 42 zeigt zwei von den vier vorhandenen Furchungszellen, deren eine an die hier ganz oberflächlich liegende Copulationszelle anstösst. Das Stadium von acht Zellen ist durch Fig. 36 vertreten, auf welcher man die Copulationszelle im Beginn der Verschmelzung mit einer der Furchungszellen sieht. Die Verschiedenheit der beiden Zellen tritt hier sehr hervor, die Copulationszelle besitzt einen massigen Körper, der dunkel gefärbt ist, während der der Furchungszelle in viele spitze Ausläufer sich verlängert und weit schwächer gefärbt erscheint.

Den Copulationsprocess haben wir bei *Daphnia* nicht in allen seinen Stadien beobachten können, wohl aber festgestellt, dass in den späteren Stadien des Furchungsprocesses nichts mehr von der Copulationszelle zu sehen ist. Der Beginn der Verschmelzung beider Zellen wurde öfters beobachtet und ist noch in Fig. 37 A dargestellt, wo sich vier Furchungszellen auf einem reinen Längsschnitt darbieten, von denen die eine der am vegetativen Pol liegenden und hier mit  $Fz^8$  bezeichnete in Verschmelzung mit der Copulationszelle sich befindet. Auf einem der folgenden Schnitte (37 B) sieht man die beiden Richtungskörper, die in der Nähe des animalen Eipols liegen.

### 3. *Sida crystallina*.

Die Wintereier von *Sida*<sup>1)</sup> sind gross (0,36 auf 0,32 mm), oval und enthalten viel Dotter, immer findet sich eine grössere Zahl von

1) Vgl. WEISMANN, Die Eibildung bei den Daphnoiden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, p. 122 (1877).

ihnen zu gleicher Zeit im Brutraum, von zwei bis zwanzig. Wenn man frisch gefangene Thiere sofort mit heissem Alcohol tödtet, so gelingt es in vielen Fällen, die Wintereier in ihrer natürlichen Lage im Brutraum zu erhalten, oft freilich fallen sie auch heraus. Leider zu spät wurden wir darauf aufmerksam, dass die Eiablage, d. h. der Austritt der Eier in den Brutraum, zu bestimmter Tageszeit, wahrscheinlich des Abends stattfindet, sonst wäre es leicht gewesen, auch die jüngsten Stadien der Eireifung und Embryonalentwicklung in Menge zu erhalten. Wir bemerkten dies zu unserm Schaden erst, als wir schon unser gesammtes Material gesammelt hatten und nun bei fast allen Thieren die Eier auf demselben Stadium, dem der Keimhautbildung, vorfanden.

Einige Weibchen mit jungen Stadien sind uns indessen auch vorgekommen, und diese haben über einige Hauptpunkte wenigstens befriedigenden Aufschluss gegeben.

Die Umwandlung des Keimbläschens in die erste Richtungsspindel haben wir nicht gesehen und können auch nicht bestimmt angeben, ob sie schon im Eierstock oder erst im Brutraum vor sich geht; auch die Bildung von zwei primären Richtungskörpern kann nicht mit Sicherheit behauptet werden, da die wenigen Präparate der ersten Stadien, die wir besitzen, zwar hier und da ein Richtungskörperchen aufweisen, aber nie zwei zugleich mit voller Bestimmtheit erkennen liessen.

Das jüngste Stadium zeigte einen Richtungskörper in der Rindenschicht des Eies und im Centrum eine grosse sternförmige Binnen-Eizelle mit vielen, in den Dotter ausstrahlenden Fortsätzen und mit einer schönen Kernspindel nebst Aequatorialplatte. Eine Samenzelle war nicht nachzuweisen und war auch nicht zu erwarten, da die Verschmelzung von Eikern und Spermakern offenbar schon stattgefunden hatte und der Furchungskern sich zu seiner ersten Theilung anschickte. Leider liess sich aber auch eine „Copulationszelle“ nicht nachweisen, was freilich nicht Wunder nehmen kann, da die Schnitte dieses einzigen Eies des betreffenden Stadiums nicht intact, sondern mehrfach zerbrochen und lückenhaft waren.

Dass eine „Copulationszelle“ in diesem Stadium vorhanden sein muss, geht mit Sicherheit aus dem Befund des Stadiums von zwei Furchungszellen hervor. Hier stand uns ein Thier zu Gebote, welches 12 Eier im Brutraum trug, die wie immer sich alle auf demselben Entwicklungsstadium befanden, und bei 7 von diesen Eiern liess sich die Copulationszelle nachweisen als eine den Furchungseizellen sehr ähnliche, aber etwas kleinere Zelle mit ähnlichem, aber etwas kleinerem

Kern. Eine grössere Zahl kleiner Chromatinkörnchen war in dem Kern zerstreut, ganz wie in dem Kern der beiden Furchungszellen, und in allen 7 Eiern war die Copulationszelle im Begriff, mit der einen der beiden Furchungszellen zu verschmelzen. Die Copulation findet also bei *Sida* viel früher statt als bei *Moina*.

Allerdings haben wir den weiteren Verlauf dieser Copulation aus Mangel der betreffenden Stadien nicht beobachten können, allein dass es sich hier um den entsprechenden Vorgang handelt wie bei *Moina*, darüber kann wohl kaum ein Zweifel bestehen. Dass die von uns als „Copulationszelle“ bezeichnete Zelle (Fig. 49 *Copz*) nicht etwa eine Furchungszelle ist, konnte völlig sichergestellt werden. Genau in der Längsaxe jedes der 7 Eier lagen zwei gleich grosse Strahlencellen, völlig ähnlich der auf Fig. 49 bei *Fz*<sup>2</sup> abgebildeten, und in mehreren Eiern noch durch eine Protoplasmabrücke strangförmiger Gestalt mit einander in Zusammenhang, also noch nicht völlig von einander abgeschnürt. Es ist also ausgeschlossen, dass sich die eine der noch in Abschnürung befindlichen Furchungszellen schon wieder getheilt haben sollte, auch wenn man ganz davon absehen wollte, dass die Kerne der beiden zusammenhängenden Zellen sich im sogenannten „Ruhestadium“, d. h. nicht in der Theilung befinden. Sie zeigen umgekehrt genau das Bild, welches wir bei andern Crustaceen während der Copulation von Eikern und Spermakern beobachtet und abgebildet haben, nur dass in diesem Fall die Kerne sich noch nicht an einander gelegt und die Chromatinkörnchen sich noch nicht gegen die Berührungsebene der beiden Kerne hinbewegt haben, wie dies bei *Eupagurus* nachgewiesen wurde.

Besondere Bedeutung darf wohl auch der Umstand beanspruchen, dass in den 7 Eiern stets dieselbe Furchungszelle die copulirende war, nämlich diejenige, welche dem vegetativen Eipol zugekehrt war. Der animale Pol liess sich durch die Anwesenheit eines Richtungskörperchens bestimmen. In dieser Beziehung verhält sich also *Sida* ganz wie *Moina* und auch wie *Daphnia*, wenn auch bei dieser, der wechselnden Lage der Richtungskörper halber, die Sache nicht so bestimmt angegeben werden kann.

Die weiteren Stadien der Furchung verlaufen ähnlich wie bei den Sommeriern von *Sida*. Die Strahlencellen steigen, wenn sie die Achtzahl erreicht haben, an die Oberfläche, theilen sich dort noch mehrmals und werden schliesslich ziemlich kleine Zellen, die sich an einander schliessen und so die Keimhaut darstellen.

4. *Bythotrephes longimanus*.

Schon seit geraumer Zeit hatten wir unser Augenmerk auf diese Art gerichtet, die uns zur Sicherstellung der betreffenden Verhältnisse an den befruchtungsbedürftigen Wintereiern ganz besonders günstig schien. Nicht nur sind die Eier, die wie alle Daphniden-Wintereier viel Dotter enthalten und deshalb ganz undurchsichtig sind, von bedeutender Grösse (Durchmesser 0,53 mm) und lassen sich gut in etwa 40 Schnitte zerlegen, sondern sie bieten auch den grossen Vorzug, nicht aus dem Brutraum herausfallen zu können, wie dies bei *Leptodora* beinahe regelmässig geschieht, wenn das Thier sich gefangen sieht, wie es aber auch bei vielen Daphninen und Sidinen sehr leicht beim Härten der Thiere in Alkohol vorkommt. Der Brutsack von *Bythotrephes* ist geschlossen und hängt nur durch den engen Begattungsanal mit der Aussenwelt zusammen. Schliesslich feuerte uns auch noch der Umstand an, gerade *Bythotrephes* auf die Richtungskörperbildung und Befruchtung zu untersuchen, dass diese Art so ungewöhnlich grosse Samenzellen besitzt, die man leicht nach der Begattung im Brutraum wahrnimmt, und von denen man hoffen konnte, dass sie auch nach ihrem Eindringen in's Ei sich noch erkennen und vielleicht mit besonderer Klarheit die Rolle würden wahrnehmen lassen, die der Körper der Samenzelle bei der Befruchtung spielt.

Ogleich diese Erwartungen nicht getäuscht wurden, so hat es doch lange Zeit gedauert, ehe wir bei dieser Art zu befriedigenden Resultaten gekommen sind, und zwar einfach deshalb, weil es nicht ohne weiteres gelingt, ganz junge Eier zu erhalten. Schon im Herbst 1886 hatten wir eine grosse Anzahl frisch gefangener, Wintereier tragender Weibchen in Schnitte zerlegt, allein ohne dass wir auch nur ein einziges Ei in Richtungskörperbildung oder in den frühesten Stadien der Furchung darunter fanden. Da *Bythotrephes* in Gefangenschaft die Eier nicht, oder nur ganz ausnahmsweise ablegt und auch dann nur unbefruchtet, so dass sie rasch zerfallen, so haben wir in diesem Jahr unsere Methode in folgender Weise abgeändert und damit sehr gute Resultate erzielt, d. h. eine ziemlich grosse Zahl (etwa 50) junger Stadien erhalten, von der Eireife und dem Austritt in den Brutraum an bis zur Befruchtung und den darauf folgenden Stadien der Furchung.

Wir fischten die Thiere bei raschem Fahren mit dem Schwebnetz am Tage in geringer Tiefe (etwa 4—6 Meter tief) und liessen das Netz jedesmal nur kurze Zeit nachschleppen (10 Minuten). Nach dem Heraufziehen wurden dann die gefangenen Thiere sogleich mit heissem

Alcohol von 33 ‰, dem etwas Sublimat beigesetzt war, getödtet. Wir erhielten auf diese Weise zu jeder Tageszeit alle möglichen Entwicklungsstadien und darunter viele junge. In Copula kam zwar kein Pärchen zur Beobachtung, wohl aber befanden sich mehrere Weibchen darunter, bei denen die Begattung durch den Fang unterbrochen worden sein musste, da ihre Eier gerade im Begriff standen, aus dem Eierstock in den Brutraum überzufließen. Samenzellen waren bei solchen Thieren noch nicht im Brutsack zu finden, obgleich normaler Weise der Austritt der Eier mit der Begattung wohl zusammenfällt. Allein die Samenzellen scheinen erst ausgestossen zu werden, wenn die Eier vollständig übergetreten sind, nicht schon vorher. Wir fanden sie bei vielen Weibchen im Brutsack, und zwar immer nur wenige, nie mehr als 10, oft weniger, und stets nur bei solchen Thieren, deren Eier nicht mehr wurstförmig, sondern bereits wieder kuglig zusammengezogen waren.

Die Bildung des Wintereies im Eierstock, sein Ueberfließen in den Brutraum und die darauf folgende Bildung einer feinen Dotterhaut, die sich dann durch Auflagerung des gelben Secretes des drüsigen Bodens der Bruthöhle mächtig verdickt u. s. w., dies ist alles schon von dem Einen von uns vor geraumer Zeit geschildert worden <sup>1)</sup>. Was aber damals an den undurchsichtigen Eiern nicht gesehen werden konnte, war das Verhalten des Kerns. In jungen Eiern, deren Eizelle mit der Ablagerung des Dotters erst begonnen hat, ist derselbe als durchaus typisches Keimbläschen noch zu erkennen, später aber wird er durch die immer mässiger sich entwickelnden grossen und kleinen Kugeln des Dotters vollständig verhüllt.

Ueber sein Verhalten gaben uns nun Schnitte den gewünschten Aufschluss. Bei der Eireife steigt der Kern an die Oberfläche des Eies empor und beginnt nun jene bekannten Veränderungen einzugehen, welche zur Bildung der ersten Richtungsspindel führen. Dieselbe bildet sich aber noch nicht im Eierstock, sondern erst im Brutraum.

An Eiern, welche gerade im Ueberfließen in den Brutsack begriffen waren und halb im Eileiter, halb im Eierstock lagen (Fig. 43 A *Kbl*), befand sich das Keimbläschen in der hinteren Hälfte des Eies, nahe an dessen Oberfläche. Seine Membran war an der einen Seite kaum noch zu erkennen, an der andern war sie erweicht, wie wir dies früher

---

1) WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 28, p. 134, 1877.

von *Leptodora* beschrieben haben, und durch die andrängenden Dotterkugeln stark eingebuchtet (Fig. 43 B). Der Nucleolus erscheint noch sehr gross und dunkelblau gefärbt vom Hämatoxylin, und neben ihm erkennt man viele zu einem unregelmässig verschlungenen Faden aufgereichte kleine Chromatin-Kügelchen. Ob der sie verbindende achromatische Faden nur ein einziger ist, oder aus mehreren Stücken besteht, lässt sich nicht erkennen. In dieser Periode beginnt der Nucleolus sich aufzulösen, und seine Auflösung schreitet so rasch vorwärts, dass er bereits vollständig verschwunden ist, ehe noch die erste Richtungsspindel sich ganz ausgebildet hat (Fig. 44 A u. B *Rsp*<sup>1</sup>). Es verhält sich also hier ganz, wie wir es für *Leptodora* andern Ortes bereits angegeben haben<sup>1)</sup>, und zwar nach Beobachtungen am lebenden Ei, und wie es sich auch bei allen andern Daphniden verhält.

In diesem Zustand der beginnenden Umwandlung gelangt also der Kern des Eierstockseies in den Brutsack, um nun hier seine Metamorphose zu vollenden und sich zur ersten Richtungsspindel umzubilden.

Bevor hierauf eingegangen wird, ist noch etwas hervorzuheben. Das Keimbläschen liegt im Dotter, sowohl früher, wo es sich im Mittelpunkt des Eies befindet, als später, wo es, an der Peripherie liegend, seine Umgestaltung einleitet. Die Dotterkugeln umgeben es unmittelbar, und das im Ei enthaltene Protoplasma ist durch das ganze Ei gleichmässig vertheilt als ein Netz von feinen Fäden und Platten, welche die feinen Lücken zwischen den Dotterkugeln ausfüllen. Bei etwas stark gefärbten Schnitten sieht man sehr schön und deutlicher als bei andern Arten diese blauen Protoplasmanetze sich von den farblosen Dotterkugeln abheben (Fig. 43 A u. B, Fig. 44 A u. B). Auch an der Oberfläche des Eies befindet sich nur eine ganz dünne Schicht von Protoplasma, auf Schnitten durch eine feine blaue Linie angedeutet. Dieses Verhältniss ändert sich während der Umwandlung des Keimbläschens. Das Protoplasma sammelt sich um den Kern an, und wenn das zweite Richtungskörperchen sich abgelöst hat, ist der im Ei zurückbleibende „Eikern“ umgeben von einem sehr ansehnlichen protoplasmatischen Zellkörper von sternförmiger oder amöbenartiger Gestalt, der ringsumher ziemlich lange, spitze Fortsätze zwischen die Dotterkugeln hinsendet. Wir haben also dann gewissermaassen eine Zelle in der Zelle, d. h. in der Dottermasse, innerhalb welcher sie sich dann auch gleich einer Amöbe umherbewegt, wenn auch nicht willkürlich, sondern nach den Gesetzen der Zelltheilung. In dieser relativen Selbst-

1) WEISMANN u. ISCHIKAWA, Nr. 2, Taf. II, Fig. 24—30.

ständigkeit des den Eikern und später die Furchungskerne unmittelbar umhüllenden Protoplasmakörpers möchten wir unsere Rechtfertigung finden, wenn wir diese Gebilde als „Binnen-Eizelle“ und als „Furchungszellen“ bezeichnen — natürlich nur aus practischen Gründen und ohne theoretischen Vorstellungen über die Machtsphäre der einzelnen Kerne und der Definition des Begriffes „Zelle“ hier irgendwie vorzugreifen.

Die Bildung zweier primärer Richtungskörper konnte vollkommen sichergestellt werden. Auf Fig. 45 A sieht man das erste Richtungskörperchen ( $Rk^1$ ) dem Protoplasmahof, der die Eikernmasse umhüllt, oberflächlich aufliegen, in Fig. 45 B, welche den folgenden Schnitt durch dasselbe Ei darstellt, ist die zweite Richtungsspindel sichtbar, im Begriff, den zweiten Richtungskörper ( $Rk^2$ ) abzuschneiden. Aus etwas späterer Zeit besitzen wir viele Schnittserien, an welchen die beiden Richtungskörper nachweisbar sind, als kleine, in die Oberfläche des Eies eingesenkte Zellen mit deutlichem Kern, nicht immer unmittelbar an einander stossend, sondern öfters durch einen kleinen Zwischenraum (zwei Schnitte dick) getrennt. Sie ragen auch hier nicht über die Oberfläche des Eies empor, und ihr Protoplasmakörper schmiegt sich centralwärts genau den ihm umgebenden Dotterelementen an.

Nachdem der zweite Richtungskörper sich abgelöst hat, verdichtet sich das den Eikern umgebende Protoplasma zu einem ansehnlichen strahligen Zellkörper, den wir noch dicht unter der Eirinde beobachtet haben, gerade unter dem zweiten Richtungskörper, der aber dann in den Mittelpunkt des Eies wandert und dort die Copulation mit der inzwischen eingedrungenen Samenzelle erwartet. Dies wäre also die „Binnen-Eizelle“.

Das Eindringen der Samenzelle geschieht, wie immer, unmittelbar nach dem Ueberfliessen des Eies in den Brutraum. In dem in Fig. 43 abgebildeten Ei war noch keine eingedrungen, dagegen wohl in dem in Fig. 44 abgebildeten, in dem der erste Richtungskörper gerade sich abschnürt.

So verschieden die Samenzelle des Hodens vom ganzen Ei ist, und so verschieden auch von der in der Dottermasse des Eies liegenden „Binnen-Eizelle“, so sehr ähnelt sie dieser letzteren, sobald sie einmal in's Innere des Eies eingedrungen ist; die Aehnlichkeit ist so gross, dass beim Fehlen äusserer Anhaltspunkte, wie Lage der Richtungskörper oder Spur der Eindringungsbahn, eine Unterscheidung der Samenzelle und der „Binnen-Eizelle“ höchstens noch im Anfang durch den gewöhnlich grösseren und stärker färbaren Nucleolus möglich ist.

Die grossen ovalen Samenzellen, wie sie im Hoden des Männchens liegen und leicht von dort zum Austritt gebracht werden können, sind von dem Einen von uns bereits vor Jahren beschrieben und auch bereits im Brutraum des Weibchens gesehen worden. Es wurde damals schon von ihnen gesagt, dass sie für gewöhnlich weder hier noch dort Fortsätze aussenden oder irgend welche active Bewegungen ausführen, dass es aber wahrscheinlich sei, dass sie bei Berührung mit der Eizelle in amöbenartige Bewegung gerathen. So verhält es sich in der That. Bei der Ejaculation in den Brutraum bleiben sie, vermuthlich mittelst ihres überaus weichen und klebrigen Protoplasmas, an dem Ei hängen, und nun gehen sie in lebhafte Bewegung über, senden zahlreiche kurze Scheinfüsschen zwischen die Dotterkugeln hinein und bohren sich nach Art eines Wurzelfüsslers in das Ei ein. Wir haben an einem Ei, bei welchem die Bildung der Dotterhaut sich abnormer Weise verzögert hatte, zwei Samenzellen, die im Begriff standen, sich einzubohren, auf Schnitten nachweisen können, sowie eine dritte, die bereits im Innern lag. Fig. 47 zeigt in der Mitte des Eies die „Binnen-Eizelle“, bei *Spz*, *Spz'*, *Spz''* die drei Samenzellen, deren letzte aussen etwas verletzt ist. Fig. 47A stellt sie bei stärkerer Vergrösserung dar, und man erkennt, wie die äussere Fläche derselben, soweit vorhanden, ganz glatt ist, während die Berührungsfläche mit dem Ei eine Anzahl kurzer spitzer Scheinfüsschen zwischen die Dotterkugeln des Eies eingebohrt hat.

Für gewöhnlich dringt, wie überall, nur eine einzige Samenzelle ein, und unmittelbar darauf scheidet das Ei eine zarte Dotterhaut aus, die, wie es scheint, das weitere Eindringen von Samenzellen verhindert.

Sobald die Samenzelle im Innern angelangt ist, hat sie die Gestalt einer Strahlencelle mit mächtigem, nach allen Seiten vielfach in feine Fortsätze ausstrahlendem Zellkörper, der sich mit Hämatoxylin schön blau färbt und so sich von den farblos bleibenden Dotterelementen scharf abhebt. Der Kern ist bläschenförmig und schliesst einen auffallend grossen, dunkelblau sich färbenden Nucleolus ein, mit welchem die Chromatinelemente wohl vermengt sind, ohne sich indessen deutlich von bloss nutritiven Elementen unterscheiden zu lassen. Der Eikern liegt in einem völlig ähnlichen, sternförmigen Zellkörper und unterscheidet sich höchstens durch etwas kleineren und weniger färbaren Nucleolus. Auch hier gelang es nicht, über die Form und Zahl der Chromatinelemente ganz in's Klare zu kommen; es scheinen nur zwei zu sein, nach der Copulation aber vier.

Der Eine von uns <sup>1)</sup> hat vor Jahren einmal am lebenden Thier das Eindringen einer Samenzelle in's Ei und nachher zwei dunkle Körper in der halbdurchscheinenden Dotterkugel gesehen und auch beschrieben. Die Richtigkeit der Deutung jener Beobachtung bestätigt sich jetzt, wo es an den Schnittpräparaten klar gelegt werden konnte, dass in der That die ganze Samenzelle in's Ei eindringt und mit der ihr an Masse gleichwerthigen Eizelle in der Copula verschmilzt. Es liegt also hier ein Fall vor, in welchem nicht bloss der Kern, sondern auch der Zellkörper des befruchteten Eies sich aus väterlicher und mütterlicher Substanz zusammensetzt. Die secundären Bestandtheile des Eikörpers, der Dotter, fehlen zwar in der väterlichen Zelle, aber das lebendige Protoplasma selbst wird an Masse nicht bedeutend hinter dem des Eies zurückstehen.

Durch Vereinigung der Binnen-Eizelle mit der Samenzelle im Centrum des Eies entsteht dann ein sehr grosser, strahlenförmiger Zellkörper, innerhalb dessen nun die Kerncopulation vor sich geht. Auf Fig. 46 A sieht man die beiden Kerne dicht neben einander, aber noch nicht parallel gelagert. Beide befinden sich auch hier im sogenannten Ruhestadium. Später befindet sich an ihrer Stelle die erste Furchungsspindel mit drei oder vier Chromatinelementen in der Aequatorialplatte. Die Zweitheilung der ersten Furchungs-Binnenzelle erfolgt in der Ebene der Längsaxe des Eies, und es entstehen so zwei immer noch recht grosse, sternförmige Zellen, die in der Queraxe des Eies gelegen sind, und aus denen nun durch abermalige Theilung die vier ersten Furchungszellen hervorgehen.

Bis zu diesem Stadium konnten die Richtungszellen verfolgt werden. Sie bleiben bis dahin ungetheilt an der Stelle liegen, wo sie sich gebildet haben; später waren sie nicht mehr aufzufinden. Im Stadium von 8 Furchungszellen treten diese 8 sternförmigen Zellen der Oberfläche des Eies schon ganz nahe, und in den darauffolgenden Stadien liegen sie ganz an der Oberfläche, feine Ausläufer strahlenförmig zwischen die Dotterelemente aussendend. Sollten dann noch Spuren der zerfallenen Richtungskörper vorhanden sein, so würden sie sich doch nicht mit Sicherheit mehr von den vielen Protoplasmaausläufern unterscheiden lassen, welche jetzt hier und da auch an der Oberfläche sichtbar werden.

---

1) WEISMANN, Beiträge zur Naturgeschichte der Daphnoiden. Abhandlung VI: Samen und Begattung der Daphnoiden, Leipzig 1879, und Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 33, p. 55.

Bei etwa 32 Furchungszellen erkennt man deutlich, dass die Oberfläche des Eies in grosse sechseckige Dotterbezirke eingetheilt ist, in deren Centrum jedesmal einer der nun schon ziemlich kleinen sternförmigen Protoplasmakörper der Zellen nebst ihrem Kern liegt. Eine feine blaue Saumlinie bezeichnet das Sechseck, ein Beweis, dass die Protoplasmanetze den ganzen Dotterbezirk durchsetzen und beherrschen. Bald setzen sich diese Netze auch in die Tiefe fort, und im Stadium von etwa 64 Zellen erkennt man deutlich strahlenförmige Züge von feinem Protoplasma von der Oberfläche des Eies bis in's Centrum hinziehen.

Eine „Copulationszelle“ wurde niemals am reifen und abgelegten Ei beobachtet; es wird aber im folgenden Abschnitt gezeigt werden, dass ein derselben entsprechendes Gebilde im reifenden Eierstocksei vorhanden ist.

### 5. *Polyphemus oculus*.

Trotz vieler Bemühungen ist es uns bisher noch nicht geglückt, die Dauereier dieser Art in hinreichender Zahl zu erhalten, um die Eireifung und die Befruchtung im Zusammenhang und möglichst vollständig an ihnen darzustellen. Die Thiere sind in ihrem Auftreten so unberechenbar und so abhängig von den zufällig gerade herrschenden Witterungs- und Wasserstands-Verhältnissen, dass man niemals hoffen darf, sie mit Sicherheit zu bestimmter Zeit vorzufinden, und noch weniger gerade in der Periode geschlechtlicher Fortpflanzung.

Es ist uns aber wenigstens möglich gewesen, festzustellen, dass auch hier eine Copulationszelle vorkommt, und dass dieselbe im Stadium von vier Furchungszellen noch keine Verbindung mit einer der letzteren eingegangen hat. Wir besitzen zwei Schnittserien je eines Eies aus dem betreffenden Stadium, auf welchen die Verhältnisse genau die gleichen sind. Fig. 48 zeigt einen der Schnitte, auf welchem zwei von den vier Furchungszellen zu sehen sind und weit ab von ihnen eine Zelle, deren Aehnlichkeit mit der Copulationszelle von *Moina* und *Daphnia* keinen Zweifel über ihre Natur lässt. Sie liegt in der Rindenschicht des Eies, und die Copulation, deren Vorkommen man nach der Analogie mit den beiden genannten Gattungen erschliessen kann, muss somit, wie dort, in einem späteren Furchungsstadium erst eintreten.

### 6. *Leptodora hyalina*.

Wir haben auch die abgelegten Wintererier dieser Art auf die Anwesenheit einer Copulationszelle untersucht, aber stets vergeblich, und

wir werden im folgenden Abschnitt zeigen, dass eine solche im befruchtungsfähigen Ei auch wirklich nicht vorhanden ist, obgleich sie sich im reifenden Ei vorfindet.

Ueber die Reifungserscheinungen des Eies oder auch nur über die Zahl der Richtungskörper liess sich hier nichts in Erfahrung bringen, da junge Eistadien nur ungemein selten zu erhalten waren.

### III. Die Vorgänge im reifenden Eierstocksei.

Aus den Thatsachen, welche im vorhergehenden Abschnitt mitgetheilt wurden, geht hervor, dass die Befruchtungsvorgänge bei den Dauereiern der Daphniden nicht wesentlich verschieden sind von denen bei anderen Crustaceen, dass aber neben denselben ein ganz ungewöhnlicher Verschmelzungsprocess einherläuft, der zwischen einer der Furchungszellen und einer Zelle vor sich geht, über deren Ursprung bisher noch nichts beigebracht wurde. Der vorliegende Abschnitt soll dem Nachweis desselben dienen.

Es wurde oben schon gesagt, dass wir längere Zeit hindurch die irrige Meinung festgehalten haben, die sonderbare Zelle, welche wir jetzt als „Copulationszelle“ bezeichnen, sei die Samenzelle. Der Irrthum war wohl verzeihlich, denn wenn auch die Grösse und Gestalt dieser Zelle keineswegs mit denen der betreffenden Samenzellen, wie sie im Hoden des Männchens enthalten sind, übereinstimmen, so konnte uns dieser Umstand allein doch noch nicht an unserer ersten Vermuthung irre machen, da eine Aenderung der Gestalt und ein Wachsthum bei vielen Samenzellen eintritt, sobald sie in's Ei eingedrungen sind, wie denn unter den hier behandelten Arten *Bythotrephes* dafür ein glänzendes Beispiel bietet. Und wie hätten wir von vornherein gleich annehmen sollen, es handle sich um einen ganz neuen und bisher unbekanntem Vorgang, da doch im abgelegten Ei keines Thieres bisher eine andre Zelle gesehen worden war als eben die Samenzelle. Freilich wäre auch eine Copulation der Samenzelle mit einer der auf parthenogenetischem Wege entstandenen Furchungszellen ein bisher unerhörter Vorgang gewesen. Dafür nun, dass die „Copulationszelle“ eine Samenzelle sei, schien vor allem der Umstand zu sprechen, dass es immer nur eine war, und dass diese eine Zelle stets schon beim Eintritt des Eies in den Brutraum vorhanden und ganz oberflächlich in der Rindenschicht des Eies gelegen war.

Dass sich die Sache trotzdem anders verhält, dass die Copulationszelle keine Samenzelle ist, zeigte sich sofort, als wir den Versuch

machten, Weibchen von *Moina*, welche reife Eier im Ovarium trugen, zur Eiablage zu zwingen, während sie von Männchen abgesperrt waren. Bei *Moina paradoxa* gelingt dieser Versuch, während bei der andern Art die Eier nur bei Begattung abgelegt werden, bei Absperrung von Männchen aber die Eier im Eierstock verharren, dort zerfallen und allmählich vollständig resorbirt und zur Herstellung von Sommereiern verwandt werden, wie dies von dem Einen von uns in seinen Daphniden-Abhandlungen früher schon geschildert worden ist.

Es ergab sich nun, dass die Eier isolirter Weibchen ebenfalls die sonderbare Zelle enthielten; dieselbe konnte also keine Samenzelle sein, und Schnitte durch reife Eierstockseier lehrten, dass sie bereits in diesen vorhanden ist. So stellte sich die weitere Aufgabe, zu erforschen, welcher Natur dieselbe sei, woher sie stamme und wie sie entstehe.

Die Untersuchungen darüber wurden zunächst und am eingehendsten bei *Moina paradoxa* angestellt, und zwar so, dass Weibchen, welche ein Winterei im Eierstock trugen, in Schnitte zerlegt wurden. Zuerst wurde die Möglichkeit in's Auge gefasst, dass die Zelle ein parasitisches Gebilde oder eine eingewanderte und durch ungewöhnliche Ernährung vergrösserte Blutzelle sein könnte. Die erste dieser beiden Möglichkeiten wird indessen schon dadurch ausgeschlossen, dass die Zelle in keinem Ei fehlt und in keinem doppelt oder mehrfach vorhanden ist. Ebenso wenig liesse sich einsehen, warum ein von aussen eingedrungenes Gebilde nicht auch einmal in eine der drei Nährzellen sich einbohren sollte, welche jede Eizelle umgeben, da diese ja dasselbe Nährmaterial enthalten, welches die jugendliche Eizelle enthält. Unter 132 reifenden Ovarialeiern aber, die wir auf Schnittserien untersuchten, fanden wir die Copulationszelle immer nur in der Eizelle, niemals in den Nährzellen. Dazu kam noch, dass die Blutzellen, an deren Eindringen man noch am ersten denken konnte, doch in der Grösse allzu sehr von der Copulationszelle verschieden waren, wie man aus Vergleichung der in Fig. 9 abgebildeten Blutzellen mit den Copulationszellen derselben Tafel VII, ersehen kann, da beide bei gleicher Vergrösserung gezeichnet sind.

Nach alledem musste vermuthet werden, dass die Copulationszelle im Ei selbst ihren Ursprung nimmt, und eine Vergleichung zahlreicher Stadien der Eientwicklung ergab dies denn auch mit aller Bestimmtheit. Das Kernmaterial der Copulationszelle stammt aus dem Keimbläschen, der Zellkörper dagegen wird — wenn wir nicht irren — aus dem Zellkörper der Eizelle entnommen.

Unsere Beobachtungen sind vorwiegend an Schnittserien von *Moina paradoxa* gewonnen.

In der jugendlichen Eizelle sucht man vergebens nach einer Copulationszelle; das im Verhältniss zum Zellkörper sehr grosse Keimbläschen ist das einzige heterogene Gebilde in dem noch völlig gleichartigen Protoplasma. Wiederholt aber fanden wir Keimbläschen dieses Stadiums, von deren zahlreichen und ziemlich grossen Chromatinkörnern eine gewisse Anzahl in offenbarem Austritt aus dem Keimbläschen begriffen war. Fig. 1 stellt ein solches dar. Man sieht zwei Haufen von stark färbaren Körnern von genau demselben Aussehen wie die im Innern des Keimbläschens befindlichen Körner ausserhalb desselben frei im Protoplasma liegen, den einen dieser Haufen noch verbunden mit dem intranucleären Chromatin durch eine Reihe von Kügelchen. Dieser Austritt scheint auch noch etwas später geschehen zu können, wenn die Abscheidung feiner Dotterkörnchen bereits begonnen hat (Fig. 2); bei nur wenig älteren Eiern aber findet sich in der Nähe des völlig intacten Keimbläschens an Stelle des unregelmässigen Haufens von Chromatinkörnern bereits ein nahezu kugliger Körper vor, innerhalb dessen eine grössere Anzahl stark gefärbter Körner liegen von derselben Art, wie sie früher frei im Protoplasma gelegen hatten. Fig. 3 giebt einen Schnitt durch ein solches Ei, der das Keimbläschen (*Kbl*) und ein wenig rechts von demselben den betreffenden Körper zeigt, den wir für die in der Bildung begriffene Copulationszelle (*Copz*) halten müssen. Auch in Fig. 4 ist dieser Körper (*Copz*) zu sehen, wo er aber minder scharf begrenzt erscheint. Mit dem weiteren Heranwachsen der Eizelle entfernt derselbe sich meistens weiter vom Keimbläschen, wie in Fig. 5 zu sehen, nimmt dabei mehr eine sphäroide Gestalt an und macht mehr und mehr den Eindruck einer Zelle mit Kern; so in Fig. 6, *Copz* u. *Copz'*. Eine gewisse Aehnlichkeit mit Blutzellen, wie sie in Fig. 9 und in Fig. 7 bei *Bl* abgebildet sind, lässt sich nicht in Abrede stellen; allein dies kann nur eine äusserliche Aehnlichkeit sein, da die Entstehungsgeschichte der Copulationszelle die Vermuthung, sie könne eine Blutzelle sein, ebenso bestimmt zurückweist wie die Thatsache, dass immer nur eine Copulationszelle in der Eizelle gefunden wird und niemals eine in einer der drei Nährzellen. Auffallend ist die nach und nach eintretende Verkleinerung der Chromatinkörner in der Copulationszelle, wie sie in Fig. 6, 7 und 8 zu erkennen ist. Allein wir wissen ja, wie sehr die Sichtbarkeit dessen, was wir Chromatin nennen, selbst in den Geschlechtszellen, zu verschiedenen Zeiten ihrer Entwicklung wechseln kann.

Die Umwandlung der ausgetretenen Kernsubstanz zu einem wirklichen, auch seiner Structur nach ausgebildeten Kern liess sich zwar nicht Schritt für Schritt verfolgen, aber doch in seinen Hauptstadien. Eben die Grössenabnahme der gefärbten Kügelchen spielt dabei eine Hauptrolle, sowie die damit verbundene Entstehung eines centralen hellen Raumes, in welchem sodann feinere färbare Körnchen (Chromatinkörnchen) und ein blasses Fadennetz nachweisbar werden. Die Figuren 3, 4 und folgende lassen einiges davon erkennen; der Vorgang endet also mit der Bildung eines ächten Kerns, den man „Nebenkern“ oder „Paranucleus“ nennen kann.

Zu dieser structurellen Ausbildung eines Kerns kommt nun noch die Ausbildung eines besondern Zellkörpers um diesen Kern. Darüber lässt sich indessen nicht viel beobachten; man sieht nur, dass Hand in Hand mit der Ausbildung des Kernes auch die eines Zellkörpers geht, der als eine nach aussen glatte und scharf gegen die Eikörpersubstanz begrenzte Schicht immer mehr und mehr über die gefärbten Körner hervorragt. Woher seine Substanz kommt, kann man nur vermuthen, jedenfalls wird sie nicht etwa direct aus dem Protoplasma des Eikörpers abgespalten, sondern bildet sich auf einem viel verwickelteren Wege durch die Ernährung von der Kernsubstanz aus, wenn auch auf Kosten des Zellkörpers.

Fast regelmässig entfernt sich die Copulationszelle während der allmählichen Reifung des Eies immer weiter vom Keimbläschen, wie dies besonders in den Fig. 8 und 10 zu sehen ist, in welchen dieselbe ganz am Rande des Eies, dicht an einer der Nährzellen liegt.

Zwischen der Copulationszelle des reifen Eierstockseies und der des frisch in den Brutraum übergetretenen Eies ist kein Unterschied zu bemerken, so dass an der Identität des Gebildes nicht zu zweifeln ist. Fig. 11 *Copz* zeigt eine solche vom abgelegten Ei, bei schwächerer, Fig. 11 C dieselbe Zelle bei starker Vergrösserung, Fig. 12 eine solche aus einem andern frisch abgelegten Ei. Die Erscheinung der Copulationszelle bleibt dieselbe, mag das abgelegte Ei befruchtet sein, wie in Fig. 11, oder unbefruchtet geblieben sein, wie in Fig. 13 und 14. Nur der Eikörper selbst zeigt sich in unbefruchteten Eiern sehr bald nach der Ablage schon verändert, wie dies oben schon geschildert und auf Fig. 13 und 15 dargestellt ist.

Nach allen diesen Beobachtungen können wir nicht umhin, die Copulationszelle als ein Product des Eies selbst aufzufassen, deren Bildung auf einem Austritt färbbarer Kernsubstanz aus dem Keimbläschen beruht, worauf dann die Bildung eines Zellkörpers nachfolgt.

So seltsam und ungewöhnlich diese Entstehungsweise einer Zelle auch erscheinen muss, so sehen wir doch keinen Ausweg, durch den wir diese Auffassung vermeiden könnten. Allerdings haben wir den Austritt der Kernsubstanz aus dem Keimbläschen nicht direct am lebenden Thier und Ei gesehen, und es wird das auch in Zukunft schwerlich bei Daphniden gesehen werden können, da einer solchen Beobachtungsweise kaum zu überwindende technische Hindernisse entgegenstehen, allein wir müssen dennoch unsere an Schnitten gemachten Beobachtungen für beweisend halten. Solche Bilder wie die in Fig. 1 und 2 abgebildeten wurden öfters gefunden und mehrmals zweimal in demselben Thier, d. h. also in jedem der zwei Wintereier, von denen je eines in jedem Ovarium gleichzeitig reift. Dies schliesst allein schon die Möglichkeit aus, diese Bilder etwa als zufällige Verletzungen des Keimbläschens durch das Schneiden zu deuten. Wir haben diese Möglichkeit in's Auge gefasst und deshalb auch alle Nährzellenkerne daraufhin gemustert; allein nirgends fanden sich bei ihnen ähnliche Bilder, überall war die Kernmembran bei ihnen unverletzt und die färbbaren Körner stets im Innern des Kerns gelegen. Es kann also auch nach diesem Befund kein Zufall sein, wenn wir beim Keimbläschen wiederholt diese Bilder von austretender Kernsubstanz erhielten, wobei noch besonders zu berücksichtigen ist, dass auf allen diesen Schnitten die Membran des Keimbläschens an der Stelle des Austritts unsichtbar oder doch undeutlich ist. Keine Zerreissung findet statt, wohl aber scheinen chemische oder moleculare Veränderungen derselben in diesem Moment einzutreten.

Das Austreten selbst muss wohl auf activer Bewegung der blassen hyalinen Substanz (achromatischer) des Kerns beruhen, von welcher jedes Chromatinkörnchen umgeben ist. Eine solche helle Substanz ist auf unsern Schnitten überall und oft mit grosser Deutlichkeit wahrzunehmen, sie liess sich aber auf den Tafeln, ohne mehrfache Farbtöne zu Hülfe zu nehmen, nicht wiedergeben. Hämatoxylin färbt diese Substanz ganz schwach, während das von ihr umschlossene Chromatinkörnchen tief blau wird. Die Körnchen treten offenbar einzeln aus, aber immer mehrere dicht hinter einander an derselben Stelle der Keimbläschenmembran. Man kann dies an der Figur der ausserhalb liegenden und kürzlich erst ausgetretenen Körnchen ganz wohl sehen und weiter auch erschliessen, dass der Austritt einer Gruppe von Körnchen sich wiederholt ereignet, aber immer an derselben oder ganz benachbarten Stellen des Keimbläschens.

Uebrigens ist ja auch der Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen nicht zum ersten Male hier behauptet worden. Wir erinnern an die Beobachtungen von FOL und ROULE am Ei der Ascidien und an diejenigen von BLOCHMANN und STUHLMANN am Insectenei. Besonders wichtig scheint uns in dieser Hinsicht eine neue Beobachtung LEYDIG'S<sup>1)</sup>, der am lebenden Ei von *Theridium* „das Vordringen der Keimfleckes in den Dotter hinein“ beobachten konnte. Wir haben diese Angabe, die indessen nicht näher ausgeführt ist, erst kennen gelernt, nachdem wir bereits zu dem Schlusse gekommen waren, dass die Bilder von den Wintereiern der Daphniden nur als Austritt von Kernsubstanz gedeutet werden dürfen, wir sind also nicht dadurch in unserer Deutung beeinflusst worden; aber wir halten eine solche directe Beobachtung des Vorgangs, wenn sie auch an einer andern Thiergruppe gemacht ist, für eine höchst werthvolle Stütze dieser unserer Deutung. Genauer soll auf die verschiedenen Angaben über Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen erst im letzten Abschnitt eingegangen werden. Hier sei nur noch die gewiss bemerkenswerthe Thatsache mitgetheilt, dass es Daphnideneier giebt, in welchen zwar auch ein vom Keimbläschen stammender „Nebenkern“ (Paranucleus) sich bildet, ohne aber zu einer „Copulationszelle“ zu werden, d. h. ohne später mit einer der Furchungszellen zu verschmelzen. Dieser Nebenkern geht vielmehr zu Grunde innerhalb des Eies, noch ehe dasselbe seine völlige Reifung erlangt hat.

Wir fanden diese Thatsachen, indem wir die Frage zu beantworten suchten, ob die Copulationszelle ein allen Daphniden zukommendes Gebilde sei.

Der Eine von uns hatte schon vor vielen Jahren in jüngeren Eierstockseiern von *Leptodora hyalina* am lebenden Thier neben dem Keimbläschen einen kleinen kugligen Körper gesehen, dessen Substanz der des Nucleolus des Keimbläschens genau gleich und der auch meistens eine helle Vacuole enthielt, gerade wie dieser sie meistens aufweist. Dieser Befund ist in Fig. 53, Taf. VII, dargestellt, sowie von einem andern Ei desselben Thiers in Fig. 54. Nun konnte aber wiederholt in etwas jüngeren Eiern der gleiche Körper (*pn*) innerhalb des Keimbläschens erkannt werden (Fig. 51 u. 55 A u. B), so dass die Vermuthung kaum abzuweisen war, es möchte hier eine Wanderung desselben aus dem Innern des Keimbläschens hinaus in den Eikörper

1) LEYDIG, Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustand, in: Zool. Jahrbücher, Bd. 3, Abth. f. Anat., p. 395.

stattfinden. Direct am lebenden Thier war dieselbe nicht zu verfolgen, wohl aber wurde diese Annahme dadurch noch wahrscheinlicher, dass immer nur ein solcher Körper (*pn*) vorhanden war mit einziger Ausnahme des in Fig. 52 abgebildeten Falles, wo dem einen Körper noch ein ganz kleiner zweiter aufsitzt. Dass es sich überhaupt nicht um einen zufälligen Befund dabei handelte, ging schon daraus hervor, dass der Körper *pn* sich immer nur in Winteriern vorfand, niemals in Sommeriern, sowie dass er niemals in oder neben den Kernen der drei Nährzellen vorkam, die dem Aussehen nach dem Keimbläschen ganz gleich sind. Bekanntlich entstehen die Eier der Daphniden aus Gruppen von je vier anfänglich völlig gleich aussehenden Keimzellen. Von diesen verhalten sich aber drei später als Nährzellen, d. h. sie lösen sich zu Gunsten der einen Eizelle allmählich auf. Nun ist gewöhnlich die dritte Zelle jeder Gruppe die künftige Eizelle, was sich erkennen lässt, sobald die Dotterabscheidung in derselben beginnt, ausnahmsweise aber kommt es hie und da auch wohl einmal vor, dass die zweite Zelle, vom Keimstock aus gerechnet, zur Eizelle wird. Ein solcher Fall wurde auch bei *Leptodora* beobachtet, und in diesem Falle befand sich auch der Paranucleus nicht in der dritten, sondern in der zweiten Zelle, ein Beweis, dass er mit der Natur des Keimbläschens zusammenhängt und nur aus diesem, nicht aus den zu dieser Zeit noch scheinbar gleichen Kernen der Nährzellen hervorgehen kann.

Am lebenden Ei lässt sich über das weitere Schicksal dieses Paranucleus nur so viel erfahren, dass er sehr bald durch den Dotter vollkommen verdeckt und der Beobachtung entzogen wird.

Wir nahmen nun diese alten und bisher nicht veröffentlichten Beobachtungen wieder auf und suchten sie zu vervollständigen. Zerlegung von Eiern in Schnittserien ergab, dass in Eiern, welche eben mit der Dotterabscheidung begonnen haben, der Körper noch im Innern des Keimbläschens liegt, aber dessen Wand angeheftet (Fig. 56 u. 56 A). Derselbe besteht aus stark färbbarer Substanz und enthält in seiner Vacuole Chromatinkörnchen, durch achromatische Fäden verbunden. Man wird ihn also wohl nach seinem Austritt als „Nebenkern“ oder „Paranucleus“ bezeichnen dürfen.

In älteren Eiern, in denen die Dotterabscheidung nahezu vollendet ist, findet er sich auch noch vor, aber weit entfernt vom Keimbläschen und umgeben von einem Hof von Protoplasma (Fig. 57 *pn*), welcher durch die andrängenden Dotterballen ein sternförmiges Aussehen erhalten hat. Noch etwas später (Fig. 58), dicht vor der Ab-

lage des Eies, ist der Protoplasmahof noch nachweisbar, nicht aber der Kern, von dem vielmehr nur noch Bruchstücke in Gestalt stark gefärbter Körner vorhanden sind. Eine „Copulationszelle“ ist von uns bei *Leptodora* in abgelegten Eiern niemals gesehen worden. Der Paranucleus, welcher wohl ohne Zweifel dem Kern derselben entspricht, geht also im reifen Ei zu Grunde.

Aehnlich verhält es sich bei den Wintereiern von *Bythotrephes*. Hier findet man in nahezu reifen Eiern innerhalb des Keimbläschens und dem Nucleolus desselben ganz nahe einen scheibenförmigen Körper, der sich wie der Nucleolus färbt (Fig. 59 u. 60 *x*). Etwas später, wenn das Keimbläschen bereits an die Oberfläche des Eies gestiegen ist, liegt dieser Körper ausserhalb des Keimbläschens und ist in einen Protoplasmahof eingebettet (Fig. 61 u. 61A). Man erkennt jetzt in dem Nebenkern deutlich Chromatinkörner. Auch hier muss aber das ganze Gebilde rasch sich auflösen, denn im abgelegten Ei ist niemals mehr etwas davon zu finden gewesen; eine „Copulationszelle“ kommt, wie oben gezeigt wurde, bei *Bythotrephes* nicht vor.

#### IV. Zusammenfassung und Beurtheilung der Thatsachen.

Zwei Reihen von Erscheinungen sind in dieser Abhandlung vorgeführt worden, die zwar an denselben Objecten, dem Winterei der Daphniden, ihren Ablauf nehmen, die aber doch nicht in unmittelbarem Zusammenhang stehen und die deshalb getrennt besprochen werden sollen. Die eine wird von der Umwandlungsgeschichte des Keimbläschens zum Eikern dargestellt, die andere von der Entstehung und den Schicksalen jener sonderbaren „Copulationszelle“.

Was zuerst die Umwandlung des Keimbläschens betrifft und die Bildung der Richtungskörper, so verhält sich dieselbe im Wesentlichen hier ganz so, wie bei allen befruchtungsbedürftigen Eiern, d. h. es werden zwei primäre Richtungskörper gebildet, die Kernsubstanz des reifen Keimbläschens wird also successive zweimal halbiert, und nur das im Ei dann noch zurückbleibende Viertel der Kernsubstanz bildet den Eikern. Diese Thatsache hat insofern einen grösseren Werth als die entsprechende Feststellung bei Arten aus andern Gruppen des Thierreichs, weil bei den Daphniden neben sexueller auch parthenogenetische Fortpflanzung vorkommt, und weil, wie in früheren Abhandlungen nachgewiesen wurde, bei den parthenogenetischen Eiern dieser Thiergruppe nur ein primäres Richtungskörperchen gebildet wird, der Eikern folg-

lich aus der Hälfte der Kernsubstanz des reifen Keimbläschens besteht. Das „Zahlgengesetz der Richtungskörper“, wie es von dem Einen von uns seiner Zeit aufgestellt und von uns Beiden in mehreren Schriften mit weiteren Thatsachen belegt wurde<sup>1)</sup>, erhält dadurch eine noch festere Begründung. Bis jetzt ist weder uns noch einem andern Forscher — soviel wir wissen — eine Abweichung von der Regel vorgekommen, dass bei befruchtungsbedürftigen Eiern stets zwei Richtungskörper abgelöst werden, bei Eiern aber, welche ausschliesslich auf Parthenogenese eingerichtet sind, nur ein solcher Körper. Dass bei exceptioneller Parthenogenese zwei Richtungskörper vorkommen können, wie PLATNER<sup>2)</sup> gezeigt hat, ja dass ihrer zwei sogar meistens noch vorkommen, wie wir nach eigenen Untersuchungen glauben möchten, widerspricht dem „Zahlgengesetz der Richtungskörper“ so wenig wie der Fund BLOCHMANN'S<sup>3)</sup>, dass die Bieneier zwei Richtungskörper auch dann austossen, wenn sie unbefruchtet bleiben und sich deshalb zu männlichen Thieren entwickeln. In beiden Fällen sind die Eier eben auf geschlechtliche Entwicklung eingerichtet, sie sind befruchtungsfähig, und um dies sein zu können, muss ihr Keimplasma halbirt, d. h. muss ein zweites Richtungskörperchen gebildet werden. Es ist deshalb durchaus irrig, wenn GIARD<sup>4)</sup> kürzlich meinte, die theoretischen Ansichten des Einen von uns über die Bedeutung der Richtungskörper könnten den erwähnten Thatsachen gegenüber nicht länger aufrecht erhalten werden. Die Möglichkeit parthenogenetischer Entwicklung braucht keineswegs bloss darauf zu beruhen, dass ein zweites Richtungskörperchen nicht gebildet wird, sondern sie beruht nach unserer Anschauung darauf, dass die zur Entwicklung nöthige Menge von Keimplasma im Ei vorhanden ist, mag diese nun davon herrühren, dass die Kernsubstanz des zweiten Richtungskörpers dem Ei erhalten bleibt, wie dies in allen bekannten Fällen ausschliesslich parthenogenetischer Eier der Fall ist, die alle nur einen Richtungskörper

1) Siehe unsere Schriften No. 1—5.

2) PLATNER, Die erste Entwicklung befruchteter und parthenogenetischer Eier von Liparis dispar, in: *Biolog. Centralblatt*, Bd. 8, p. 521, 1888.

3) BLOCHMANN, Ueber die Richtungskörper bei unbefruchteten sich entwickelnden Insecteneiern, in: *Verh. Nat.-med. Ver. Heidelberg (N. F.)*, Bd. 4, 1888.

4) GIARD, Sur la signification des globules polaires, in: *Compt. rend. des séances de la Société de Biologie*, 16 Févr. 1889.

bilden, oder mag sie dadurch zu Stande kommen, dass das nach Entfernung des zweiten Richtungskörpers im Ei zurückbleibende Keimplasma die Fähigkeit besitzt, sich durch rasches Wachstum auf's Doppelte zu vermehren. Vor den Beobachtungen von PLATNER und BLOCHMANN konnte man nicht mit Sicherheit sagen, auf welchem Wege das befruchtungsbedürftige Ei im Laufe der Parthenogenese zum parthenogenetischen wurde. Man konnte denken, es sei dies direct durch den Ausfall der zweiten Richtungskörpertheilung geschehen. Das Persistiren des zweiten Richtungskörpers bei exceptioneller Parthenogenese, welches wir selbst für einige Schmetterlingsarten bestätigen können, sowie das Verhalten der Bieneneier lehrt uns aber, dass der phyletische Entwicklungsgang ein etwas anderer war, dass aller Wahrscheinlichkeit nach das Vermögen parthenogenetischer Entwicklung zuerst durch die Erwerbung intensiverer Wachstumskraft des Keimplasmas zu Stande kam, und dass die Abschaffung der zweiten Theilung der Kernsubstanz des Eies erst eintrat, nachdem die Parthenogenese Regel geworden war für die betreffenden Eier. Weit entfernt deshalb, mit WEISMANN'S Theorie der Richtungskörper in Widerspruch zu stehen, bilden diese scheinbaren Ausnahmen des Zahlengesetzes nur eine Bestätigung ihrer Richtigkeit, wie andern Ortes eingehender erörtert werden soll.

Die zweite Reihe von Erscheinungen, über welche hier berichtet wurde, ist die der Paracopulation.

Die Thatsachen sind, kurz zusammengefasst, die folgenden. In dem befruchtungsbedürftigen Winterei von sechs Arten von Daphniden, welche vier Gattungen angehören, bildet sich während der Ovarialentwicklung des Eies eine Zelle in der Eizelle, an Volumen viel kleiner als diese und wie ein fremder Eindringling langsam in ihr sich umherbewegend. Sie entsteht, indem in dem noch jungen und dotterlosen Ei (*Moina*) ein Theil der Kernsubstanz activ aus dem Keimbläschen in die umgebende Protoplasmanasse austritt, sich zu einem wirklichen Kern (Paranuclus) organisirt und zugleich sich mit einem Zellkörper umhüllt.

Bei der Eiablage gleitet die „Copulationszelle“, in der Masse des Eikörpers gelegen, mit in den Brutraum und verhält sich zunächst ganz passiv. Nachdem aber die Befruchtung durch eine inzwischen eingedrungene Samenzelle stattgefunden, der Furchungsprocess seinen Anfang genommen und sich mehr oder weniger weit fortgesetzt hat, bewegt sich die Copulationszelle auf eine der im Innern des Dotters versenkten Furchungszellen los, streckt kurze Fortsätze aus und ver-

schmilzt mit ihr in einem förmlichen Copulationsact, indem zuerst die Zellkörper, dann die Kerne der beiden Zellen zusammenschmelzen. Bei zwei Arten geschieht dies schon im Stadium von 2 Furchungszellen, bei den vier andern erst im Stadium von 8 Furchungszellen.

Dass dieser Vorgang nicht bedeutungslos sein kann, liegt auf der Hand, welches aber seine Bedeutung sein mag, das ist für jetzt wohl kaum zu errathen. Warum das Keimbläschen Kernsubstanz ausstösst, die später dann einer der Furchungszellen zugeführt wird — ist schwer zu verstehen, jedenfalls wäre es verfrüht, darüber mit irgend einer theoretischen Deutung hervorzutreten, auch wenn man hinzunimmt, dass es stets eine der am vegetativen Ende des Eies liegenden Furchungszellen ist, mit welcher sich die Copulationszelle verbindet, oder wenn man berücksichtigt, dass der Vorgang nur in den befruchtungsbedürftigen Winteriern, niemals in den parthenogenetischen Sommeriern vorkommt. Die erstere Thatsache lässt freilich vermuthen, dass es immer dieselbe Furchungszelle sei, mit welcher die Copulationszelle sich verbindet, die letztere deutet darauf hin, dass der Vorgang mit der geschlechtlichen Fortpflanzung etwas zu thun hat. Warum aber ein Theil der Kernsubstanz des Keimbläschens sich nur mit dem Kern einer Furchungszelle verbindet, lässt sich daraus nicht ersehen und wird dadurch noch weniger verständlich, dass es bei manchen Arten von Daphniden gar nicht zum Act der Paracopulation kommt, dass zwar ein Paranuclus gebildet wird, dass derselbe sich auch mit einem Zellkörper umgiebt, dass aber dann das ganze Gebilde noch im Eierstock zerfällt und vom Eikörper resorbirt wird.

Allerdings stellt gerade diese letzterwähnte Thatsache eine Verbindung mit schon bekannten Vorgängen im Ei anderer Thiere her, bei welchen aus dem Keimbläschen ebenfalls Kernsubstanz austritt und sogenannte „Nebenkerne“ bildet, welche dann etwas später, und noch ehe das Ei seine volle Reife erlangt hat, zerfallen und resorbirt werden. Für das Verständniss des ganzen Vorgangs der Paracopulation gewinnen wir aber durch diese Analogie auch nicht viel, da die Bedeutung dieser „Nebenkerne“ ebenfalls unbekannt ist.

Es mag indessen hier der Ort sein, näher auf die bisher gemachten Beobachtungen über Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen einzugehen.

Die Angaben von FOL<sup>1)</sup> und ROULE<sup>2)</sup> über die Entstehung der

1) FOL, Sur l'origine des cellules du follicule et de l'ovule chez les Ascidiens, in: Compt. rend. Acad. Paris, 23 Mai 1883.

2) ROULE, La structure de l'ovaire et la formation des œufs chez les Phallusiadées: *ibid.*, 9 Avril 1883.

Follikelzellen des Ascidiencies durch Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen des Eies sollen nur kurz erwähnt werden, da sie höchstens auf die Entstehung des Paranucleus des Daphnidencies Licht werfen könnten, mit der Paracopulation aber wohl kaum in Beziehung gebracht werden können. Aehnlich verhält es sich mit den Beobachtungen von BALBIANI<sup>1)</sup> über eine „Knospung“ des Keimbläschens gewisser Myriopoden. Es scheinen sich hier Fortsätze am Keimbläschen zu bilden, die sich dann abschnüren und als rundliche kernartige Gebilde im Innern des Eikörpers liegen. Sie sollen später zum Dotterkern und zu den Epithelzellen werden. Doch bedürfen diese Angaben des berühmten Forschers um so mehr der Bestätigung, als sie, wenn wir nicht irren, noch nicht in ausführlicher Darstellung von ihm veröffentlicht worden sind. Dass den betreffenden Beobachtungen irgend etwas Thatsächliches zu Grunde gelegen hat, kann natürlich einem so vorzüglichen Beobachter gegenüber nicht bezweifelt werden, aber nach der kurzen Darstellung und den etwas schematischen Holzschnitt-Figuren kann man sich doch nicht ganz des Verdachtes entschlagen, es könnte sich möglicherweise um eine Täuschung durch Kunstproducte oder irgend welche niedere Parasiten gehandelt haben. Auch LEYDIG's neuere Mittheilungen<sup>2)</sup> über den Fund BALBIANI'S bringen die Sachlage nicht in's Klare, denn sie beweisen nicht mehr, als dass wirklich etwas im Ei von *Geophilus* vorkommt, was zuweilen eine unbestimmte Aehnlichkeit mit dem BALBIANI'schen Trichter hat. In den angezogenen Figuren (Taf. XIII, Fig. 53, 54, 55, 59 u. 61) sieht dieses Etwas indessen ganz verschieden aus, und wir erfahren auch nicht, ob es sich auf einem bestimmten Entwicklungsstadium des Eies regelmässig vorfindet. Vielmehr wird nur gesagt, dass es sich „namentlich an jungen und hellen Eiern“ finde. Neue Untersuchungen sind hier um so mehr am Platze, als sich bei keinem der übrigen Myriopoden bis jetzt etwas Aehnliches gezeigt hat. LEYDIG selbst konnte in den Eiern von *Lithobius* nichts von dem „Trichter“ finden, und Dr. OTTO VOM RATH, der auf dem Freiburger zoologischen Institut die Eier von *Glomeris* und *Polydesmus* auf diesen Punkt untersuchte, fand nach mündlicher Mittheilung so wenig etwas Besonderes an dem Keimbläschen wie HEATHCOTE<sup>3)</sup> bei den Eiern von *Iulus*.

1) BALBIANI, Sur l'origine des cellules du follicule et du noyau vitellin de l'œuf chez les Géophiles, in: Zool. Anzeig., 6. Jahrg., 1883.

2) LEYDIG, Beiträge zur Kenntniss des thierischen Eies im unbefruchteten Zustand, in: Zool. Jahrbücher, Bd. 3., Abth. f. Anat., 1888.

3) HEATHCOTE, The early development of *Iulus terrestris*, in: Quart. Journ. Microscop. Science, Vol. 26, p. 449.

Ohne deshalb die Angaben von BALBIANI irgendwie bestreiten zu wollen, scheinen uns doch neue Untersuchungen nothwendig, ehe man den Austritt von Keimbläschensubstanz in den Eikörper als eine festbegründete Thatsache ansieht.

Dagegen steht ein solcher Vorgang vollkommen fest bei dem Ei der Spinnen nach der schon oben angeführten Beobachtung LEYDIG's, der das Austreten von Kügelchen durch die Membran des Keimbläschens direct am lebenden Ei beobachtete. Seine Abbildungen (a. a. O. Taf. XII, Fig. 24 u. 25) erinnern durchaus an die Bilder, welche wir beim Ei von *Moina* beobachtet und auf Fig. 1 und 2 wiedergegeben haben.

Wie weit ähnliche Vorgänge im Thierreich verbreitet sind, lässt sich zur Stunde noch nicht übersehen. LEYDIG vermuthet sie für *Triton* unter den Amphibien und für die Fische, sowie für zahlreiche niederere Gruppen. Er bestätigt die „Rindenkerne“ oder doch „keruartigen Ballen“, welche HIS<sup>1)</sup> schon vor langer Zeit in den Eiern vom Lachs beschrieb, und bezieht sie auf Substanz, welche aus dem Keimbläschen ausgetreten ist. Bekanntlich gelten diese „Rindenkerne“ des unbefruchteten Eies, welche HIS von eingedrungenen weissen Blutkörperchen ableitete, nach den Untersuchungen späterer Forscher, wie BALBIANI<sup>2)</sup> und E. ZIEGLER<sup>3)</sup>, längst nicht mehr als ächte Kerne, und die wirklichen Kerne, welche man nach Beginn der Furchung im Dotter findet, sind nach den übereinstimmenden neuesten Beobachtungen von RÜCKERT<sup>4)</sup> an Selachiern und von C. K. HOFFMANN<sup>5)</sup> an Teleosteen „Furchungsproducte“, d. h. Abkömmlinge des ersten Furchungskerns; sie kommen also hier nicht in Frage. Ob die „blassen, rundlichen Körper“ in der Rindenschicht des unbefruchteten Lachseies etwa doch vom Keimbläschen stammen, ist allerdings damit nicht widerlegt, aber es scheint uns durch die Gründe, welche LEYDIG dafür anführt, auch nichts weniger als erwiesen.

1) HIS, Untersuchungen über das Ei und die Eientwicklung bei Knochenfischen, Leipzig 1873.

2) BALBIANI, Génération des Vertébrés, Paris 1879.

3) ERNST ZIEGLER, Die embryonale Entwicklung von *Salmo Salar*. Diss. inaug. Freiburg i. Br. 1882.

4) J. RÜCKERT, Zur Keimblattbildung bei Selachiern, ein Beitrag zur Lehre vom Parablast. München 1885.

5) C. K. HOFFMANN, Ueber den Ursprung und die Bedeutung der sogenannten „freien“ Kerne im Nahrungsdotter bei den Knochenfischen, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 46, 1888.

Bei *Triton*-Eiern fand LEYDIG Bilder, welche es ihm wahrscheinlich machten, dass die „Keimflecke“ wie kleine Amöben die Membran des Keimbläschens durchsetzen, um im Dotter alsdann zu den „intravitellinen, kernartigen Ballen zu werden, welche zuletzt über die Peripherie des Dotters sich ausbreiten“.

Bei *Insecten* scheint der Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen ein weit verbreiteter Vorgang zu sein; die Beobachtungen von BLOCHMANN<sup>1)</sup> und von STUHLMANN<sup>2)</sup> lassen darüber kaum einen Zweifel übrig. Beide Beobachter haben, der Erste an den Eiern von Ameisen und Wespen, der Andere an den Eiern zahlreicher Arten vieler *Insecten*-Ordnungen, den Austritt von Kernsubstanz aus dem Keimbläschen des reifen Eies angenommen und, wie wir glauben, auch so wahrscheinlich gemacht, wie dies ohne directe Beobachtung des Austrittes selbst möglich ist. Ueber die Natur der austretenden Körper sind sie freilich verschiedener Ansicht, indem BLOCHMANN dieselben als wirkliche Kerne, „Nebenkerne“, auffasst, während STUHLMANN sie mit dem Namen der „Reifungsballen“ bezeichnet. Sie haben zwar meist an verschiedenen Arten beobachtet, aber sie gehen auch da in der Deutung auseinander, wo ihnen, wie bei *Vespa*, dasselbe Object vorlag. In diesem Falle und bei den von BLOCHMANN allein untersuchten Ameisen scheint uns jedoch durch diesen Beobachter der Beweis erbracht zu sein, dass es sich um ächte Kerne handelt, dass somit die Bezeichnung „Nebenkerne“ beibehalten werden darf. Die betreffenden Gebilde sind bläschenförmig, enthalten Nucleolen, ein achromatisches Fadennetz und Chromatinkörnchen. Ob die Sache sich aber in allen den bloss von STUHLMANN allein untersuchten Fällen ebenso verhält, das dürfte wohl noch fraglich erscheinen, da ein Austritt von Kernsubstanz ja recht wohl auch ohne nachträgliche Organisation zum Kern denkbar ist, besonders wenn aus dieser Kernsubstanz später nichts weiter mehr wird. Dies ist aber nach der übereinstimmenden Angabe beider Beobachter der Fall; sowohl die „Nebenkerne“ BLOCHMANN's als die „Reifungsballen“ STUHLMANN's vertheilen sich mehr oder weniger im Dotter des

---

1) BLOCHMANN, Ueber die Metamorphose der Kerne in den Ovarial-eiern und über den Beginn der Blastodermbildung bei den Ameisen, in: Verhandl. des Naturhist.-medicin. Vereins zu Heidelberg, (N. F.) Bd. 3, 1884, und: Derselbe, Ueber die Reifung der Eier bei Ameisen und Wespen, ebenda 1886.

2) STUHLMANN, Die Reifung des Arthropodeneies nach Beobachtungen an *Insecten*, Spinnen, Myriapoden und Peripatus, in: Berichte d. naturforsch. Gesellschaft zu Freiburg i. Br., (N. F.) Bd. 1.

Eies und lösen sich dann auf; eine morphologische Rolle spielen sie also nicht, sie sind vielmehr in ihrer Entstehungsweise sowohl, als in ihren weiteren Schicksalen vollkommen unserem Paranucleus des Eies von *Leptodora* und *Bythotrephes* zu vergleichen.

Die Uebereinstimmung beider Gebilde ist eine so grosse, dass man geneigt sein könnte, sie auch in ihrer Bedeutung für das Ei für gleichwerthig anzusehen. Dann würde man aber die Paranuclei der Insecten gewissermassen für rudimentäre Organe erklären müssen, da man es schwerlich vermeiden kann, die Paranuclei von *Leptodora* und *Bythotrephes* als rückgebildete „Copulationszellen“ zu betrachten. Oder sollte es sich umgekehrt verhalten und die ächte Copulationszelle, wie sie bei den Daphnien, Moinen u. s. w. vorkommt, ein vervollkommneter und einer neuen Function angepasster Paranucleus sein? Gewiss ist das Erste das bei weitem Wahrscheinlichere, aber dennoch wird man zunächst noch nicht ohne weiteres den Paranucleus von *Leptodora* und *Bythotrephes* den „Nebenkernen“ und „Reifungsbällen“ der Insecteneier gleichstellen dürfen. Es finden sich doch auch Unterschiede zwischen beiden. So die Vielzahl der aus dem Keimbläschen austretenden Gebilde, während bei den Daphniden immer nur ein „Nebenkern“ gebildet wird. Immerhin wird es eine lohnende Aufgabe sein, weiter nachzuforschen, ob es nicht auch Insecteneier giebt, bei welchen die „Nebekerne“ später in Copulation mit Furchungskernen treten. Sollte sich dies herausstellen, so würde vermuthlich auch ein Einblick in die Bedeutung dieser heute noch räthselhaften Vorgänge nicht mehr fern sein.

Für jetzt lässt sich nichts weiter sagen, als dass die Paracopulation selbst noch ganz dunkel ist, dass aber auch die blosse Bildung von Paranuclei, welche sich im Ei auflösen, keiner recht befriedigenden Deutung fähig ist, wenn man sie nicht einfach als rudimentären Vorgang auffassen will. Dass diese Auflösung von besonderem Werthe für die Ernährung des Eies sein sollte, ist nicht anzunehmen, es könnte sich also wohl nur um die Ausstossung einer Substanz aus dem Keimbläschen handeln, welche der weiteren Entwicklung hinderlich sein müsste. Eine solche Bedeutung schreibt bekanntlich der Eine von uns der Ausstossung des ersten Richtungskörpers zu<sup>1)</sup>. Nun wird aber nicht nur im Daphnidenei, sondern, wie BLOCHMANN<sup>2)</sup> zuerst gezeigt hat,

---

1) Siehe Nr. 1.

2) BLOCHMANN, Ueber die Richtungskörper bei Insecteneiern, in Morph. Jahrbuch, Bd. 12, 1887.

auch im Ei der Insecten dieses Richtungskörperchen gebildet, und man kann deshalb in der Bildung eines oder mehrerer Paranuclei nicht etwa — wie STUHLMANN wollte — einen der Bildung des ersten Richtungskörpers gleichwerthigen Vorgang sehen. Auch liesse sich nicht einsehen, warum bloss das befruchtungsbedürftige Ei der Daphniden einer doppelten Reinigung bedürfte, da doch bei parthenogenetischen Eiern ein Paranucleus nicht vorkommt. Noch viel weniger aber lässt sich die Bildung des Paranucleus als ein blosser Reinigungsprocess des Keimbläschens auffassen, wenn man ihn als rudimentäre „Copulationszelle“ betrachtet. Denn was sollte die Wiedervereinigung der unbrauchbaren Kernsubstanz mit dem Kern einer Furchungszelle bedeuten? Gerade die Paracopulation beweist, dass diese Kernsubstanz nicht durchaus unbrauchbar ist, dass sie vielmehr in der Entwicklung des Embryos eine Rolle spielen kann.

Wir haben in einer unserer ersten kurzen Mittheilungen (siehe Nr. 6) über die Paracopulation die Vermuthung ausgesprochen, die Furchungszelle, mit welcher der Paranucleus sich verbindet, möge vielleicht die zukünftige „Genitalzelle“ sein. Die Gründe, welche wir dafür anführen können, sind indessen, wie wir wohl wissen, keine zureichenden. Sie liegen vor allem darin, dass es eine bestimmte Furchungszelle zu sein scheint, welche die Copulation eingeht, nicht etwa eine beliebige. Bei *Sida* und bei *Moina* war es immer eine der am vegetativen Pol des Eies liegenden Furchungszellen, wenn es auch keinen Anhalt dafür gab, weiter zu bestimmen, welche der 4 dort liegenden Zellen (*Moina*) die bevorzugte ist. Aber das Verhalten der Eier von *Sida*, bei welchen die Paracopulation schon im Stadium von 2 Furchungszellen eintritt, spricht dafür, dass auch bei *Moina* eine bestimmte Zelle die Copulation eingeht, denn auch hier ist es immer die am vegetativen Pol liegende Furchungszelle. An diesem Pol aber liegt nach GROBBEN'S schöner Entdeckung die „Genitalzelle“, d. h. die Zelle, aus welcher die Keimzellen des Embryos hervorgehen. Dazu kommt noch, dass, wenn es überhaupt eine bestimmte Zelle ist, sich schwer absehen liesse, welche andere Zelle in solcher Weise bevorzugt werden könnte als die „Genitalzelle“, d. h. der dem sterblichen, somatischen Theil des embryonalen Zellmaterials gegenüberstehende unsterbliche Theil.

Aber wenn auch diese Vermuthung dereinst Bestätigung finden sollte, so würden wir für jetzt aus ihrer Annahme keinen Gewinn ziehen, da sich eine klare Vorstellung von der Bedeutung der Paracopulation dennoch augenblicklich nicht gewinnen liesse; wir vermöch-

ten doch nicht zu sagen, welcher Art die Kernsubstanz ist, die zuerst dem Keimbläschen entzogen und dann später der Genitalzelle zugeführt wird.

So viel aber darf wohl auch jetzt schon vermuthet werden, dass es sich hier um einen Vorgang von allgemeinerer Verbreitung handelt. Wenn wir die Paracopulation als den ausgebildeten, die frühe Resorption der Copulationszelle aber als den rückgebildeten Zustand des Vorgangs anzusehen haben, dann liegt die Vermuthung nahe, dass auch die mannigfach beobachteten ähnlichen Vorgänge am Keimbläschen der Insecten und anderer Thiergruppen nicht immer zur Resorption der ausgetretenen Kernsubstanz hinleiten, sondern dass auch dort die „Nebenkerne“ noch eine weitere Bestimmung haben können. Jedenfalls wäre es seltsam, wenn nur bei den Daphniden die Furchungszellen-Copulation vorkäme, und man wird erwarten dürfen, dass Aehnliches auch in der Entwicklung anderer Thiere sich vorfindet. Vielleicht werden wir dereinst Modificationen des Vorgangs kennen lernen, die es gestatten, auch das Wesen desselben zu erschliessen; jedenfalls wird es geboten sein, mit eingehenden Deutungen so lange zurückzuhalten, bis weitere Thatsachen gefunden sein werden.

---

## Tafelerklärung.

### Tafel VII.

Sämmtliche Bilder beziehen sich auf die Entwicklung der Eierstockseier von *Moina paradoxa*; alle sind nach Schnittpräparaten gezeichnet bei derselben Vergrößerung (ZEISS, apochromatisches System von 4,0 mm Apertur mit Ocul. 8 = 700).

Fig. 1. Querschnitt eines Eierstockseies vor der Dotter-Abscheidung. Aus dem Keimbläschen, *Kbl*, ist Chromatin ausgetreten, und zwar an einer Stelle, an welcher die Membran des Keimbläschens nicht sichtbar ist. *Ep* Epithelzellen des Eierstocks; die Nährzellen sind nicht sichtbar.

Fig. 2. Etwas älteres Ei nahezu im Längsschnitt. *Nz*, *Nz'* Stücke von zweien der Nährzellen; auch hier ist aus dem Keimbläschen eine Gruppe von Chromatinkörnern ausgetreten. In Eikörper hat die Dotter-Abscheidung begonnen.

Fig. 3. Etwas jüngeres Ei als das vorige, in dem aber die Bildung der Copulationszelle weiter vorgeschritten ist. Am Keimbläschen scheint an der Seite, an welcher die Chromatinkörner ausgewandert sind, die Kernmembran geschwunden. *Nz*, *Nz'* Stücke von zwei Nährzellen; *Copz* eine Gruppe von Chromatinkörnern im Eikörper, die sich zur Copulationszelle ausbilden werden.

Fig. 4. Stück eines Längsschnitts der Eizelle, *Eiz*, mit dem Keimbläschen, *Kbl*, und einer noch freien Gruppe von Chromatinkörnern im Eikörper, *Copz*.

Fig. 5. Längsschnitt durch ein Ei desselben Stadiums; die Gruppe von Chromatinkörnern, *Copz*, liegt weit vom Keimbläschen entfernt; *Nz*<sup>1, 2</sup> und <sup>3</sup> die drei primären Nährzellen.

Fig. 6. Längsschnitt durch ein Ei des gleichen Stadiums. *Eiz* die Eizelle mit Keimbläschen, *Kbl*, Copulationszelle *Copz*, primären Nährzellen *Nz*<sup>1, 2</sup> u. <sup>3</sup>, sowie mit zweien der zahlreichen secundären Nährzellen, welche bei *Moina* den ganzen vordern Theil des Eierstocks ausfüllen. *Copz'* die Copulationszelle des Eies der rechten Seite des Thiers.

Fig. 7. Querschnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Man sieht wieder die Copulationszelle, *Copz*, in der Nähe des Keimbläschens.

Fig. 8. Stück eines Längsschnitts durch ein viel älteres Ei (Stadium von Fig. 10). Die Copulationszelle, *Copz*, zeigt Chromatinkörner an einem Faden aufgereiht.

Fig. 9. Blutzellen aus einem Schnitt durch ein weibliches Thier, theils aus dem Herzen, theils aus den Blutbahnen zwischen den Organen.

### Tafel VIII.

Sämmtliche Bilder beziehen sich auf Eier von *Moina paradoxa*.

Fig. 10. Eierstocksei, einige Zeit vor der Reifung. *Nz* eine der primären Nährzellen, *Copz* die Copulationszelle dicht neben derselben. *Ep* Epithel des Eierstocks; *SD* Serosa des Darms, *DEp* Epithel des Darms mit dem streifigen Cuticularsaum. Vergr. ZEISS 700.

Fig. 11. Frisch gelegtes Ei aus dem Brutraum. *Rsp*<sup>1</sup> die erste Richtungsspindel, *Dh* Dotterhaut, *Copz* die Copulationszelle; die jedenfalls bereits im Ei anwesende Samenzelle ist möglicherweise in Fig. 11 A dargestellt aus einem der nächstfolgenden Schnitte. Vergr. SEIBERT 1/V = 300.

Fig. 11 B. Die Richtungsspindel desselben Eies, bei ZEISS, 700fach vergr.

Fig. 11 C. Die Copulationszelle desselben Eies, bei ZEISS, 700fach vergr.

Fig. 12. Die Copulationszelle eines andern Eies desselben Stadiums. ZEISS, 700fach vergr.

Fig. 13. Frisch gelegtes Ei eines isolirten und nicht begatteten Weibchens. Man bemerkt die Copulationszelle, *Copz*, sowie viele unregelmässige Klumpen von Protoplasma, welche theils an der Oberfläche, theils tiefer im Dotter sich gebildet haben und den beginnenden Zerfall des Eies andeuten. Vergr. ZEISS 700fach.

Fig. 14. Copulationszelle aus dem unbefruchteten Ei eines anderen Thieres. Vergrößerung dieselbe.

### Tafel IX.

Sämtliche Bilder beziehen sich auf Eier von *Moina paradoxa*.

Fig. 15. Längsschnitt eines Eies unmittelbar nach seinem Austritt aus dem Eierstock. Am animalen Pol die erste Richtungsspindel, eine Samenzelle liess sich auf den Schnitten nicht auffinden; dennoch hatte die Abscheidung der Dotterhaut bereits begonnen (*Dh*), die unregelmässige Ballung des Rindenprotoplasmas muss als Beginn des Zerfalls in Folge der ausgebliebenen Befruchtung gedeutet werden. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 16. Die zweite Richtungsspindel am animalen Pol eines kürzlich gelegten Eies. Vergr. SEIBERT  $1/VII = 850$ .

Fig. 16 A, a. Animaler Pol eines andern Eies; *Rk*<sup>1</sup> der erste Richtungskörper. 16 A, b der darauffolgende Schnitt mit der zweiten Richtungsspindel, die in der Abschnürung des zweiten Richtungskörpers begriffen ist. Vergr. SEIBERT  $1/VII = 850$ .

Fig. 17. Frisch abgelegtes Ei, noch wurstförmig, aber mit bereits vollzogener Umwandlung des Keimbläschens. *Rk*<sup>1</sup> u. <sup>2</sup> die beiden Richtungskörper, *Eik* der in die Tiefe gerückte und mit protoplasmatischem Zellkörper umhüllte Eikern (secundäre Eizelle). Die Copulationszelle, *Copz*, liegt hier wie gewöhnlich in der vegetativen Hälfte des Eies. Dotterhaut weggelassen. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 18. Frisch abgelegtes Ei, in welchem der Spermakern, *Spk*, im Begriff steht, sich mit dem Eikern, *Eik*, zu verbinden; *Copz* Copulationszelle. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 19. Frisch abgelegtes Ei, einen Augenblick später getötet. Man sieht im Innern der central gelegenen secundären Eizelle die beiden Geschlechtskerne nahe bei einander. *Copz*, die Copulationszelle, zeigt auch hier deutlich eine Anzahl von Chromatinkörnern. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 20. Etwas älteres Ei; die erste Furchungszelle ist in Theilung begriffen und ihr Protoplasma bereits an den Polen der Spindel concentrirt, während die Tochterplatten des Kerns noch nicht weit vom Aequator abgerückt sind. Dicht daneben die Copulationszelle, *Copz*. *Rk* beide Richtungskörper. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 21. Etwas älteres Ei; die zwei ersten Furchungszellen haben sich getrennt; neben der dem vegetativen Pol zugewandten liegt die Copulationszelle. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 22. Stadium von 4 Furchungszellen, von denen nur 2 auf dem Schnitt sichtbar sind. *Copz*, die Copulationszelle, sendet strahlenförmige Fortsätze aus, die sich an die Furchungszelle anheften. Vergr. 330fach.

Fig. 22 A. Die Copulationszelle und betreffende Furchungszelle, bei 700facher Vergrößerung.

Fig. 23. Vierzelliges Stadium, das zweite Ei desselben Thieres von Fig. 22.

A. Die Furchungszellen der animalen Eihälfte.

B. Die der vegetativen Eihälfte mit der auch hier an der einen Furchungszelle anhängenden Copulationszelle. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

### Tafel X.

Fig. 24. *Moina paradoxa*. Stadium von 8 Furchungszellen, von denen 4 auf dem Schnitt eingezeichnet sind. Die eine der am vegetativen Pol liegenden Zellen,  $Fz^8$ , ist in Copulation begriffen mit der Copulationszelle, *Copz*. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 24 A. Die beiden in Copulation befindlichen Zellen desselben Schnittes. Vergr. ZEISS 700fach.

Fig. 25. *Moina paradoxa*. Dasselbe Stadium eines andern Eies; die Copulation der beiden Zellen weiter fortgeschritten. Vergr. ZEISS 700fach.

Fig. 26. *Moina rectirostris*. Vierzelliges Stadium, die Copulationszelle noch frei im Dotter, *Copz*. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 27. *Moina rectirostris*. Achtzelliges Stadium, doch ist die Theilung der Zellen noch nicht ganz vollendet, und je 2 Zellen hängen noch durch Protoplasmabrücken zusammen. Die Copulationszelle, *Copz*, hängt mit einer der Furchungszellen zusammen, Beginn der Copulation. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 28. *Daphnia pulex*. Frisch abgelegtes Ei, getötet mit Sublimatalcohol und ganz gefärbt mit Boraxcarmin; animaler Pol des Eies allein gezeichnet. Man sieht auf der Fläche desselben das erste Richtungskörperchen,  $Rk^1$ , in der Nähe die zweite Richtungsspindel,  $Rsp^2$ . Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 29. *Daphnia pulex*. Eipol im optischen Schnitt. Man sieht beide Richtungskörper,  $Rk^1$  und  $Rk^2$  und darunter den Eikern, *Eik*. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 30. *Daphnia pulex*. Schnittpräparat eines etwas jüngeren Stadiums, in dem das zweite Richtungskörperchen sich noch nicht abgeschnürt hat. Am vegetativen Pol des Eies liegt die Copulationszelle, *Copz*, und nahe dabei ein von Protoplasma umgebenes Chromatinkörperchen, welches möglicherweise dem Spermakern entspricht,  $Spz?$  Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 31. *Daphnia pulex*. Schnittpräparat eines jungen Eies, an dem auch der zweite Richtungskörper schon abgeschnürt ist,  $Rk^2$ . Die Copulationszelle, *Copz*, mit amöboiden Fortsätzen. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 31 A. Einer der folgenden Schnitte von demselben Ei, um den an einem Stück Dotterhaut, *Dh*, hängenden ersten Richtungskörper,  $Rk^1$ , zu zeigen. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

Fig. 32. *Daphnia pulex*. Schnitt eines etwas älteren Eies. Der Eikern liegt in der Tiefe, vom Protoplasmamantel umgeben, *Eiz*, zwischen ihm und der Copulationszelle, *Copz*, sieht man den winzigen Spermakern, *Spk*. Vergr. SEIBERT  $1/V = 330$ .

## Tafel XI.

Fig. 33. *Daphnia pulex*. Querschnitt durch ein Ei, in welchem sich soeben die erste Furchungszelle gebildet hat; man sieht in ihr die beiden Geschlechtskerne. Unter der Oberfläche des Dotters die Copulationszelle, *Copz.* Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 34. *Daphnia pulex*, Längsschnitt. Zweizelliges Stadium; man sieht beide Richtungskörper, *Rk*, und die Copulationszelle, *Copz.* Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 35. *Daphnia pulex*. Vierzelliges Stadium. Man sieht nur eine der 4 Furchungszellen, dann die beiden Richtungskörper und die Copulationszelle, *Copz.* Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 36. *Daphnia pulex*. Zwei Schrägschnitte desselben Eies im Stadium von 8 Furchungszellen.

A. Man sieht zwei der Furchungszellen, von denen die untere im Beginn der Copulation mit der Copulationszelle steht.

B. Die beiden Richtungskörper, durch 2 Schnitte vom Schnitt A getrennt. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 37. *Daphnia pulex*. 2 Längsschnitte durch ein Ei vom Stadium von 8 Furchungszellen.

A zeigt 4 Furchungszellen, von welchen die eine, *Fz*<sup>8</sup>, in Verschmelzung mit der Copulationszelle begriffen ist.

B zeigt die beiden Richtungskörper. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 38. *Daphnia longispina*. Ein Ei, welches im Begriff steht, aus dem Ovarium in den Brutraum überzufließen.

A. Die obere Hälfte liegt noch im Eierstock, die untere aber schon im Brutraum. *Ov, ov* junge Eizellen, *Ep* Epithelzellen der Eierstockswand; *Copz* die Copulationszelle.

B. Ein Stück der im Brutraum liegenden Hälfte des Eies von einem der folgenden Schnitte. *Rsp*<sup>1</sup> die erste Richtungsspindel, *Spk* vielleicht das gerade in das Ei eindringende Spermatozoon. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 39. *Daphnia longispina*. Längsschnitt eines jungen Eies mit der ersten Richtungsspindel, *Rsp*<sup>1</sup> und der Copulationszelle, *Copz.* Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 40. *Daphnia longispina*, desgleichen nach Bildung der ersten Furchungszelle, *Fz*<sup>1</sup>; die Copulationszelle in der Nähe des vegetativen Eipols. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 41. *Daphnia longispina*. Schrägschnitt durch ein Ei mit 2 Furchungszellen, *Fz*<sup>1</sup> u. <sup>2</sup>. Die Copulationszelle liegt ganz oberflächlich in der Nähe des vegetativen Pols. Die beiden Richtungskörper, *Rk*<sup>1</sup> u. <sup>2</sup>, liegen ungewöhnlich weit gegen den vegetativen Pol hin. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 42. *Daphnia longispina*. Schrägschnitt durch ein Ei mit 4 Furchungszellen, von denen 2 sichtbar. Die Copulationszelle liegt oberflächlich. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

## Tafel XII.

Fig. 43. *Bythotrephes longimanus*. Schnitt durch ein reifes Winter-*ei*, welches gerade im Begriffe ist, in den Brutraum überzutreten.

A. Das ganze Ei mit dem Keimbläschen, *KU*, in welchem zu beiden Seiten des Nucleolus Chromatinkörnchen sichtbar sind; also Richtungsspindel in Bildung begriffen. Vergr. SEIBERT 1|III = 120.

B. Das Keimbläschen allein mit umgebendem Dotter; *K* Kern der Eierstockshülle. Vergr. SEIBERT 1|VII = 850.

Fig. 44. *Bythotrephes*. A. Schnitt durch ein Ei, kurz nach der Ablage in den Brutraum. Die Spermazelle, *spz*, ist schon tief in's Ei eingedrungen und von amöboider Gestalt. Am animalen Pol des Eies liegt an der Oberfläche das in Umwandlung zur ersten Richtungsspindel begriffene Keimbläschen, *Rsp*<sup>1</sup>. Vergr. SEIBERT 1|III = 120.

B. Das in Umwandlung begriffene Keimbläschen, in dem sechs längliche Chromatinkörner sichtbar sind. Vergr. 850fach.

C. Die Spermazelle, deren protoplasmatische Ausläufer sich zwischen den Dotter hinein erstrecken. Vergr. SEIBERT 1|VII = 850.

Fig. 45. *Bythotrephes*. Schnitte durch ein etwas älteres Ei, an dessen animalen Pol die zweite Richtungsspindel liegt, im Begriff, den zweiten Richtungskörper abzuschneiden; darüber das erste Richtungskörperchen.

Fig. 45 A der erste Richtungskörper, Fig. 45 B die zweite Richtungsspindel mit dem zweiten Richtungskörper, *Rk*<sup>2</sup>. Vergr. 850.

Fig. 46. *Bythotrephes*, zeigt die Copulation der Samen- und Eizelle; die Protoplasmakörper beider bereits zur ersten Furchungszelle verschmolzen, die beiden Kerne aber noch selbständig, wenn auch dicht neben einander liegend. *Rk*<sup>1</sup> u. <sup>2</sup> die Richtungskörper. Vergr. SEIBERT 1|III = 120.

A. Dieselbe Furchungszelle mit dem väterlichen und mütterlichen Kern. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 47. *Bythotrephes*. Ei aus dem Brutraum, an welchem die Bildung der Dotterhaut sich verzögert hat und mehrere Samenzellen eingedrungen sind. Im Centrum liegt der vom Zellkörper umhüllte Eikern, die Binneneizelle (*Eiz*), unten im Dotter eine Samenzelle, kenntlich an dem tief blauen Nucleolus; *Spz*' wahrscheinlich auch eine Samenzelle, deren Kern aber nicht deutlich. Oben sitzt dem Ei eine Samenzelle, *Spz*'', auf, welche im Begriffe steht, in's Ei sich einzubohren. Vergr. SEIBERT 1|III = 120. Dieselbe ist in:

Fig. 47 A etwas stärker vergrößert (SEIBERT 1|V = 330; sie hat sich vom Dotter etwas abgehoben (künstlich), so dass man deutlich die Pseudopodien sieht, welche sie zwischen die Dotterkugeln ausschiebt.

Fig. 48. *Polyphemus oculus*. Schnitt durch ein Dauerei mit 4 Furchungszellen, von denen zwei in den Schnitt fielen, *Fz*<sup>1</sup> u. <sup>3</sup>. Die Copulationszelle liegt oberflächlich, *Copz*. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 49. *Sida crystallina*. Schnitt durch ein Dauerei mit zwei Furchungszellen, von welchen aber hier nur die eine sichtbar ist, *Fz*<sup>2</sup>, mit der die Copulationszelle im Begriffe steht, zu verschmelzen. Vergr. SEIBERT 1|V = 330.

Fig. 50. Samenzellen aus dem Hoden: A von *Moina rectirostris*, B von *Moina paradoxa*, C von *Daphnia longispina*, a frisch ausgetreten, b im Wasser gequollen, so dass man den seitlich anliegenden, stäbchenförmigen Kern sieht. A u. C b sind Copien alter Zeichnungen des Einen von uns, auf die Vergrößerung von 330 reducirt, die Fig. B u. Ca sind nach frischen Präparaten bei SEIBERT 1|V = 330 gezeichnet.

### Tafel XIII.

Fig. 51. *Leptodora*. Wintereigruppe aus dem Ovarium des lebenden Thiers. Man erkennt nicht die Zellgrenzen zwischen den 3 Nährzellen und der Eizelle; auch die Kerne sind von Aussehen gleich, doch entbehrt hier der Kern der Eizelle (das Keimbläschen, *Kbl*) der Vacuole. Neben dem Nucleolus ein rundliches Kernfragment *pn*. *K, K, K* die Kerne der Nährzellen. Vergr. HARTNACK 3|VII = 360.

Fig. 52. *Leptodora*. Das Keimbläschen aus der Eizelle einer Wintereigruppe eines andern lebenden Thiers. Neben demselben (*Kbl*) liegen zwei rundliche Körper *pn* von demselben Aussehen, wie der Nucleolus des Keimbläschens. Vergr. HARTNACK 3|VIII = 450.

Fig. 53. *Leptodora*. Wintereigruppe aus einem lebenden Thier. In der Eizelle (*Eiz*) hat die Dotterbildung begonnen, und dicht neben dem Keimbläschen (*Kbl*) liegt ein Körper *pn*, dessen Aussehen dem der vorigen Figuren gleicht. Vergr. HARTNACK 3|VII = 300fach.

Fig. 54. *Leptodora*. Das Keimbläschen aus einer andern Eigruppe desselben Thieres. Der Körper *pn* sitzt der Membran des Keimbläschens auf. Aus freier Hand gezeichnet bei HARTNACK 3|VII = 300.

Fig. 55. *Leptodora*. Keimbläschen aus der noch dotterlosen Eizelle eines lebenden Thiers. Neben dem Nucleolus ein Körper *pn*. A und B dasselbe Object, bei B um etwa 90° gedreht. Vergr. HARTNACK 3|VII = 300fach.

Fig. 56. *Leptodora*. Schnitt durch ein Winterei vom Stadium der Fig. 53. *Kbl* Keimbläschen, in welchem zahlreiche Chromatinkörnchen durch achromatisches Netzwerk verbunden erscheinen. Innen liegt bei *pn* der Kernmembran ein Körper an, dessen Rindenschicht die Färbung von Chromatin hat, ebenso wie die feinen, in seiner Höhlung liegenden Körperchen. Vergr. SEIBERT 0|V = 225.

Fig. 56A. Dasselbe Keimbläschen stärker vergrößert; ZEISS Ocul. 8 mit apochromat. System 4 = 500.

Fig. 57. *Leptodora*. Schnitt durch ein nahezu reifes Winterei, von welchem nur das Stück gezeichnet ist, in dem der Körper *pn* liegt, und zwar in Gestalt von Chromatinkörnchen mit Protoplasmahof. *D* Dotter, *P* Protoplasmarinde des Eies, *Ov* Ovarialwand. Vergr. ZEISS Ocul. 8 mit apochromat. System 4 = 500.

Fig. 58. *Leptodora*. Schnitt durch ein Winterei des gleichen Stadiums. Das Keimbläschen liegt bereits oberflächlich (*Kbl*); bei *pn* ein Protoplasmahof mit vier darin eingebetteten Chromatinkörnern. Vergr. SEIBERT 0|V = 225.

Fig. 59. *Bythotrephes*. Stück eines Schnittes durch ein nahezu reifes Winterei. *Kbl* Keimbläschen mit dem Nucleolus *N* und dem neben ihm liegenden Körper *pn*. Vergr. ZEISS Ocul. 8 mit apochromat. System 4 = 500.

Fig. 60. *Bythotrephes*. Schnitt durch ein Ei desselben Stadiums. Das Keimbläschen (*Kbl*) liegt auch hier bereits der Oberfläche des Eies nahe, und neben seinem Nucleolus befindet sich der Körper *pn*. Vergr. dieselbe.

Fig. 61. *Bythotrephes*. Schnitt durch ein fast reifes Winterei. Das Keimbläschen (*Kbl*) liegt ganz an der Oberfläche und neben demselben der Körper *pn*. Vergr. SEIBERT 1|III = 120.

Fig. 61A. Keimbläschen und Körper *pn* bei stärkerer Vergrößerung; ZEISS. Ocul. 8 mit achromat. System 4 = 700.

Fig. 62. *Bythotrephes*. Von einem Schnitt durch ein Winterei vor seinem Austritt in den Brutraum. Der Körper *pn* sehr blass gefärbt und vermuthlich in Resorption begriffen. Vergr. ZEISS Ocul. 8 mit apochromat. System 4 = 700.

---

## Inhalt.

	Seite
I. Einleitung . . . . .	155
II. Die Vorgänge im abgelegten Ei. . . . .	157
1. <i>Moina rectirostris</i> und <i>paradoxa</i> . . . . .	157
2. <i>Daphnia pulex</i> und <i>longispina</i> . . . . .	161
3. <i>Sida crystallina</i> . . . . .	163
4. <i>Bythotrephes longimanus</i> . . . . .	166
5. <i>Polyphemus oculus</i> . . . . .	172
6. <i>Leptodora hyalina</i> . . . . .	172
III. Die Vorgänge im reifenden Eierstocksei. . . . .	173
IV. Zusammenfassung und Beurtheilung der That- sachen . . . . .	180
V. Tafelerklärung . . . . .	189

---

# Zur Kenntniss des *Stentor coeruleus*.

Von

**Dr. August Schuberg,**

Assistent am Zoolog.-Zootom. Institut in Würzburg.

Hierzu Tafel XIV.

---

Es ist eine alte Erfahrung, dass Häufigkeit und allgemeines Bekanntsein irgend einer Species oder Erscheinung durchaus nicht immer den Schluss gestattet, dass dieselbe auch in gleichem Maasse erkannt sei; gleichsam als Bestätigung dieser Regel mag es daher erscheinen, wenn ich in Nachfolgendem über den Bau und die Lebensgeschichte des allbekannten und so häufig vorkommenden *Stentor coeruleus* einige Beobachtungen mittheile, die leicht genug anzustellen sind, und bei denen ich mich nicht nur darüber wunderte, dass sie andern Beobachtern nicht (oder wenigstens fast nicht) bekannt geworden sind, sondern auch, dass ich selbst, trotz öfterer gelegentlicher Untersuchung des Objectes, nicht schon früher auf sie aufmerksam geworden war.

Da auch meine vorliegenden Untersuchungen mehr nur gelegentlich angestellt worden sind, so bin ich zu meinem Bedauern nicht in der Lage, momentan eine erschöpfende Darstellung geben zu können; eine dankenswerthe Aufgabe wäre es indessen, namentlich die Theilung noch genauer im Einzelnen zu erforschen, was wohl auch nicht schwer fallen dürfte.

## I. Bemerkungen über den Bau des *Stentor coeruleus*.

Bei der genauen Darstellung, die *Stentor coeruleus* bereits durch die früheren Autoren, insbesondere durch STEIN<sup>1)</sup>, erfahren hat, kann ich mich darauf beschränken, nur diejenigen Punkte einer Besprechung und Neudarstellung zu unterziehen, bei denen dies nothwendig erscheint; ich setze daher zum mindesten die STEIN'sche Beschreibung als bekannt voraus.

1. Körperstreifung. — Vermöge der ausgedehnten Contractilität, welcher die *Stentor*-Arten insgesamt fähig sind, haben die Streifungsverhältnisse dieser Formen schon seit langer Zeit eine vielfache Beachtung erfahren, da man sehr bald Contractilität und Streifung in Zusammenhang bringen zu müssen glaubte. — Meine Untersuchungen erstrecken sich jedoch hinsichtlich der Körperstreifung im Wesentlichen nur auf deren Verlauf, und ich darf mir daher wohl gestatten, über die mancherlei Ansichten und Streitigkeiten, die man über ihren Bau und ihre Function zu verschiedenen Zeiten besass, kurz hinwegzugehen. Es dürfte genügen, darauf hinzuweisen, dass ich hinsichtlich des Baues der einzelnen Streifen die Angaben von BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF<sup>2)</sup> anerkenne, da ich sie durchaus bestätigen kann — soweit wenigstens die mir zur Verfügung stehenden optischen Mittel eine Controle gestatteten. Nur das möchte ich noch bemerken, dass ich mit „Streifen“ in der nachfolgenden Darstellung kurzweg die sog. „Zwischenstreifen“ (BÜTSCHLI)<sup>3)</sup> bezeichne — also die bei *St. coeruleus* nicht blaugefärbten Streifen — und dass ich dieselben den Körperstreifen anderer Infusorien homolog erachte, weil die einen wie die andern den Furchen entsprechen, in welchen nach den neueren Beobachtern die Cilien der Infusorien fast allgemein zu stehen scheinen. Dass bei contractilen Heterotrichen sich unterhalb dieser Cilienfurchen besondere Differenzirungen der Ectoplasmas vor-

1) STEIN, Organismus der Infusionsthier, 2. Abtheilung, Leipzig 1867.

2) BÜTSCHLI, Protozoen (in: BRONN's Klassen und Ordnungen, Bd. 1, Lpzg. u. Hdbg., 1880—89) p. 1297 ff.

3) *ibid.* p. 1297. — Soweit ich nicht wörtlich citire, werde ich natürlich im Texte die Angaben anderer Autoren in der von mir angenommenen Terminologie auführen: ich betone dies namentlich mit Rücksicht auf die STEIN'schen Beschreibungen, da dieser Forscher unter „Streifen“ bei *Stentor* stets die „Rippenstreifen“ (d. h. die blaugefärbten Streifen von *St. coeruleus*) versteht.

finden, die zur Contractilität in Beziehung stehen, kann ebensowenig gegen eine solche Homologisirung sprechen wie die BÜTSCHLI'sche<sup>1)</sup> Vermuthung, dass die Zahl der Körperstreifen bei den Stentoren eine reducirte sei, indem zwischen den vorhandenen andere als ausgefallen anzunehmen seien. BÜTSCHLI selbst spricht sich übrigens gleichfalls für die erwähnte Homologisirung aus<sup>2)</sup>.

Schon STEIN<sup>3)</sup> berichtet, dass nicht immer alle Streifen das Vorder- oder Hinterende erreichen, dass ebenso Verschmelzungen derselben in der Richtung nach vorne wie in der Richtung gegen das Hinterende zu vorkommen, und war der Ansicht, dass derartige Abweichungen von dem scheinbar regulären Verlauf die Folgen von „Rupturen“ seien, die an der betreffenden Stelle stattgefunden hätten. Dass nun in Folge von Verletzungen „Gabelungen und Knickungen in den Streifen“ wirklich entstehen, hat zuerst GRUBER<sup>4)</sup> durch seine bekannten künstlichen Theilungen an Stentoren experimentell nachgewiesen, und ich kann aus vielfacher eigener Erfahrung die Angaben dieses Forschers bestätigen. An derselben Stelle, wo GRUBER die eben erwähnte Mittheilung macht, giebt er jedoch ferner an, „dass auch am normalen Thiere nach dem Vorderende zu sehr häufig Gabelungen der Körperstreifen und der Muskelfasern vorkommen“. STEIN<sup>5)</sup> hatte gleichfalls schon beobachtet, dass „an verschiedenen Punkten des Vorderleibes zwei benachbarte Streifen (= Rippenstreifen BÜTSCHLI) auf eine kürzere oder längere Strecke auseinandergedrängt waren, und dass der spaltförmige Zwischenraum von zwei bis vier an beiden Enden zugespitzten Streifen ausgefüllt wurde“. Noch bestimmter lautet die Angabe BRAUER'S<sup>6)</sup>: „Oft kehrte bei *St. coeruleus* eine besonders auffallende Verzweigung der Fasern (= Zwischenstreifen BÜTSCHLI) wieder. Während nämlich der grösste Theil derselben, ohne sich zu verästeln, aufwärts lief, war eine Faser auf der einen Seite gelegen, welche viele, bis 10 übereinanderstehende Seitenzweige abgab“. Ausser-

1) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1338.

2) *ibid.* p. 1285.

3) *l. c.* p. 227.

4) GRUBER, Beiträge zur Kenntniss der Physiologie und Biologie der Protozoen, in: Ber. Naturf. Gesellsch., Freiburg i. B. (1886), Bd. 1, Heft 2, p. 3.

5) *l. c.*, p. 227.

6) BRAUER, *Bursaria truncatella* etc., in: Jen. Zeitschr. f. Naturw. 1885, Bd. 19, N. F. 12, Sep.-Abdr., p. 14.

dem aber beobachtete auch er, dass vom Hinterende entspringende Streifen das Vorderende nicht erreichen und umgekehrt <sup>1)</sup>. Die „Fasern, die nur eine sehr kurze Strecke hinaufreichen (vom Hinterende aus), ist er geneigt, als „neue Anfänge von Fasern aufzufassen“. Eine der BRAUER'schen Angabe entsprechende Bemerkung macht STEIN <sup>2)</sup> für *St. multiformis*, welche auch durch eine deutliche Abbildung erläutert wird: „die mittleren Streifen der Bauchseite“, sagt er, „sah ich häufig nach hinten zu abgekürzt, und zwar so, dass sie stetig von rechts nach links an Länge abnahmen“.

Dies sind die wesentlichsten Angaben über Abweichungen von dem „regulären“ Streifenverlauf bei Stentoren. So unbestimmt sie im Allgemeinen lauten, so könnte man doch allein aus ihnen vermuthen, dass die Unterbrechungen der regulären, vom Hinter- zum Vorderende ziehenden Streifung zweierlei Natur seien.

Dies ist in der That der Fall, indem die von STEIN, GRUBER und BRAUER beobachtete, aber nicht recht beachtete Erscheinung ein regelmässiges Organisationsverhältniss darstellt. Nur ist zu bemerken, dass dieselbe nicht zu allen Zeiten in gleich deutlicher Weise hervortritt, was mit ihren Beziehungen zur Theilung im Zusammenhang steht. Auf diesen Punkt werde ich erst bei Schilderung des letztgenannten Vorgangs eingehen können, und ich muss mich daher zunächst darauf beschränken, die Verhältnisse in der Weise darzustellen, wie ich sie am häufigsten und klarsten angetroffen habe.

Innerhalb zweier Streifen, welche continuirlich vom Hinterende nach vorne ziehen, findet man andere, welche zwar am vorderen Ende beginnen, das hintere jedoch nicht erreichen (Fig 1 u. 8—11). Die ganze Zone, innerhalb welcher dies geschieht, sei „Verästelungszone“ genannt, der Streifen aber, welcher sie rechts begrenzt, sei als „rechter“ (*rg*), der links als „linker Grenzstreifen“ (*lg*) bezeichnet. Beide Streifen beginnen am Hinterende nebeneinander; der rechte zieht von hier in ziemlich geradem Verlaufe bis zu der Stelle, wo die adonale Zone (bei Betrachtung des Thieres von der Bauchseite) dorsalwärts umbiegt, um in die Tiefe zu steigen, während der linke ungefähr in der Mitte der linken Körperseite auf die adonale Zone (*az*) stösst, also etwa an der Stelle, wo After und contractile Vacuole liegen. Sie begrenzen demnach ein spitzwinkliges Dreieck, dessen Basis durch den linken ven-

1) BRAUER, l. c., p. 14.

2) STEIN, l. c., p. 270.

tralen Abschnitt der adoralen Zone gebildet wird. Die Streifen nun, welche innerhalb dieses Dreiecks verlaufen, entspringen sämmtlich mit ihrem Hinterende mittelbar oder unmittelbar als rechtsseitige Abzweigungen des „linken Grenzstreifens“ (Fig. 1), und da sie somit als Aeste desselben resp. als Aeste von dessen Verästelungen erscheinen, so wurde das ganze Dreieck als „Verästelungszone“ bezeichnet. Wenn Aeste des linken Grenzstreifens weitere Zweige abgeben, so scheint es meistens in der Art zu geschehen, dass diese wiederum nur auf deren rechter Seite sich finden, und nur die Endverzweigungen erscheinen als gleichmässige Gabelungen. BRAUER gab an, dass „bis 10 Seitenzweige“ abgegeben werden könnten; ich selbst zählte deren jedoch mitunter bis zu 40, immer aber mindestens 20—30.

Es dürfte kaum ein Zweifel sein, dass die geschilderte Erscheinung ein constantes Organisationsverhältniss des *Stentor coeruleus* (und wohl auch der übrigen Arten?) darstellt; alle Bedenken aber, die darüber sich etwa noch erheben könnten, werden durch die Rolle, welche die Verästelungszone bei der Theilung spielt, beseitigt.

Ausser ihr kann man an allen Stellen des Körpers bald grössere, bald kleinere Unterbrechungen des „regulären“ Streifenverlaufs beobachten, die ihrer Erscheinung nach ausserordentlich mannigfaltig sind, niemals jedoch in so bestimmter Gestalt und in so genau constanter Lagerung auftreten wie die erstgeschilderte. Schon dieser Umstand spricht für eine Deutung der letzteren als Kunstproducte, als „Folgen von Rupturen“, wie STEIN<sup>1)</sup> meinte, und wie GRUBER<sup>2)</sup> nach seinen Versuchen gleichfalls vernuthete. Ich habe nun selbst oft genug gesehen, dass derartige „Narben“ wirklich in Folge von Verletzungen zu Stande kamen, und zwar habe ich nicht nur constatiren können, dass sie durch künstliche Eingriffe des Beobachters mit dem Skalpell, oder durch unbeabsichtigte Zufälligkeiten während der Präparation<sup>3)</sup> entstanden, sondern auch, dass sie bei Cultur der isolirten Thiere unter möglichst natürlichen Bedingungen vorkommen

1) STEIN, l. c., p. 227.

2) l. c., p. 3.

3) Bei unvorsichtigem Uebertragen der lebenden Thiere auf den Objectträger oder bei zu starken Deckglasdruck (welcher leicht durch allmälliche Verdunstung entsteht) können Risse erzeugt werden, durch welche Plasma ausfließt; wird jedoch der betreffende Uebelstand bald gehoben, so schliesst sich häufig die Wunde wieder und das Thier kann sich erholen, zeigt jedoch die erwähnten „Narben“.

können. Sobald man sich eingehender mit Stentoren beschäftigt und auf diese Punkte achtet, wird man wahrnehmen, dass ihre äussere Schicht — Pellicula (BÜTSCHLI) — sehr leicht zu verletzen ist, dass sich aber ebenso leicht wieder erhaltene Wunden schliessen. Da nun die blauen Stentoren auch unter natürlichen Bedingungen sich häufig durch die engen Lücken des Detritus, auf dem sie sich oft festsetzen, hindurchzwängen und hierbei gelegentlich auch sich verletzen, so ist es leicht erklärlich, dass man vielfach „Narben“ beobachtet; und diese Narben sind es, welche man bisher auch meist beobachtete, während das regelmässige Zusammenstossen der Streifen in einer bestimmten Zone für *St. coeruleus* eigentlich erst BRAUER als Besonderheit auffiel. Ich werde später zeigen, dass die beiderlei Unterbrechungen des gleichmässigen Streifenverlaufs, welche zwar scharf zu trennen sind, dennoch ihrer Entstehung nach Vergleichspunkte darbieten!

2. Sog. Peristom und Schlund: — Bevor ich zur Darstellung der Streifungsverhältnisse des Peristoms schreiten kann, ist es nothwendig, den Bau desselben kurz zu besprechen. Zwar hat schon STEIN die allgemeinen Bauverhältnisse in verschiedenen Zuständen der Contraction recht genau geschildert; trotzdem aber ist es mir gelungen, einige neue Thatsachen zu beobachten, welche für die morphologische Auffassung der in Frage kommenden Theile nicht unwichtig sind.

Zunächst habe ich zu constatiren, dass der bisher „Schlund“ genannte Abschnitt diesen Namen mit Unrecht trägt, weil das bisher sog. „Peristomfeld“, das ich übrigens (aus später ersichtlichen Gründen, s. S. 235) als „Stirnfeld“ bezeichnen werde, so unmittelbar in ersteren übergeht, dass eine Trennung nicht möglich ist. Die Trennung STEIN's<sup>1)</sup> beruht nur auf unvollständiger Kenntniss der wirklichen Verhältnisse. Zwar bemerkte auch er, dass die adorale Zone sich in den „Schlund“ hinein fortsetze und sogar noch einen Umgang beschreibe; dass jedoch auch die Streifung des Stirnfeldes continuirlich in eine ebensolche des ersteren übergeht, ist ihm entgangen. Diese Thatsache, sowie das Fehlen jeglicher Anhaltspunkte, welche eine Trennung an einer bestimmten Stelle ermöglichen, scheinen mir genügend zu sein, um die Bezeichnung des betreffenden Theiles als „Schlund“ als unrichtig nachzuweisen; ich sehe vielmehr in ihm nur eine spiralig gedrehte Einsenkung der oralen Partie des Stirnfeldes, eine trichterförmige Fortsetzung

1) STEIN l. c., p. 226.

der sog. „Peristomtasche“ STEIN'S <sup>1)</sup> in die Tiefe. In der linken Hälfte dieser Tasche (*t*) ist übrigens meist noch eine besonders vertiefte Rinne (Fig. 2 *n*, 3 *r*) ausgebildet, welche STEIN entgangen zu sein scheint, und die zum Munde hinführt. Natürlich muss nun der Name „Mund“ derjenigen Stelle zukommen, wo die adorale Zone ihr Ende findet, während man früher als solchen den Punkt bezeichnete, wo die vermeintliche Grenze existiren sollte, d. h. von wo an STEIN keine Streifung mehr gesehen hatte.

Die Mundöffnung, welche dadurch zu Stande kommt, dass die Pellicula des trichterförmigen Theiles des Stirnfeldes schief abgeschnitten erscheint, ist stets offen und lässt das Protoplasma unmittelbar zu Tage treten (Fig. 4 *m*). Letzteres besitzt jedoch eine bemerkenswerthe Eigenschaft an dieser Stelle. Es setzt sich nämlich in einer strangartigen Anordnung an die Mundöffnung an. Man kann zwar beobachten, dass um die einzelnen Vacuolen des Endoplasmas gleichfalls strangartige Anordnungen erscheinen <sup>2)</sup>, von diesen aber unterscheidet sich der erwähnte Strang, den ich als „Schlundstrang“ bezeichnen will, durch eine festere Verbindung mit den Rändern des Mundes, sowie durch eine zweite Eigenschaft, welche erst bei Aufnahme von Nahrung bemerkbar wird. Erstere Thatsache ist daraus zu entnehmen, dass er bei den mannigfachen Bewegungen und Drehungen, welche ein leicht gepresster Stentor unter dem Deckglase ausführt, stets von der Mundöffnung nachgezogen wird, während die übrigen Theile des Endoplasmas, auch soweit sie Vacuolen einfassen, in der mannigfachsten Weise an jenem und an einander vorbeigeschoben werden.

Wenn Nahrung resp. Wasser mit fein vertheilten Partikelchen durch den Mund eingestrudelt wird, so ist im Schlundstrang überdies ein canalartiger Raum zu erkennen, während er im andern Falle scheinbar compact ist. Die aufgenommene Nahrung gleitet nun unter allmählich beginnender und wieder verschwindender spindelförmiger Erweiterung des Schlundstranges bis an dessen Ende, um erst hier eine typische Nahrungvacuole zu bilden, die sich abrundet, sich ablöst und zur Seite geschoben wird, sobald sich der Vorgang wiederholt. —

1) STEIN l. c. p. 225.

2) Diese strangartige Anordnung um die Vacuolen, welche letztere concentrisch umfasst, scheint mir dadurch zu Stande zu kommen, dass die „Waben“ oder „Maschen“ des Endoplasmas vermittelst des durch die Vacuole ausgeübten radiären Drucks in tangentialer Richtung gedehnt werden.

Recht deutlich werden die geschilderten Verhältnisse an Exemplaren, die eine eigenthümliche, aber, wie mir scheint, leicht verständliche Erscheinung aufweisen, die schon früher von BÜTSCHLI beobachtet, aber noch nicht ihrem Wesen nach erkannt worden ist. BÜTSCHLI <sup>1)</sup> berichtet von einem *Stentor coeruleus*: „er liess nichts von einem Mund erkennen. Der nach diesem hinleitende Theil der adoralen Wimperspirale schien völlig unterdrückt zu sein, und an der Stelle, wo die Wimperspirale den linken Seitenrand erreicht, sass ein kleines knospenartiges, mit Wimpern bedecktes Zäpfchen dem Thiere auf.“ Ich habe nun derartige Exemplare häufiger beobachtet, namentlich in Präparaten lebender Thiere, bei denen in Folge der Verdunstung der Deckglasdruck zu stark zu werden begann, und kann berichten, dass die ganze Erscheinung nur darauf beruht, dass einfach der innerste trichterförmige Theil des Stirnfeldes nach aussen hervorgestülpt worden ist, ein Vorgang, den ich durch geeignete Manipulationen auch willkürlich hervorgerufen habe. Dass man derartige Missbildungen gelegentlich auch an Thieren wahrnimmt, die gerade aus der betr. Infusion entnommen und im Uhrschildchen oder auf dem Objectträger in grösserer Wassermenge untersucht wurden, hat nichts Merkwürdiges an sich; denn auch in freilebendem Zustande sind die Stentoren, die sich oft durch alle möglichen engen Spalten und Gewirre von Algen, Pilzen, Detritus etc. hindurchwinden, nicht selten ähnlichen Gefahren ausgesetzt, wie sie ihnen bei Beobachtung unter dem Deckglas künstlich geboten werden. Im übrigen kann man leicht feststellen, dass bei Aufhebung des Druckes, der die Hervorstülpung verursachte, letztere auch in der Regel allmählich wieder zurückgeht, was auch schon BÜTSCHLI — allerdings ohne das Wesen des Vorgangs zu erkennen — bemerkte. Es ist nun wohl klar, dass Thiere mit ausgestülptem „Trichter“ die Streifung und Bewimperung des letzteren sowie den an die Mundöffnung sich inserirenden Schlundstrang sehr deutlich erkennen lassen, und dass sie deshalb auch ganz besonders dazu geeignet sind, die bisherige Trennung von Stirnfeld und Schlund als unrichtig nachzuweisen.

Die Bildung der Nahrungsvacuole am Ende des Schlundstranges lässt darauf schliessen, dass man es mit einem Organ zu thun hat, das wohl eine eigene Wandung besitzt, wenngleich dieselbe sich

1) BÜTSCHLI, Studien über die ersten Entwicklungsvorgänge der Eizelle, die Zelltheilung und Conjugation der Infusorien, in: Abh. SENCKENB. Naturf.-Gesellsch., 10. Bd. (Sep.Abdr.), p. 137.

nicht als besondere Membran darstellt und in das umgebende Endoplasma unmittelbar übergeht. Weiterhin dürfte wohl kein Zweifel sein, dass der Schlundstrang von *Stentor* mit dem von MÖBIUS bei *Folliculina* <sup>1)</sup> beschriebenen „Schlunde“ identisch ist, wo gleichfalls „eine von dem Körperplasma abgegrenzte Schlundwand“ nicht gesehen wurde.

Schon BÜTSCHLI <sup>2)</sup> hat die Verhältnisse von *Folliculina* mit denen der Vorticellinen verglichen und namentlich die Aehnlichkeit mit dem „Schlundrohr“ (BÜTSCHLI) von *Epistylis* und *Ophrydium* hervorgehoben. Ich kann mich einer derartigen Homologisirung nur anschliessen, umsomehr, als es mir gelungen ist, auch bei *Conchophthirus anodontae* eine gleichartige Bildung nachzuweisen, worüber ich an anderer Stelle <sup>3)</sup> berichten werde.

Morphologisch darf man wohl alle diese Schlundbildungen als endoplasmatische Differenzirungen auffassen, wozu namentlich die Verhältnisse von *Stentor* zu berechtigen scheinen, und sie allen denjenigen gegenüber stellen, welche durch Einsenkung der Pellicula und des Ectoplasmas zu Stande kommen. Auch in diesem Punkte kann ich mich BÜTSCHLI <sup>4)</sup> vollkommen anschliessen, wenn er vermuthet, dass man bei Infusorien ebenso zwischen endoplasmatischen und ectoplasmatischen (resp. pellicularen) Schlundbildungen zu unterscheiden habe, wie bei Metazoen entodermale und ectodermale Schlundbildungen vorkommen.

3. Streifung des Stirnfeldes. — Indem ich die Angaben älterer Forscher, welche für den Verlauf der Streifung des Stirnfeldes nicht von erheblicher Bedeutung sind, übergehe, sei zur Einleitung in diesen Punkt die STEIN'sche <sup>5)</sup> Beschreibung, auf die ich mich mehrfach zu beziehen habe, wiedergegeben: „Das Peristomfeld ist dicht bewimpert, wie der übrige Körper, und mit einem eigenen Systeme von Streifen versehen, welche von dem rechten Bogen der adoralen Wimperzone ausgehen und zuerst dem dorsalen, dann dem linken Bogen parallel zum Peristomwinkel verlaufen; je näher sie diesem kommen,

1) MÖBIUS, Das Flaschentierchen, in: Abhandl. aus d. Geb. d. Naturw., herausgeg. v. Naturw. Ver. in Hamburg, 1887, 10. Bd., p. 8.

2) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1360.

3) Eine Arbeit von mir unter dem Titel: „die Gattung *Conchophthirus*“ wird etwa gleichzeitig mit vorliegender Mittheilung in den „Arb. aus d. Zool. Zoot. Inst. Würzburg“, Bd. 9, Heft 2 erscheinen.

4) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1352.

5) STEIN, l. c., p. 224.

um so mehr verschmälern sie sich, bis sie zuletzt verschwindend werden und zum Theil miteinander verschmelzen (Taf. 5, Fig. 2 *p*, Taf. 6, Fig. 2 *p*, 3 *p*, Fig. 6). Der erste, vom Peristomeck zum Peristomwinkel verlaufende Streif ist der kürzeste, er grenzt das Peristomfeld auch gegen die offene Stelle des Peristomrandes scharf ab und lässt zwischen sich und der Bauchwand ein kleines streifenloses, halbkreisförmiges Feldchen übrig.“

Im Gegensatz zu dieser STEIN'schen Bearbeitung habe ich zunächst zu bemerken, dass „ein streifenloses halbmondförmiges Feldchen“ nicht vorhanden ist, und es nur die Feinheit der in dieser Gegend befindlichen Streifen gewesen zu sein scheint, welche verursachte, dass sie STEIN verborgen blieben. Bei geeigneter Präparation oder entsprechender Drehung auch des lebenden Thieres, kann man sich leicht davon überzeugen, dass die Körperstreifen in dem von STEIN „offene Stelle des Peristomrandes“ genannten Körperabschnitte zwischen den ventralen Anfang und das in die Tiefe steigende Stück der adoralen Zone derart sich einschieben, dass sie unmittelbar vor dem ersten, senkrecht zu ihnen verlaufenden Streifen des Peristoms ihr Ende erreichen, ohne dass eine von Streifen freie Strecke übrig bleibe (Fig. 2 und 3).

Die äussere Begrenzung des Peristomfeldes bildet die adorale Membranellenzone, auf deren feineren Bau ich weiter unten eingehen werde. Nach innen, d. h. gegen das Peristomfeld zu, wird sie durch einen blauen Streifen begrenzt (s. unten); innerhalb dieses aber, und zwar parallel mit ihm, verläuft ein pigmentfreier Streifen, der mir etwas breiter als die gewöhnlichen Zwischenstreifen zu sein und unter dem eine Fibrille zu fehlen scheint; auch dieser Streifen, den ich als „Randstreifen“ (Fig. 2, 3, 7 etc. *r*) bezeichne, wird nach innen zu wieder von einer schmalen pigmentirten Zone begrenzt. Erst innerhalb dieser beginnen die Streifen in der Weise, wie sie in der Fig. 2 mit Hülfe des Zeichenapparats möglichst genau wiedergegeben wurden. Der weitere Verlauf ist nun insofern anders, als STEIN angab, dass längs des ganzen dorsalen Randes des Stirufeldes, und ebenso innerhalb der „Tasche“ (*t*) und des Trichters, eine grosse Anzahl von Streifen unter allerdings sehr spitzen Winkeln auf den „Randstreif“ stossen, also endigen, ohne die Mundöffnung erreicht zu haben. Obgleich sie nun, wie STEIN richtig beobachtete, immer schmaler werden und auch deutlich convergiren, so verschmelzen sie unter normalen Verhältnissen (d. h. von etwaiger „Narbenbildung“ abgesehen) oralwärts niemals; diejenigen aber, welche die Mundöffnung erreichen, vereinigen sich

ebenso wenig, sondern endigen derart, dass sie, nahezu unter einander parallel, auf den Mundrand stossen (Fig. 3 und 4).

Nicht selten fand ich das eigenthümliche Verhalten, dass die Streifen etwa in der Mitte des Peristomfeldes derart verliefen, dass ungefähr 4 bis 8 links von einem einzigen entsprangen, oder auch dass sie an derselben Stelle in gleicher Anzahl unter spitzen Winkeln aufeinander trafen, ohne den Randstreifen zu erreichen (Fig. 2). Auch andere Anomalien, die sich dann übrigens meist leicht als Folgen von Rupturen, als „Narben“, erklären lassen, sind hin und wieder vorzufinden, jedoch für das Wesen des Streifenverlaufs ebenso bedeutungslos wie die „Narben“, die im Verlauf der Körperstreifung auftreten.

4. Adorale Membranellenzone. Schon STERKI<sup>1)</sup>, der zuerst die Natur der Membranellen bei den Infusorien überhaupt erkannte und auch diesen Namen in die Wissenschaft einführte, hat das Vorkommen von adoralen Membranellen bei *Stentor* nachgewiesen. Wenn die Thiere im Zustande völliger Contraction verharren, so kann man schon bei schwacher Vergrösserung (SEIBERT Obj. III, Oc. I) ganz deutlich deren ungefähr dreieckige, etwas gegen das Peristomfeld zu gekrümmte Gestalt erkennen. Im Leben, wie auch bei geeigneter Präparation, ist zu bemerken, dass ihr freier innerer — d. h. gegen das Peristomfeld gewendeter — Rand ganz ist und keinerlei Zähnelung oder dergleichen aufweist (Fig. 5). Unter dem Einfluss der meisten Reagentien jedoch tritt die bekannte Zerfaserung der Membranellen auch bei *Stentor* ein, ein Vorgang, der am innern Rande und von der Spitze her beginnt und von hier aus parallel dem äussern Rande zur Basis fortschreitet.

Schon BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF<sup>2)</sup> haben neuerdings angegeben, dass bei den Membranellen von *Stentor* ganz dieselbe Erscheinung auftritt, wie ich sie bei *Bursaria truncatella*<sup>3)</sup> zuerst nachgewiesen habe. Ich kann dies durchaus bestätigen; auch bei *Stentor* nämlich sind im optischen Querschnitt zerfaserner Membranellen zwei dicht nebeneinander hinziehende Reihen feiner Pünktchen zu erkennen, welche beweisen, dass (wie bei *Bursaria*) jede Membranelle in zwei Reihen

1) STERKI, Beiträge zur Morphologie der Oxytrichinen, in: Z. f. w. Zool., 1878, Bd. 31, p. 45.

2) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1335.

3) SCHUBERG, Ueber den Bau der *Bursaria truncatella*, in: Morph. Jahrb., 1886, Bd. 12, p. 359.

von Fibrillen zerfasert ist; die intacte Membranelle besteht somit gleichsam aus zwei Lamellen verschmolzener Fibrillen (Cilien?).

Stellt man auf die Basis der Membranellen ein, so bemerkt man deren sog. „Basalsäume“. Wenngleich es im optischen Längsschnitt nicht mit Sicherheit gelingt, dieselben als gesonderte Bildungen zu erkennen, so folgt doch schon aus dem Verhalten bei Einwirkung gewisser Reagentien, dass die Basalsäume nicht bloss der optische Durchschnitt der Membranellen in deren basalem Abschnitte sind, sondern dass sie als Bestandtheile der adoralen Zone von besonderer Structur und besonderer Zusammensetzung aufgefasst werden müssen. Denn bei Einwirkung von Reagentien, welche eine völlige Zerfaserung der Membranellen zur Folge haben, oder wie z. B. Eau de Javelle<sup>1)</sup> oder Essigsäure dieselben bald völlig verschwinden lassen, bleiben die Basalsäume als scharf begrenzte Gebilde noch deutlich zu erkennen: ein Verhalten, das sie als resistenterer Plasmadifferenzirungen kennzeichnet. Schon ohne Anwendung von Reagentien aber, am lebenden Thiere, kann man bemerken, dass die stärker lichtbrechenden Basalsäume, welche an beiden Enden eine ganz leichte, aber in entgegengesetzter Richtung erfolgte Knickung zeigen, in ihrer Mitte durch eine äusserst feine dunkle Linie in zwei parallele schmale Bänder zerlegt erscheinen, deren Trennung unter dem Einfluss gewisser Reagentien (Osmiumsäure, Sodalösung) noch deutlicher wird (Fig. 7). In letzterem Falle erkennt man auch deutlich, dass diese Trennung der „bilamellösen Structur der Membranellen“ selbst entspricht, indem sich über jeder Theilhälfte des Basalsaumes eine der oben erwähnten Pünktchenreihen der zerfaserten Membranellen erhebt. — BRAUER<sup>2)</sup> hat die Basalsäume fälschlicherweise für „Muskelfibrillen“ gehalten; für *Bursaria truncatella*<sup>3)</sup>, wo er denselben Missgriff beging, habe ich wohl genügende Beweise für das Gegenteil seiner Behauptungen erbracht, und die Schilderung, die ich in obigem gegeben habe, dürfte abermals gegen eine Auffassung der Basalsäume als

1) Bei directer Einwirkung von Eau de Javelle, das übrigens nur in schwächerer Lösung benutzt wurde, wird Alles zerstört und nur das Pigment bleibt, ungelöst und einen grünlichen Ton annehmend, erhalten. In der Regel tödtete ich die Thiere mit Osmium-Chrom-Essigsäure oder einem anderen schonenden Conservirungsmittel ab, bevor ich sie der Einwirkung des Eau de Javelle aussetzte, und für solche Exemplare gilt die obige Angabe.

2) BRAUER, l. c., Sep.-Abdr., p. 14.

3) SCHUBERG, l. c., p. 357.

Muskelstreifen sprechen; denn sie beweist, dass erstere mit den gerade bei den Stentoren so leicht zu erkennenden Muskelstreifen kaum etwas anderes gemeinsam haben, als dass sie bei *Stentor coeruleus* ebenso wenig blau sind wie jene. Ich brauche kaum zu erwähnen, dass von einer, im Zustande der Contraction sich schlängelnden Fibrille unter den hellen Streifen — als welche die Basalsäume erscheinen — oder gar von einer Contraction natürlich keine Rede ist.

Bei weitem am Interessantesten im Bau der Membranellen von *Stentor coeruleus* dürfte wohl deren Zusammenhang mit dem Körperinnern erscheinen, wie ich ihn jetzt zu schildern haben werde.

Bringt man einen lebenden oder gut conservirten *Stentor coeruleus* in eine derartige Lage, dass die äussersten Membranellen, bei Einstellung auf den optischen Längsschnitt des Thieres, in ihrer ganzen Fläche zu erkennen sind, oder dass (was dasselbe heisst) die Ebene, in welcher der dem Beschauer zugekehrte Abschnitt der adoralen Zone verläuft, zur Ebene des Objectträgers senkrecht steht: so erkennt man mit grösster Leichtigkeit, dass sich die derart von ihrer Breitseite beobachtete Membranelle in Gestalt eines etwa dreieckigen Plättchens in die Tiefe des Körpers fortsetzt (Fig. 5). Dieses Plättchen, welches ich als „Basallamelle“ (*bl*) bezeichne, ist, wie gesagt, ein Dreieck, dessen Basis durch den „Basalsaum“ der zugehörigen Membranelle gebildet wird und dessen Schenkel gegen das Körperinnere zu leicht gebogen sind. Die Spitze des Dreiecks läuft in ein kurzes feines Fädchen aus, das „Endfädchen“ (*ef*), welches sich leicht gegen das Vorderende des Thieres zu krümmt. Stellt man nun höher ein, so beobachtet man nicht nur für die nächsthöhergelegenen Membranellen resp. „Basallamellen“ dasselbe Verhalten, sondern man sieht auch weiterhin, dass die sämtlichen Endfädchen der Basallamellen sich mittelst einer Fibrille vereinigen, welche der adoralen Zone in ihrem ganzen Verlaufe folgt (Fig. 2, 4 *bf*). Bei geeigneter Einstellung wird man diese Fibrille unterhalb der adoralen Zone leicht überall erkennen. Bei Betrachtung der Thiere von vorne ist sie in ihrem ganzen Verlaufe am deutlichsten zu übersehen (Fig. 2). Hat man sie aber nur überhaupt einmal deutlich erblickt, so wird man nicht allein bei allen Lagen der zur Beobachtung kommenden Thiere sie selbst leicht auffinden, sondern auch ihren Zusammenhang mit den Basallamellen wie den der letzteren mit den Membranellen stets mit Sicherheit nachweisen können. Die vollkommenste Bestätigung erhalten die geschilderten, an jedem ganzen Thiere zu be-

obachtenden Verhältnisse auch bei Untersuchung von Schnittserien (Fig. 6).

Bezüglich des Baues der Basallamellen und der sie untereinander verbindenden Fibrille, die ich als „Basalfibrille“ bezeichnen will, ist wenig mehr zu bemerken. In ihrem optischen Verhalten erscheinen beide gleich, indem sie sich als helle Bildungen von anscheinend homogenem Gefüge darstellen. Durch Reagentien werden sie ziemlich leicht angegriffen, leichter sowohl als die Basalsäume wie als die Membranellen. — Die Basalfibrille erscheint mitunter leicht gewellt, ohne dass es mir jedoch gelungen wäre, Contractionserscheinungen an ihr jemals wahrzunehmen, obgleich ich sie vielfach an lebenden Thieren untersuchte. Da ihre Dicke fernerhin stets gleich zu bleiben schien, so bin ich geneigt, die wellenförmige Kräuselung — die ausserdem ihrer ganzen äussern Erscheinung nach sich etwas anders darstellt als die bekannte Schlingelung der muskulösen Fibrillen der Stentoren — nur als Ausdruck einer passiven Zusammendrängung, unter dem Einflusse anderer contractiler Elemente, nämlich der Myophane des Pristomfeldes, aufzufassen. — An den Basallamellen selbst habe ich vergeblich nach einer Wiederholung der „bilamellösen Structur“ der „Membranellen“ oder nach einer Zusammensetzung aus einzelnen Fibrillen gesucht.

Der einzige Beobachter, welcher bis jetzt von Basallamellen und Basalfibrille überhaupt etwas gesehen hat, ist BRAUER<sup>1)</sup>, indem er von „Fasern“ berichtet, welche von den hellen Streifen des Wimperbandes entspringen und „an ringförmig verlaufenden und stärkern (Fasern) inserirt sein“ sollten; von letzteren, „die erst eine kurze Strecke vor der Umdrehung der Wimperzone in die Tiefe beginnen“ sollten, will er drei bis vier beobachtet haben; für sämtliche Fasern aber besteht für ihn „kein Zweifel“ darüber, „dass wir in ihnen Muskeln zu sehen haben“; die Unvollständigkeit seiner Angaben jedoch, sowie der Mangel von Abbildungen zu letzteren waren der Anlass, dass sie bisher kaum eine Würdigung in der Literatur gefunden haben. — Ich selbst muss gestehen, dass, als ich, ohne mich der BRAUER'schen Angaben zu erinnern, zum ersten Mal auf die geschilderten Verhältnisse schon bei schwächerer Vergrösserung aufmerksam wurde, ich mich weniger wunderte, dass sie, wie ich meinte, noch gar keine Beachtung gefunden hatten, als vielmehr, dass ich selbst sie erst jetzt bemerkte.

Bevor ich auf eine Besprechung der Basallamellen und der Basal-

1) BRAUER, l. c., p. 14.

fibrille eingehe, möchte ich nochmals auf die Membranellen selbst zurückkommen.

Ich kann es wohl unterlassen, alle die Formen, bei denen derartige Wimperelemente aufgefunden wurden, aufzuzählen und in eine eingehendere Darstellung derselben bei den verschiedenen Arten mich einzulassen, da diese Verhältnisse durch BÜTSCHLI<sup>1)</sup> neuerdings eine Bearbeitung erfahren haben, der ich nichts hinzuzusetzen habe; zwei Punkte jedoch möchte ich kurz berühren. Der erste betrifft die Frage „Membranellen“ oder „Pectinellen“? — Letzteren Ausdruck hat bekanntlich MÖBIUS<sup>2)</sup> eingeführt, sich auf die Vorstellung stützend, dass die von STERKI als „Membranellen“ bezeichneten Elemente der adoralen Zone von Infusorien aus Reihen von Wimpern beständen, ohne dass eine Vereinigung zu einem „Plättchen“ vorhanden sei. MÖBIUS' Angaben über diesen Gegenstand stützen sich — ausgenommen seine neueste Mittheilung<sup>3)</sup> — hauptsächlich und mit besonderem Nachdruck auf die Beobachtung von Individuen, welche „durch Osmiumsäuredampf vorsichtig gelähmt wurden“. Da ich nun bei *Stentor coeruleus* beobachtet habe, dass die im Leben ganzen, d. h. wirklich plättchenartigen Membranellen, durch Einwirkung verschiedener Reagentien in verschiedenem Maasse zerfasert werden, dass ausserdem die Zerfaserung bei Einwirkung eines Agens je nach dessen Stärke mehr oder weniger tiefgreifend sein kann<sup>4)</sup>, und dass schliesslich nach diesen Beobachtungen die Zerfaserung vom freien Rande resp. der Spitze der Membranelle aus vor sich geht, so dürften zunächst die sämmtlichen früheren Beobachtungen von MÖBIUS, die an Thieren gemacht wurden, welche mit Osmiumsäure behandelt worden sind, bis auf weitere Untersuchungen jeweils derselben Objecte in ganz frischem Zustande und ohne jegliche Anwendung

1) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1333.

2) MÖBIUS, In: Schrift. d. Naturw. Ver. f. Schleswig-Holstein, 1885; Bd. 6, sodann in: Tageblatt d. Naturf. u. Aerzte zu Berlin, 1886, p. 108 und Abhandl. aus d. Geb. d. Naturwissensch., herausgeg. v. Naturw. Ver. zu Hamburg, Bd. 10, „Das Flaschenthierchen“, p. 7.

3) MÖBIUS, Bruchstücke einer Infusorienfauna der Kieler Bucht, in: Arch. f. Naturgesch., 1888, Bd. 1.

4) Insbesondere bei Anwendung von verschieden starker Osmiumsäure ist es mir gelungen, die Membranellen verschieden weit zu zerfasern; 1  $\frac{0}{10}$  Osmiumsäure verändert fast gar nichts, Dämpfe dieser Säure dagegen ziemlich stark.

von Reagentien, für die vorliegende Frage als nicht beweiskräftig anzusehen sein! In seiner neuesten Mittheilung <sup>1)</sup> über diesen Punkt giebt nun MÖBIUS nur für zwei Formen bestimmte Angaben, dass seine Beobachtungen an lebenden „gesunden Thierchen“ gemacht wurden, nämlich für *Euplotes harpa* STEIN und *Chaetospira maritima* STR. WRIGHT; bei erstgenannter Species aber fügt er seiner Beschreibung ausdrücklich die Bemerkung hinzu, dass „er die Mittheilungen anderer Forscher über die „Membranellen“ anderer Infusorienarten hiermit nicht beurtheilen wolle“. Somit dürfte MÖBIUS zur Zeit wohl nur für diese beiden Formen seine Meinung mit einem gewissen Rechte vertheidigen dürfen, während für alle andern, wo nicht ausdrücklich dafür Gewähr geleistet wird, dass die Beobachtungen ohne Reagentien gemacht worden sind, neue Untersuchungen abzuwarten, bezw. die Ansichten der früheren, nicht minder zuverlässigen Beobachter — vor allem MAUPAS <sup>2)</sup> und ENTZ <sup>3)</sup> — angenommen werden müssen, welche nur „Membranellen“, aber keine „Pectinellen“ kennen. Was schliesslich meine eigenen Erfahrungen in diesem Punkte betrifft, so kann ich meine früheren Angaben über das Vorkommen von „Membranellen“ bei *Bursaria truncatella* O. FR. MÜLLER <sup>4)</sup>, sowie der Gattung *Entodinium* STEIN <sup>5)</sup> von Neuem bestätigen, und das gleiche von sämtlichen Ophryoscolecinen, also auch *Diplodinium* mihi und *Ophryoscolex* STEIN behaupten; über meine Ansicht bezüglich des *Stentor coeruleus* aber dürfte nach der obigen Darstellung kein Zweifel sein. Soweit ich schliesslich sonst Gelegenheit hatte, Infusorien auf ihre Membranellen zu untersuchen, bin ich gleichfalls überall zur Anschauung gelangt, dass „Membranellen“, nicht aber „Pectinellen“ vorhanden sind; wenn auch mitunter eine geringe Auszackung oder selbst Zerfaserung des freien Randes beobachtet wurde, so beschränkte sich diese doch immer nur auf den Rand.

1) MÖBIUS, Infus. d. Kiel. Bucht, p. 82 und 92.

2) MAUPAS, Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés, in: Arch. de Zool. expér. et gén. (2. série) 1883, T. 1.

3) ENTZ, Ueber Infusorien des Golfes von Neapel, in: Mittheil. Zool. Stat. Neapel, 1884, Bd. 5.

4) SCHUBERG, l. c., p. 358.

5) id., Die Protozoen des Wiederkäermagens I, in: Zool. Jahrb., 1888, Bd. 3, Abth. f. Systemat., p. 407 ff.

Was den zweiten Punkt betrifft, so habe ich bereits oben erwähnt, dass die „bilamellöse Structur“ der Membranellen bei *Stentor coeruleus* kürzlich (1888) von BÜTSCHLI und SCHEWIAKOFF aufgefunden worden ist, nachdem ich selbst dieselbe schon 1886 für *Bursaria truncatella* nachgewiesen hatte. Letzteres ist, ausser dem vorliegenden, der einzige bis jetzt in der Literatur bekannte Fall dieser Erscheinung bei Infusorien. Nach neueren Untersuchungen verschiedener Arten jedoch bin ich in der Lage, dieselbe als allgemeiner vorkommend ansehen zu dürfen, da ich sie auch bei *Climacostomum virens* und einigen Hypotrichen angetroffen habe. Interessant ist, dass an gewissen Flimmerzellen von Muschelkiemen, nämlich den sog. „Eckzellen“ von *Anodonta* und *Cyclas*, schon 1880 von ENGELMANN<sup>1)</sup> eine ähnliche „bilamellöse Structur“ beobachtet worden ist; auf diese Aehnlichkeit beider Erscheinungen hat schon BÜTSCHLI<sup>2)</sup> aufmerksam gemacht, und ich werde alsbald Gelegenheit haben, darauf hinzuweisen, dass die erwähnten Flimmerzellen vielleicht weitere Analogien mit den Verhältnissen bei *Stentor coeruleus* darbieten.

Bezüglich der Befestigung wimpernder Organe am Infusorienkörper sind unsere Kenntnisse zur Zeit leider noch recht mangelhaft. Nur in ganz vereinzelt Fällen liegen bestimmte Angaben darüber vor, dass die beweglichen Anhänge der Infusorien mittelst besonderer Differenzirungen mit dem übrigen Körperplasma sich vereinigen.

Für Cilien behauptet dies BÜTSCHLI<sup>3)</sup> bestimmt bei *Condyllostoma patens* beobachtet zu haben (wo schon MAUPAS<sup>4)</sup> Aehnliches vermuthete), und für *Nassula aurea* wird von demselben Forscher eine derartige Verbindung der Cilien mit der Alveolarschicht angenommen, dass „je eine Cilie die Verlängerung einer Alveolarkante bilde“<sup>5)</sup>.

Für „Cirren“ hat zuerst ENGELMANN<sup>6)</sup> nachgewiesen, dass von jeder Randeirre bei *Stylonychia mytilus* ein feines plasmatisches Fädchen entspringt, was MAUPAS gleichfalls gesehen hat<sup>7)</sup>; ferner hat

1) ENGELMANN, Zur Anatomie u. Physiologie d. Flimmerzellen, in: Arch. f. Physiologie, Bd. 23, 1880, p. 512.

2) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1335.

3) Bei SCHUBERG, *Bursaria* p. 364, und BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1327.

4) MAUPAS, l. c., p. 523.

5) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1327.

6) ENGELMANN, l. c., p. 522.

7) MAUPAS, l. c., p. 622.

der letztgenannte Forscher bei den Aftercirren von *Euplotes* ähnliche Fibrillen wahrgenommen, die sich in der linken Hälfte des Stirnfeldes vereinigen; und Aehnliches wie bei *Euplotes* wurde wiederum bei *Stylonychia* beobachtet. Diesen Angaben, von denen ich die für *Stylonychia* auch selbst bestätigen kann, möchte ich weiterhin schon an dieser Stelle hinzufügen, dass ich bei *Urostyla grandis* bei allen Cirren fädchenartige Verlängerungen in das Körperinnere aufgefunden habe.

Für Membranellen schliesslich wurden bis jetzt nur von mir <sup>1)</sup> bei *Bursaria truncatella* lamellöse Fortsetzungen in die Tiefe wahrgenommen, welche ich als besondere Differenzirungen der Alveolarschicht des Ectoplasmas aufgefasst habe, die sich mit dem linken Schenkel des sog. „Peristombandes“ vereinigen.

Durch Zusammenstellung dieser gewiss wenig zahlreichen Mittheilungen über die Verbindung wimpernder Organe mit dem übrigen Infusorienkörper wollte ich nun weniger einen Weg angeben, auf welchem man zu einer sichern Deutung derselben gelangen könnte, als vielmehr zeigen, dass mir eine derartige Deutung, an der Hand so spärlicher Angaben, bis jetzt überhaupt nicht möglich erscheint. Denn zunächst genügen dieselben wohl noch nicht einmal dazu, die verschiedenerelei plasmatischen Differenzirungen in bestimmter Weise auf einander beziehen zu können, und das um so weniger, als die Homologien von Cilien, Cirren und Membranellen selbst im Genauern noch nicht recht festzustehn scheinen; andererseits aber sind für die einzelnen Formen von basalen Apparaten selbst die Thatsachen zu spärlich, als dass sie einen sichern Schluss auf deren Bedeutung gestatteten. Speciell bei den Membranellen, wo nur meine Angaben für *Bursaria* vorliegen, kann ich selbst nichts Bestimmtes behaupten, da die beiderlei Bildungen doch manche Differenzen aufweisen, wie z. B. die anscheinenden Beziehungen der Structur bei *Bursaria* zum Alveolarwerk, wovon bei *Stentor* nichts gefunden wurde, oder andererseits die Verbindung der Lamellen von *Bursaria* mit dem Peristomband. Namentlich letzterer Umstand bedarf noch der Klärung, da es wohl nicht ohne weiteres angeht, das Peristomband mit der Spiralfibrille zu vergleichen. Vor allem hindern daran der Bau des ersteren sowie die Thatsache, dass es auch an Körperstellen vorhanden ist, wo sich keine Membranellen befinden, während die Spiralfibrille nur so weit reicht, als die adorale Zone sich erstreckt.

1) SCHUBERG, *Bursaria*, p. 359.

Bereits oben habe ich erwähnt, dass die Membranellen von *Stentor* und *Bursaria* bezüglich ihrer Zusammensetzung gewisse Analogien mit denen der „Eckzellen“ von Muschelkiemen (*Anodonta* und *Cyclas*) darbieten. Diese Analogien scheinen sich nun theilweise auch auf die Befestigung im Körper zu erstrecken. Denn für die erwähnten Zellen giebt ENGELMANN<sup>1)</sup> „intracelluläre Fortsetzungen“ — sog. „Faserkegel“ — an, welche ihrer äusseren Gestalt nach mit den „Basallamellen“ von *Stentor* eine grosse Uebereinstimmung zeigen<sup>2)</sup>. Differenzen zwischen beiderlei Bildungen bestehen jedoch zunächst hinsichtlich einer Zusammensetzung derselben aus einzelnen Fasern, welche mir bei *Stentor* bis jetzt nicht darzustellen gelang; ausserdem sind bei letzterem keine „Fussstücke“ nachzuweisen. Zwar hat schon BÜTSCHLI<sup>3)</sup> vermuthet, dass diese vielleicht als ein Homologon der „Basalsäume“ der Infusorien aufzufassen sein möchten. So sehr ich nun aber geneigt bin, mich dieser Auffassung anzuschliessen, durch welche die Analogie zwischen Muschelzellen und Stentoren (hinsichtlich der einzelnen Theile wenigstens) in der That eine vollständige sein würde, so muss ich doch andererseits darauf aufmerksam machen, dass mir bei den Basalsäumen eine Trennung in einzelne „Fussstücke“ ebensowenig gelungen ist wie eine Zerfaserung der Basallamellen in einzelne Fasern. Nimmt man nun daran keinen Anstand, in der Erwartung, dass deren Beobachtung vielleicht mit anderen Methoden oder mit stärkeren optischen Mitteln möglicher Weise noch gelingen werde, so bleibt nur noch der eine Unterschied bestehen, dass bei den Flimmerzellen der Muschelkiemen, bis jetzt wenigstens, keine Einrichtung bekannt geworden ist, welche der „Spiralfibrille“ der Stentoren verglichen werden könnte. Ob etwas derartiges aber auch bei jenen noch aufzufinden sein wird, ist eine Frage, die natürlich nur durch neue eingehende Untersuchungen gelöst werden kann. — Es dürfte

1) ENGELMANN, l. c., p. 518.

2) Nachdem schon LEYDIG, *Untersuch. z. Anat. u. Histol. d. Thiere*. Bonn 1883, die Angaben ENGELMANN'S in Frage gezogen hatte, haben sich auch FRENZEL (in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 28) und APÁTHY (in: *Biolog. Centralbl.*, Bd. 7, 1888, p. 625) mit denselben nicht ganz einverstanden erklärt; die Mittheilungen des letzteren Forschers kommen indessen denen ENGELMANN'S ziemlich nahe; immerhin erscheinen mir die z. Th. verschiedenen Einwände der genannten Beobachter nicht durchaus stichhaltig und ist eine sichere Entscheidung z. Z. noch nicht mit Sicherheit zu fällen.

3) BÜTSCHLI, *Protozoen*, p. 1336.

daher auch für die Vergleichung der Membranellen und ihrer basalen Fortsetzungen, bei Stentoren einer- und Muschelkiemen andererseits, dasselbe gelten, was ich vorhin für die bis jetzt bekannten Fortsetzungen der verschiedenen wimpernden Anhänge des Infusorienkörpers aussprach: dass nämlich das bisher vorliegende Material noch nicht genügt, um eine sichere Entscheidung in diesen Fragen zu gestatten! Immerhin aber dürfte vorderhand festzuhalten sein, dass intracelluläre Fortsetzungen bei sehr verschiedenen Thierformen und verschiedenerlei wimpernden Organen bestehen, und dass es vielleicht nur an der ungenügenden Erforschung dieser Verhältnisse liegt, wenn nicht mehr über solche bekannt ist. Weiterhin aber müssen die Verhältnisse bei *Bursaria* und den Muschelkiemen doch noch immer als diejenigen bezeichnet werden, die überhaupt Vergleichungspunkte mit denen bei *St. coeruleus* darbieten, und die, sei es bei Neuuntersuchung derselben Formen, sei es bei Auffindung der Structures an andern Arten, sich wohl wahrscheinlich als analoge Bildungen herausstellen werden. Denn wenn auch hinsichtlich der basalen Verhältnisse manche Differenzen bestehen, so sind diese wohl kaum von principieller Bedeutung; andererseits aber bildet schon allein die bilamellöse Structur sämtlicher in Frage kommenden Membranellen einen für die Gleichartigkeit sprechenden Umstand, der nicht übersehen werden darf!

Noch unsicherer als die morphologische Auffassung ist die physiologische Bedeutung der bei *Stentor* und anderen Infusorien nachgewiesenen intracellulären Fortsetzungen der wimpernden Anhänge. Für die erwähnten, von den Cilien ausgehenden Fädchen bei *Condyllostoma* hat BÜTSCHLI hinsichtlich ihrer physiologischen Bedeutung keinerlei Vermuthungen geäußert; ebensowenig habe ich selbst gewagt, eine Ansicht auszusprechen über die der lamellosen Fortsetzungen der adoralen Membranellen von *Bursaria*, während ich das Peristomband — wegen seiner „Fibrillen“ — mit den Bewegungen der sog. „Peristomplatte“ des genannten Infusors in Verbindung bringen zu dürfen glaubte, ihm also eventuell musculöse Leistungen zuschrieb<sup>1)</sup>. Dagegen glaubte ENGELMANN<sup>2)</sup> für die von den Cirren hypotricher Infusorien ausgehenden feinen Fädchen nervöse Functionen vermuthen zu dürfen. Wie BÜTSCHLI<sup>3)</sup> bereits richtig hervorhob, lassen sich hierfür „be-

1) SCHUBERG, *Bursaria*, p. 363.

2) ENGELMANN, l. c., p. 530.

3) BÜTSCHLI, Protozoen. p. 1332.

sondere Belege nicht beibringen“. — Die intracellulären Fortsetzungen in den Eckzellen der Muschelkiemen aber fasste ENGELMANN <sup>1)</sup> als Apparate auf, die mit der Ernährung der darüber stehenden Membranellen in Beziehung stehen sollten. Da ich, wie aus der obigen Darstellung hervorgeht, sehr geneigt bin, eine — bis jetzt allerdings nicht völlig sicher nachgewiesene — Analogie der Verhältnisse bei *Stentor* mit denen der Eckzellen der Muscheln für wahrscheinlich anzunehmen, so dürfte es wohl gerechtfertigt sein, in kurzem wenigstens die Vermuthungen zu besprechen, welche ENGELMANN hinsichtlich der betreffenden Apparate für sein Object ausgesprochen hat, bezw. zu prüfen, in wie weit sie auf *St. coeruleus* anwendbar sind.

ENGELMANN gelangte zu dem Resultate, dass durch die intracellulären „Faserkegel“ die Ernährung und das Wachsthum der sich allmählich abnützen sollenden Membranellen stattfindet. Die Gründe, welche hierfür beigebracht werden, sind eigentlich rein negativer Natur, indem ENGELMANN keine der anderen Erklärungen, die in Frage zu kommen scheinen, für durchführbar hält; positive Beweise dagegen werden nicht geliefert. Ohne mich nun auf eine Discussion über die Berechtigung dieser Vermuthungen für die Flimmerzellen höherer Thiere einzulassen, will ich zunächst bemerken, dass für *Stentor* eine solche Deutung wohl nicht wahrscheinlich ist. Denn durch sie wäre vor allem das Vorhandensein der Spiralfibrille in keiner Weise zu erklären. Wenn man aber bezüglich der Function der in Frage kommenden Apparate überhaupt etwas mit Bestimmtheit behaupten darf, so scheint es mir das zu sein, dass Basallamellen und Spiralfibrille functionell mit einander in Beziehung stehen, da sie nicht nur unmittelbar und auf's innigste zusammenhängen, sondern auch gegen Reagentien sich gleich verhalten. Wenn eine Erklärung daher gültig sein soll, so muss sie für beide Elemente genügen. Bei der ENGELMANN'schen Vermuthung aber trifft dies durchaus nicht zu, da das Vorhandensein der Spiralfibrille im Sinne dieser Auffassung nicht recht verständlich erscheint.

Dagegen schliesse ich mich ENGELMANN durchaus an, wenn er in Abrede stellt, dass die Basallamellen — resp. die Faserkegel — „zur bessern Befestigung im weichen Zellenleibe“ dienen sollten. Eine „Befestigung“ kann nur an etwas „Festem“ stattfinden; dass aber hierzu das Endoplasma der Stentoren, in welches die Basalsäume frei hineinragen, nicht gehört, weiss jeder, der dasselbe einmal beobachtet hat.

---

1) ENGELMANN, l. c., p. 532.

Das relativ „Festeste“ am *Stentor*-Körper ist die Pellicula, und wenn sich die Membranellen irgendwo befestigen, so müssen sie es hier thun. Allerdings ist auch die Pellicula noch ziemlich weich und vor allem jedenfalls sehr elastisch, und man könnte schon daraus vermuthen, dass besonders feste Stellen vorhanden sein müssten, an denen die Membranellen festsassen. Diese sind nun wohl die Basalsäume, die ich nicht anstehe, als Verstärkungen der Pellicula aufzufassen: einerseits weil sie sich Reagentien gegenüber ziemlich widerstandsfähig erweisen, andererseits weil gerade bei *Stentor* an der Stelle, wo sie sich befinden, auch aus andern Gründen eine festere Beschaffenheit der Pellicula vorhanden sein muss. Es ist wohl feststehende Thatsache, dass die Länge der Membranellenbasis bezw. die Breite der adoralen Zone auch bei den verschiedensten Contractionszuständen der Stentoren eine constante ist. Wenn daher das Stirnfeld vollständig entfaltet wird, so erfährt die adorale Zone niemals in radialer, sondern stets nur in tangentialer Richtung eine Vergrößerung oder Verkleinerung. Dies ist aber nur dann möglich, wenn die Zone radial gerichtete Verstärkungen besitzt, welche eine Vergrößerung oder Verkleinerung in radialer Richtung verhindern. Diese aber können wohl nur die „Basalsäume“ sein, da allein von ihnen sich nachweisen lässt, dass sie sich anders verhalten als die übrige Cuticula. Wenn dieselben nun als besonders feste Theile der Pellicula aufgefasst werden dürfen, so ist man wohl berechtigt zu der Meinung, dass sie auch die Stellen sind, wo die Membranellen eine wirkliche Stütze finden. In welcher Weise aber unter diesen Umständen die Basallamellen, welche in das weiche Endoplasma hineinragen, unmittelbar zur Befestigung dienen könnten, ist mir nicht ersichtlich.

Aus demselben Grunde, den ENGELMANN für die „intracellulären Fasern“ geltend machte, möchte ich mich auch gegen eine Deutung der Basallamellen und der Spiralfibrille als contractile Elemente aussprechen: indem es mir nämlich nicht gelungen ist, eine Contraction zu beobachten bezw. sonst eine Erscheinung wahrzunehmen, die auf eine solche hätte schliessen lassen. Die schon oben erwähnte Schlingelung der Spiralfibrille, die mitunter beobachtet wurde, unterscheidet sich von derjenigen der Muskelfibrillen dadurch, dass sie nur nach der Oberfläche des Körpers zu runde Biegungen besitzt, nach innen zu aber in spitzwinkligen Ecken geknickt erscheint (◡◡◡). Ich bin daher geneigt, die Erscheinung dahin zu erklären, dass die Fibrille im Contractionszustand des Stirnfeldes zwischen den durch die Endfädchen der Basallamellen fixirten Punkten passiv nach aussen hervorgewölbt wird, unter

der Einwirkung des wohl unzweifelhaft im contrahirten Thiere vorhandenen radialgerichteten Druckes des Endoplasmas. Die Fibrille würde damit also eine gewisse Dehnbarkeit bekunden, keineswegs aber eine Contractilität. — BRAUER<sup>1)</sup> hat die von ihm beobachteten Theile der Spiralfibrille für contractil gehalten und wollte speciell die Contractionen des Stirnfeldes durch sie vollführt wissen. Da hierfür keine besonderen Gründe beigebracht wurden, dürfte vielleicht Obiges als Widerlegung seiner Ansicht genügen. Die Contractionen des Peristomfeldes kommen (wie schon STEIN<sup>2)</sup> richtig vermuthet) durch die unter seinen Zwischenstreifen verlaufenden Muskelfibrillen zu Stande; es ist also auch, um sie erklären zu können, nicht nothwendig, der Spiralfibrille hypothetisch Contractilität zuzuschreiben.

Während man, nach den vorstehenden Auseinandersetzungen, die Auffassung der Basallamellen und der Spiralfibrille als contractiler Elemente wohl ziemlich sicher als unmöglich betrachten darf, kann die Vermuthung, dass man es mit nervösen Apparaten zu thun habe, nicht ganz so sicher widerlegt werden. Bekanntlich hat ENGELMANN<sup>3)</sup> die oben erwähnten Fädchen bei *Stylonychia*, die von der Basis der Cirren ausgehen, als Nervenfasern aufgefasst, und es liegt vielleicht nahe, die basalen Apparate der Membranellen von *Stentor* in ähnlicher Weise zu deuten. Ich muss indessen zunächst gestehen, dass die Beweisführung ENGELMANN'S mir nicht stichhaltig genug erscheint. Vor allem ist mir nicht bekannt, welche „anatomischen und physiologischen Thatsachen dafür sprechen, dass die Körperregion, von welcher die willkürliche Anregung der Cilien ausgeht, in der mittleren Gegend der Bauchseite nahe der Oberfläche zu suchen sei“, von wo aus die zu den Randwimpern tretenden Fäserchen allerdings zu entspringen scheinen. Und ebensowenig ist von einem derartigen nervösen Centralorgane etwas bekannt geworden, wie es ENGELMANN hiernach voraussetzen scheint, und das er, nach seinen Angaben zu schliessen, wohl auch als Sitz des „Willens“ auffasst, „unter dessen Einfluss diese Wimpern entschieden stehen“. — Ich habe nun oben allerdings selbst hervorgehoben, dass es zur Zeit noch nicht möglich sei, die „Fäserchen“ bei *Stylonychia* und die Basallamellen von *Stentor* auch nur morphologisch sicher in Beziehung zu einander zu setzen. Wenn ich mich trotzdem bei einer Besprechung der physiologischen

---

1) BRAUER, l. c., p. 15.

2) STEIN, l. c., p. 227.

3) ENGELMANN, l. c., p. 530.

Leistung der ersteren aufgehalten habe, so geschah es, um zu zeigen, dass für die einzigen Gebilde bei Infusorien, die man bis jetzt überhaupt als nervöse ansprechen könnte, der Beweis ihrer wirklich nervösen Natur ebensowenig erbracht ist, als ich ihn bei *Stentor* zu leisten im Stande bin, weil jeder experimentelle Nachweis fehlt. Das aber, was mir in letzterem Falle über das Verhalten gegen Reagentien bekannt geworden ist, reicht ebensowenig zu einer Beweisführung aus wie die Thatsachen, welche ENGELMANN in dieser Hinsicht für *Stylonychia* bekannt giebt. Noch viel eher könnte man bei *Stentor* geneigt sein, die basalen Apparate der Membranellen als nervös aufzufassen, weil der Isochronismus der letzteren derartige Einrichtungen vorauszusetzen scheint<sup>1)</sup>. Obgleich ich aber von Anfang an selber geneigt war, ihre Bedeutung in dieser Richtung zu suchen, muss ich gestehen, dass mir hierzu die nöthigen Beweise mangeln.

Leider ist mein Resultat hinsichtlich der Function ein negatives; keine der angeführten möglichen Vermuthungen scheint mir genügend wahrscheinlich gemacht, um mit einiger Sicherheit angenommen werden zu können. In welcher Weise allerdings eine Deutung sonst noch möglich ist, dürfte schwer zu sagen sein; indessen hege ich die Ueberzeugung, dass die Untersuchung einer grösseren Anzahl von Formen, insbesondere auch nicht contractiler Hypo- und Heterotrichen, uns der Lösung der Frage näher führen dürfte.

5. Das blaue Pigment. — Bei unseren noch immer recht mangelhaften Kenntnissen von der Natur und Bedeutung der blauen Pigmentkörnchen dürften vielleicht nachfolgende gelegentliche Beobachtungen von Interesse sein. In einem alten Präparate aus dem Jahre 1884, sowie in einigen ebensolchen und ungefähr gleichaltrigen, welche ich in der Sammlung des hiesigen Instituts vorfand, hatten an einigen Stellen die Thiere eine dunkelpurpurrothe Färbung angenommen, was offenbar auf einer Veränderung des blauen Farbstoffs beruhte, deren Wesen mir jedoch nicht verständlich ist; die Farbe glich derjenigen, wie man sie mitunter bei *St. igneus* findet!

Eine andere Beobachtung machte ich einmal im vergangenen Jahre. Auf einem Objectträger hatte ich am 18. Juli 1888 drei Stentoren isolirt; am 24. waren dieselben vollständig von ihrem blauen Farbstoff frei, der ausgestossen worden zu sein schien; die Thiere waren träg, die Streifung nicht bemerkbar (bei Seibert Oc. I, Obj. IV), das

1) VERWORN ist neuerdings auf Grund von Experimenten dazu geführt worden, eine derartige Einrichtung als wahrscheinlich anzunehmen (Psycho-physiologische Protistenstudien, Jena 1889, p. 186.)

Protoplasma von gelblichem Schimmer. In dem Schlamme des Präparates fanden sich Häufchen von blauer Farbe. Am 27. Juli darauf waren alle drei Individuen wieder fast völlig blau. Das Wesen des Vorgangs ist mir bis jetzt nicht verständlich; ihn künstlich hervorzurufen, ist mir nicht gelungen. — In Infusionen mit zahlreichen Stentoren findet man übrigens nicht selten ähnliche blaue Häufchen, und bei Thieren, die auf dem Objectträger festsassen, konnte ich häufig nach einigen Tagen ähnliche bemerken; meist lagen dieselben dann am Hinterende der Thiere. Ausserdem bemerkte ich öfter eine Blaufärbung des Inhalts der Aftervacuole, und zwar schien der Farbstoff daselbst in gelöster Form vorhanden! — Es wäre dringend zu wünschen, dass das blaue Pigment, das sicher nicht schwer zu erhalten ist, seiner Bedeutung und Zusammensetzung nach genauer bekannt würde.

## II. Die Theilung von *Stentor coeruleus*.

Obwohl Theilungsstadien von Stentoren schon seit sehr langer Zeit bekannt sind und auch durchaus nicht selten angetroffen werden, sind unsere Kenntnisse über manche Punkte des Vorgangs noch sehr unzureichend. Selbst Verhältnisse, welche am lebenden Thiere mit mittleren Vergrösserungen zu beobachten sind, wie die Richtung und Lage des neu anzulegenden Peristoms, sowie das Verhalten der Körperstreifen und das Wesen der eigentlichen Durchschnürung selbst, sind bisher in ungenügendem Maasse bekannt gewesen. Ich hatte daher schon im Sommer des vergangenen Jahres, als sich hierzu Gelegenheit bot, auf diese Punkte geachtet und habe die damals angestellten Beobachtungen am Ende des vergangenen und Anfang dieses Jahres weiter vervollständigt. Leider war mein Material jedoch nicht so reichhaltig, dass ich behufs Untersuchung der feinern Vorgänge, namentlich auch des Verhaltens der Micronuclei, eine genügende Anzahl von Thieren zur Präparation bzw. zur Beobachtung mit stärkern Linsen hätte verwenden können; ich werde daher in meiner Darstellung die feineren Verhältnisse, namentlich aber auch die des Kerns unberücksichtigt lassen.

Dass die bisher vorliegenden Beobachtungen viele Lücken in wesentlichen Punkten zeigen, ist aus der Schilderung ersichtlich, welche BÜTSCHLI<sup>1)</sup> in seinem grossen Protozoenwerke kürzlich gegeben hat.

1) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1573.

Wenn es mir nun auch nicht gelungen ist, diese Lücken alle auszufüllen, so glaube ich in Nachstehendem immerhin einige Fragen, deren Lösung auch BÜTSCHLI vermisste, der Entscheidung näher gebracht zu haben.

Es ist schon mehrfach bei anderen Infusorienarten bemerkt worden, dass die Theilung bei Thieren von sehr verschiedener Grösse stattfinden kann. Aehnliches scheint auch bei *St. coeruleus* vorzukommen. So hatte ich z. B. einmal zwei Colonien dieser Species, deren Exemplare sich in ziemlich auffälliger Weise durch verschiedene Grösse unterschieden; trotzdem aber vermochten die der einen Colonie sich ebenso gut durch Theilung zu vermehren wie die der anderen. Die eine Cultur (A), welche am 13. November 1888 angelegt worden war und aus dem Main stammte, enthielt stets fast durchweg grosse und dunkelblau gefärbte Thiere; Anfang Februar 1889 waren in dieser Infusion, die früher eine grosse Anzahl anderer Infusorien enthalten hatte, nur noch wenige solche vorhanden: *Paramaecium aurelia* und *Stylonychia mytilus* in ziemlich spärlicher, *Spirostomum ambiguum* in grösserer Menge; Flagellaten, Amöben u. dgl., sowie kleine Räderthiere waren fast gar nicht mehr anzutreffen, so dass, da *Spirostomum ambiguum* nach meinen Beobachtungen wenigstens von *St. coeruleus* niemals als Nahrung aufgenommen wird, die Ernährungsbedingungen als recht schlechte bezeichnet werden mussten. Waren nun früher, zur Zeit, da die Infusion an Paramäcien u. a. noch reich war, die Theilungsstadien relativ häufiger anzutreffen, so fand ich jetzt deren fast nie. Trotz dieser „ungünstigen Bedingungen“ war die Mehrzahl der aufgefundenen Stentoren nicht kleiner als früher, und ebenso sank ihre Grösse nicht, als ich die Cultur ganz allmählich eintrocknen liess; die von GRUBER<sup>1)</sup> angegebene „zweite Vermehrungsart“, die unter solchen Umständen stattfinden soll, war also nicht eingetreten.

Die zweite Cultur von *St. coeruleus* (B), die am 26. Januar 1889 angelegt worden war und aus dem Ablauf der „Aalandsquelle“ (in der Nähe von Würzburg) stammte, enthielt von Anfang an Exemplare, die merklich kleiner waren als die der ersten Colonie; trotzdem aber fand eine lebhaftere Vermehrung statt, gleichfalls jedoch, ohne dass eine merkliche Verkleinerung zu bemerken gewesen wäre. In dieser Colonie waren, als in der ersten (A) nur wenige andere Infusorien etc. aufgefunden wurden, eine grosse Anzahl von *Paramaecium aurelia*, *Fron-*

1) GRUBER, l. c., p. 21.

*tonia leucas* u. a. Infusorien sowie Euglenen etc. vorhanden, die auch in ziemlicher Menge von den Stentoren aufgenommen wurden.

Ich isolirte nun verschiedene Stentoren aus der ersten Infusion (A) derart, dass einzelne (a) von ihnen in dem Wasser blieben, aus dem sie stammten (A), andere dagegen (b) in solches gebracht wurden, das aus der zweiten Cultur (B) entnommen, also an Nährmaterial sehr reich war. Es zeigte sich nun, dass die auf letztgenannte Weise isolirten Stentoren (b) sich schon nach spätestens einem Tage theilten und sich dann weiter fortpflanzten, während die keiner Veränderung der Nährflüssigkeit unterworfenen Thiere (a) sich nicht vermehrten.

Diese Versuche ergeben, dass der Grund dafür, dass im Februar die Cultur A nur selten Theilungsstadien auffinden liess, in deren Mangel an Nahrung zu suchen war, da ja Thiere, welche aus ihr in nahrungsreiche Flüssigkeit gebracht wurden, sich alsbald vermehrten. Sie beweisen aber auch, dass die Theilung auf verschiedenen Grössenstufen stattfinden kann, sobald nur die Ernährungsbedingungen günstig genug sind. Leider erstrecken sich meine Versuche nur auf eine kurze Zeit und waren ausserdem nicht von genauen Messungen begleitet. Ich kann daher auch nicht angeben, ob eine merkbare allmähliche Verkleinerung stattfand.

Bekanntlich hat GRUBER<sup>1)</sup> auf Grund seiner Versuche an Stentoren behauptet, dass es bei den Infusorien zweierlei Arten spontaner Theilung gäbe, die sich dadurch unterscheiden sollen, dass bei der einen zwischen je zwei Theilungen ein Wachsthum stattfinde, bei der andern aber unterbleibe; der letztere Fall soll daher mit einer „stetigen Abnahme des Körperumfangs bis zu einem bestimmten kleinsten Maass“ verbunden sein. Gegen diese Anschauung hat sich in seinem neusten Werke schon MAUPAS<sup>2)</sup> ausgesprochen, und BÜTSCHLI<sup>3)</sup> hat sich diesem Forscher angeschlossen. Der Grund, den MAUPAS geltend macht, ist der, dass er die Erscheinung nur dann eintreten sah, wenn den Stentoren die Nahrung entzogen wurde. Ohne die GRUBER'schen

1) GRUBER, l. c., p.

2) MAUPAS, Recherches expérimentales sur la multiplication des Infusories ciliés, in: Arch. de Zool. exp. et gén. (2. série), t. 6, 1888. — Die Einsichtnahme dieser, wie einiger anderer Arbeiten, ist mir durch das liebenswürdige Entgegenkommen meines verehrten Lehrers, des Herrn Prof. BÜTSCHLI in Heidelberg, ermöglicht worden, indem er mir dieselben aus seiner Privatbibliothek zur Verfügung stellte; ich erlaube mir, ihm hierfür auch an dieser Stelle meinen Dank auszusprechen!

3) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1587.

und MAUPAS'schen Beobachtungen irgendwie in Frage ziehen zu wollen, möchte ich doch hervorheben, dass eine rasche Verkleinerung mir niemals zu Gesichte kam, und ausserdem auf die oben geschilderten Versuche verweisen, wonach schlecht genährte Stentoren im Gegenheil sich langsamer vermehrten als gut gefütterte. — Im Uebrigen schliesse ich mich MAUPAS und BÜTSCHLI darin an, dass ich die von GRUBER vermuthete „zweite Vermehrungsart“ als eine solche nicht anerkenne. Wodurch die von GRUBER beobachtete Thatsache hervorgerufen wurde, lässt sich allerdings noch nicht bestimmt sagen; indessen wäre es möglich, dass sich die Stentoren bei Nahrungsentziehung verschieden verhalten, je nachdem eine grössere oder geringere Zeit seit der letzten Conjugation verflossen ist; die Entscheidung hierüber muss ausgedehnten Versuchen überlassen bleiben.

Obwohl ich keine bestimmten Messungen gemacht habe (die ja ausserdem bei Stentoren besonders schwierig sind), glaube ich doch aus wiederholten Beobachtungen schliessen zu dürfen, dass zwischen den Theilungen (wenigstens in den von mir untersuchten Fällen) ein Wachsthum stattfand. Damit würde gut harmoniren, dass ich verschiedenemal bemerkte, dass Thiere, welche soeben aus der Theilung hervorgegangen waren, sich alsbald festsetzten und die durch lebhaftige Thätigkeit der adoralen Zone herbeigestrudelte Nahrung in reichlicher Menge verschluckten. Letzteres wurde dadurch nachgewiesen, dass gerade auseinandergegangene Theilsprösslinge in Uhrschälchen mit feinvertheiltem Carmin gesetzt wurden, den sie sofort reichlich aufzunehmen begannen. — Hinsichtlich der Geschwindigkeit der Vermehrung kam ich zu ähnlichen Resultaten wie MAUPAS; im geheizten Zimmer fand bei guter Ernährung ungefähr in 24 Stunden eine Theilung statt. Ueber die Dauer des Theilungsactes liegen für *Stentor* ebenso wenige und wohl auch ebenso ungenaue Angaben vor wie für andere Infusorien. STEIN <sup>1)</sup> berichtet nur, dass die ersten Stadien der Theilung bei *St. polymorphus* länger dauern als die spätern. Cox <sup>2)</sup> giebt für *St. polymorphus* an, dass der Vorgang zwei Stunden währe. Nach meinen Beobachtungen, die im Winter, bei geheiztem Zimmer angestellt wurden, ergiebt sich eine viel längere Dauer. Da es mir nie gelungen ist, Thiere von den ersten (die Theilung einleitenden) Ver-

1) STEIN, l. c., p. 233.

2) COX, Multiplication by fission of *Stentor Mülleri*, in: Amer. Naturalist, vol. 10, 1876. — Das Original war mir nicht zugänglich; ich citire nach BÜTSCHLI's „Protozoen“.

änderungen der Körperstreifung an (s. unten) bis zur Vollendung der Durchschnürung andauernd zu beobachten, so kann ich keine ganz bestimmten Zahlenangaben machen. Indessen ist es mir geglückt, einzelne Exemplare von sehr frühen Stadien der Peristomanlage an zu controliren, und schon für diese Fälle ergeben sich bedeutend grössere Zahlen als die von Cox mitgetheilte. So isolirte ich z. B. einmal um 11 Uhr Vormittags ein Thier mit ziemlich kleiner Peristomanlage, das erst um 3 Uhr 10 Minuten Nachmittags mit der äussern Durchschnürung begann. Ein anderes Thier, welches ich mit etwas fortgeschrittener Peristomanlage um 12 Uhr 15 Nachmittags isolirt hatte, fing um 2 Uhr 45 an, sich durchzuschnüren; erst um 5 Uhr 10 Nachmittags jedoch riss der letzte Verbindungsfaden entzwei. Wenn man diese beiden als Beispiele angeführten Fälle zusammennimmt, so ergibt sich als ungefähre Dauer des Theilungsvorgangs für *Stentor coeruleus* die Zeit von ca.  $6\frac{1}{2}$  Stunden, wobei noch zu berücksichtigen ist, dass nicht von den allerersten Stadien an gemessen wurde; von dieser Zeit fallen ca.  $2\frac{1}{2}$  Stunden auf die Durchschnürung, und etwa 4 Stunden auf die vorbereitenden Vorgänge. Es ergibt sich daher weiterhin, dass STEIN <sup>1)</sup> völlig Recht hat, wenn er von einer längeren Dauer der sog. „ersten Stadien“ sprach — falls man nämlich unter letzteren die Zustände versteht, wo ein neues Peristom angelegt, eine Durchschnürung aber noch nicht sichtbar ist. Indessen ist es nicht richtig, diese „ersten Stadien“ als unter einander gleichwertig aufzufassen. Aeusserlich gleichen sie einander zwar durch das Vorhandensein der Peristomanlage, in Wirklichkeit aber sind sie nicht nur durch deren Grösse und den Grad ihrer Vollendung hinsichtlich der einzelnen Elemente, sondern auch durch die verschiedene Entwicklung der Vorgänge an den innern Organen, wie Kern und contractile Vacuole, unterschieden. Man darf sich also keinesfalls die Vorstellung bilden, als finde bei der Theilung zuerst eine langsamere Entwicklung statt, sondern es dürfte anzunehmen sein, dass der Theilungsvorgang selbst gleichmässig fortschreitet, und dass nur hinsichtlich der äusseren Gestaltung die ersten Stadien den späteren weniger gleichen, als sie unter einander sich ähnlich zu sein scheinen.

Wie bereits oben erwähnt, ist es wahrscheinlich, dass der Theilungsvorgang durch Veränderungen in der Körperstreifung eingeleitet wird; ich kann jedoch erst weiter unten des Genauern darauf eingehen und will hier meine Schilderung gleich bei solchen Stadien beginnen, welche

---

1) STEIN, l. c.

auch bisher immer als Anfänge der Theilung aufgefasst wurden, d. h. mit Thieren, bei welchen eine neue Peristomanlage sichtbar wird. Es ist gerade von *Stentor* seit langem bekannt, dass diese letztere schon geraume Zeit früher sich zu entwickeln beginnt, bevor am Nucleus Veränderungen sichtbarer Natur sich einstellen.

Während man allgemein die Angabe findet, dass die neue adorale Zone als „ziemlich längsverlaufende Leiste“ sich anlegt, stimmen die Berichte über das Verhalten derselben zur Körperstreifung nicht völlig unter einander überein. Ich hoffe, zur Entscheidung gerade dieser Fragen einiges beitragen zu können.

Die frühesten Stadien, welche ich auffand, zeigen, dass die erste Anlage des neuen Peristoms in ziemlich querer Richtung erfolgt. Kurz vor dem Streifen nämlich, welcher nach der rechten Seite des Thieres zu eine grössere Anzahl von Aesten abgiebt (dem „linken Grenzstreifen“), bildet sich die neue Zone derart, dass auf einer kurzen Strecke, ungefähr 8 Körperstreifen durchquerend, eine Unterbrechung der letzteren bemerkbar wird, welche mit dem oben erwähnten linken Grenzstreifen einen spitzen Winkel bildet und eine undeutliche schwache Flimmerung erkennen lässt (Fig. 8). Leider liessen sich die nächsten Vorgänge niemals continuirlich an einem Thiere verfolgen; doch glaube ich aus den einzelnen Beobachtungen an wenig älteren Stadien mit ziemlicher Sicherheit schliessen zu dürfen, dass zunächst nun die erwähnte Unterbrechung der Streifung in immer spitzerem Winkel (zum linken Grenzstreifen) nach vorne und links zu fortschreitet; und Aehnliches scheint auch am rechten hinteren Ende der neuen Zone vorzugehen (Fig. 9). Dabei lässt sich feststellen, dass die schwache Flimmerung auf dem Hervorwachsen einzelner kleiner Membranellen beruht, welche zahlreicher sind als die von ihnen unterbrochenen Körperstreifen.

Wenn die neue adorale Zone bis zu einem gewissen Punkte dicht vor die alte Zone vorgewachsen ist, indem sie immer die Körperstreifung durchquert, dann zieht sie eine längere oder kürzere Strecke parallel neben dem linken Grenzstreifen her, um schliesslich nach rechts umzubiegen und dieselben Körperstreifen, die sie vorher schon in deren hinterm Abschnitte durchbrochen hatte, nun in umgekehrter Reihenfolge auch vorne zu durchschneiden. In einem Falle traf ich eine Zone, welche bis ganz vorne an die alte Zone dem linken Grenzstreifen parallel geblieben war, und es schien mir überhaupt, als ob die Stelle, wo die neue Zone nach rechts umbiegt, d. h. wo sie den linken Grenzstreifen erreicht, etwas variiren könnte.

Aus dem geschilderten Vorgange geht hervor, dass durch die neue Zone ein Stück der Körperstreifung der sog. Bauchseite gewissermaassen herausgeschnitten wird. Dieses Stück, welches an seiner ganzen Oberfläche gestreift ist, wird durch die später zu schildernden Vorgänge, die namentlich mit einer fortdauernden Oberflächenvergrösserung verbunden sind, zum Stirnfelde des hinteren Theilsprösslings. Eine Vermehrung der Körperstreifen des zukünftigen Stirnfeldes findet hierbei nicht statt; wenigstens fand ich vor der neuen Zone immer gerade so viel Streifen, wie solche von hinten an sie stiessen; STEIN<sup>1)</sup> spricht von einer Neubildung feiner Streifen auf dem neuen Peristomfeld, was aber nach obigen Angaben unrichtig ist.

Kurz vor dem Zeitpunkte, wo das nach rechts umgebogene Vorderende der neuen Membranellenzone nach hinten zu wachsen beginnt, scheinen auch die Veränderungen der inneren Organe — des Kerns und der contractilen Vacuole, welche letztere sich verdoppelt — ihren Anfang zu nehmen. Da mir die wenigen neuen Beobachtungen, die ich hierüber machte, zu unvollständig, z. Th. auch nicht recht verständlich sind, so werde ich auf sie nicht weiter eingehen.

Während diese inneren Vorgänge sich abspielen, erreichen die allmählich mehr und mehr herangewachsenen Membranellen ihre definitive Grösse, und die Oberflächenvergrösserung des neuen Stirnfeldes nimmt immer mehr zu. Eine Vermehrung der Körperstreifen innerhalb derselben hat dabei ebensowenig wie bisher statt; das Wachsthum der neuen Zone aber an ihrem oralen Ende, wodurch bisher neue Streifen in das Gebiet des neuen Stirnfeldes einbezogen wurden, hört auf, und es beginnt die Einsenkung der betreffenden Partie sowie die Mundbildung<sup>2)</sup>. Die Zahl der Streifen, welche durch das Wachsthum der neuen Zone nach rechts und links im Ganzen durchquert wurden, beträgt zwischen 30—40, was derjenigen auf dem Peristom ausgebildeter Thiere entspricht.

Nun beginnen auch die ersten Anzeichen der äusseren Durchschnürung sichtbar zu werden, während gleichzeitig eine Längsstreckung bemerkbar wird.

1) STEIN, l. c., p. 242.

2) HERTWIG hat neuerdings die Ansicht ausgesprochen (in: Abh. k. bayr. Ak. d. Wiss. II. Cl., 17. Bd., 1. Abth., p. 57), „dass bei allen Infusorien das hintere Cystom während der Theilung als eine Ausstülpung des vorderen entsteht“. Bei *Stentor* ist dies sicher nicht der Fall. Man vergleiche hierzu übrigens auch z. B. die Angaben von SCHEWIAKOFF für *Glaucoma scintillans* (in: Biblioth. Zoologica, Heft V, p. 33).



Die äusseren Anzeichen der Durchschnürung bestehen darin, dass eine das Thier spiralig umziehende Furche auftritt, welche schon von MOXON<sup>1)</sup> beobachtet wurde (vgl. den Holzschnitt). Diese Furche beginnt an der Stelle, wo die nach links und vorne ansteigende neue Zone den linken Grenzstreifen der Verästelungszone erreicht und nach rechts umbiegt. Von hier aus erstreckt sie sich nach links und hinten den Körper umziehend bis zum hintern Ende der neuen Zone, der neuen Mundöffnung, und von hier nach vorne und rechts bis zum vordern Ende der neuen Zone; sie bildet daher eine, in der entgegengesetzten Richtung wie die alte adorale Zone verlaufende, also dexiotrope Spirale.

In ihrer Tiefe bemerkt man die gleichen Erscheinungen, wie sie beim fortschreitenden Wachstum der neuen Membranellenzone sichtbar werden, indem nämlich auch hier eine Unterbrechung der Körperstreifen aufzutreten beginnt.

Hiermit ist die Theilung so weit gediehen, dass diejenigen Organe, welche verdoppelt werden mussten, der wesentlichen Anlage nach in der Zweizahl vorhanden sind; und ausser dem, dass noch ein Stück der neuen Zone zu vollenden ist, muss nur die wirkliche Durchschnürung stattfinden, um die Theilung zu Ende zu führen.

Wie erwähnt, nehmen diese letzten Vorgänge die Zeit von etwa zwei Stunden in Anspruch.

Nach den bisherigen Darstellungen von der Theilung der Stentoren bilde sich jetzt ein „bruchsackartiger Vorsprung“, der allmählich zunehme. Dies ist in der That der Fall. Die Art und Weise jedoch, wie er zu Stande kommt, ist recht eigenthümlich und lässt den Durchschnürungsvorgang in einem besonderen Lichte erscheinen. Bisher dachte man sich wohl meist die bei der Theilung der Infusorien stattfindende Durchschnürung in der Art, dass der Körper sich in die Länge strecke, bis in der Mitte zwischen beiden Theilstücken nur noch ein dünner Faden übrig ist, welcher schliesslich durchreissst. Bei *Stentor* nun muss, soviel ich wenigstens aus den Resultaten und den verschiedenerlei beobachteten Stadien schliessen kann, ein Durchreissen schon früher stattfinden,

1) MOXON, On some points in the anatomy of *Stentor* and its mode of division, in: Journ. of Anat. and Physiol, vol. 3, 1869.

oder mit einem Wort die ganze Durchschnürung ist von Anfang an mit einem Reissen der Pellicula in bestimmter Richtung verbunden. Dass dies gleich zu beschreibende Einreissen der Pellicula durch den bei der Theilung stattfindenden Zug bedingt wird, welcher ja auch die Längsstreckung veranlasst, das dürfte kaum zu bezweifeln sein; wodurch dagegen der Zug selbst entsteht, lässt sich bei unsern jetzigen Kenntnissen über die Theilungsmechanik noch nicht sicher beantworten.

Der Vorgang scheint folgendermaassen zu verlaufen <sup>1)</sup>: Von dem vordersten Ende der neuen adoralen Zone beginnend, entsteht ein Riss, welcher die rechts von ihr gelegenen Körperstreifen durchtrennt, und dessen Richtung durch die oben erwähnte Theilungsfurche angedeutet ist, und gleichzeitig mit ihm ein zweiter, welcher links von der neuen Zone verläuft und dem linken Theile jener Furche folgt; beide Risse scheinen gleichmässig fortzuschreiten. Das Resultat, welches sie bedingen, ist, solange der linke Riss den linken Grenzstreifen der Verästelungszone noch nicht erreicht hat, das, dass das vordere Ende der neuen Zone sich nach rechts herum krümmt, indem der durch das Einreissen gebildete „Wundrand“ des hintern Theilsprösslings sich zu schliessen sucht; da ihm aber kein anderer Wundrand, mit dem er verschmelzen könnte, zur Verfügung steht, so ballt er sich sozusagen zusammen, wodurch der vorderste Theil der neuen Zone bruchsackartig vorgewölbt wird. Da sich nämlich die Ränder, welche durch das Einreissen am vorderen Theilsprössling entstehen, alsbald aneinanderlegen und durch Verschmelzung die „Wunde“ sofort schliessen, so wird der vorderste Theil des neuen Peristomfeldes gewissermaassen von vorne nach hinten aus dem übrigen Körper herausgedrückt. Sobald nun der linke Grenzstreifen erreicht ist, beginnt der linke Rand der vordern Theile der neuen Zone, welcher bruchsackartig vorgewölbt war, mit dem hintern „Wundrande“ der linken Furchenhälfte zusammenzuwachsen, während am vorderen Sprössling sich die Wunde wie vorher zu schliessen fortfährt. Die durch diesen Process nun durchquerten Streifen, welche vor und rechts von der neuen Zone

1) Ich möchte nicht unterlassen, nochmals besonders hervorzuheben, dass sich die obenstehende Darstellung nicht auf directe Beobachtung eines Vorgangs gründet, sondern ein Versuch ist, aufeinanderfolgende Zustände in genetischen Zusammenhang zu bringen; die wirklichen Vorgänge scheinen überhaupt zu langsam zu verlaufen, als dass man die progressiven Veränderungen, aus denen sie sich zusammensetzen, im Einzelnen wahrnehmen könnte.

liegen, erscheinen nach dem Verschluss der „Wunde“ als rechtsseitige Aeste des linken Grenzstreifens, längs welchem ja gleichfalls ein Einreissen stattgefunden hatte und auf den sie nun in spitzem Winkel stossen: die „Verästelung“ kommt also dadurch zu Stande, dass auf der einen Seite das Einreissen parallel zur Streifung erfolgt, während es auf der anderen Seite in querer Richtung statt hat.

Um eine einheitlichere Vorstellung von dem Vorgange zu erreichen, als sie eine langsame Beschreibung zu erzeugen im Stande ist, mag man sich folgendes Experiment denken: Der (als hohl gedachte) Körper des *Stentor* werde längs der Spiralfurche durchgeschnitten; legt man dann am vordern Theilspössling die entstandenen Schnittränder vom ursprünglichen Vorderende der neuen Zone anfangend aneinander, und verfährt man in gleicher Weise mit dem hintern Spössling, indem man an der Stelle beginnt, wo die neue Zone den linken Grenzstreifen berührt, so dürfte man wohl im Wesentlichen dasselbe gethan haben, was durch den wirklichen Vorgang ausgeführt wird.

Eine in mancher Hinsicht noch vollkommenere Vorstellung kann man dadurch erreichen, dass man das eben angeführte Experiment wirklich ausführt; zu diesem Zwecke genügt es, auf eine kegelförmige Papierdüte, die man sich leicht herstellen kann, und welche den Körper des *Stentor* vorstellt, die neue Zone sowie die Spiralfurche aufzuzeichnen und in der besprochenen Weise einzuschneiden. Die Unvollkommenheit dieses Experimentes hat den Erfolg, zu zeigen, dass der Vorgang in Wirklichkeit complicirter ist, was auch durch die Beobachtung bestätigt wird. Vor allem ist es eine Oberflächenvergrößerung des neuen Stirnfeldes, welche während der Theilung noch fortgesetzt zu werden scheint, sowie ein Weiterwachsen der neuen Zone; beide Prozesse können natürlich bei der angeführten Art des Modellirens nicht ausgeführt werden. Dass die neue Zone noch während der Theilung, vielleicht sogar noch kurz nach derselben, am aboralen Ende neue Membranellen bildet, scheint mir aus den gezeichneten Stadien, vor allem aus dem spätesten, hervorzugehen.

Nach dem geschilderten Theilungsmodus bezeichnet jeweils das aborale Ende der neuen Zone den Punkt, bis zu welchem die Durchreissung fortgeschritten ist. Es ist daher leicht verständlich, dass der feine Faden, mit welchem die beiden Theilstücke zuletzt noch in Verbindung stehen, am aboralen Ende der neuen Zone inserirt; ich bestätige somit hinsichtlich dieses Punktes die Angaben GRUBER'S, welcher sich hierin im Widerspruch mit der STEIN'Schen Beschreibung befindet. — Die Durchreissung des Fadens ist schon von früheren Beobachtern

in genügender Weise beschrieben worden, so dass ich nichts hinzuzufügen brauche.

Nach vollzogener Theilung schwimmen die Thiere kurze Zeit umher, um sich dann meist bald festzusetzen; ich habe verschiedene Male soeben durchgeschnürte Thiere in Schälchen mit zerriebnem Carmin versetzt und konnte dabei constatiren, dass sie alsbald dasselbe aufzunehmen begannen und schon nach wenigen Minuten damit mehr oder weniger vollgepfropft waren.

Die Thiere, welche einige Zeit nach verflossener Theilung untersucht wurden, zeigten meist eine bedeutendere Längsstreckung der Verästelungszone, d. h. die Streifen stiessen in spitzerem Winkel auf einander als bei den gerade aus der Theilung kommenden vordern Theilspösslingen, welche also eine noch frische „Narbe“ zeigten. Ausserdem stossen bei letzteren alle Streifen direct auf den linken Grenzstreifen, während bei den andern secundäre Verästelungen vorkommen. Ich bin geneigt, anzunehmen, dass diese durch eine Vermehrung der Streifen zu Stande kommt, und es dürfte daher vielleicht in dieser Vermehrung die erste Vorbereitung zu erneuter Theilung zu erblicken sein.

Durch den Theilungsvorgang werden verschiedene Besonderheiten, insbesondere der Streifung, ohne weiteres verständlich: einmal nämlich die schon Anfangs genauer geschilderte „Verästelungszone“, weiterhin aber die Verhältnisse der Streifung des Stirnfeldes und einige andere Punkte, die im folgenden Abschnitte noch des Genauern zu erörtern sein werden.

### III. Morphologische Auffassung des Stentorenkörpers.

Wenn wir es unternehmen, den Bau der Stentoren aus dem Vergleiche mit andern Infusorien zu verstehen, also von vergleichend morphologischem Standpunkte ihn in's Auge fassen, so ist es vor allem das sog. „Peristom“, welches unsern Bestrebungen Schwierigkeiten bereitet; diese aber beruhen auf dessen vorderständiger Lagerung. Ein Vergleich mit andern Infusorien, die gleichfalls ein zur Längsaxe des Körpers senkrecht stehendes Peristom besitzen, führt uns nicht viel weiter. Soweit es sich nämlich hierbei um mehr oder weniger den Stentoren nahestehende Formen handelt — *Folliculina*, *Tintinnoiden*, *Ophryoscoleciden* —, reichen unsere Kenntnisse nur so weit, dass wir sagen können, es seien hier ähnliche Verhältnisse vorhanden wie bei den Stentoren, wodurch natürlich die

Thatsache selbst nicht verständlicher wird; die Vorticellinen aber, als entfernter stehende Gruppe, können zu directem Vergleich nicht herangezogen werden. Man ist nun mit vollem Recht seit langer Zeit gewohnt gewesen, das vorderständige Peristom der Stentoren als morphologisch identisch mit dem bauchständigen Peristom anderer Spirotrichen aufzufassen; es fragte sich nur, in welcher Weise verlief der hierbei sich abspielende Vorgang im Einzelnen? Welche Homologien bestehen zwischen dem Peristom der Stentoren und dem anderer Spirotrichen?

Lassen sich nun zur Entscheidung dieser Frage die die Theilung einleitenden Vorgänge herbeiziehen? Ich habe mich bereits früher an anderer Stelle <sup>1)</sup> dafür ausgesprochen, dass man hierzu berechtigt sei. Damals verglich ich die Art der Neubildung des Peristoms von *Bursaria* nach Verlassen der Cyste mit der Entstehung des neuen Peristoms bei sich theilenden Stentoren. Seitdem habe ich Gelegenheit gehabt, Theilungszustände auch von *Bursaria* zu untersuchen, und gefunden, dass die neue adorale Zone sich in ganz gleicher Weise anlegt, wie sie bei den aus der Cyste hervorgegangenen Thieren von BRAUER <sup>2)</sup> beschrieben wird. Für *Stentor* liegen nun leider keine Angaben darüber vor, wie die Neubildung nach der Encystirung vor sich geht; dagegen hat GRUBER <sup>3)</sup> beobachtet, dass bei künstlich getheilten Stentoren am hinteren Theilspössling die neue adorale Zone in der gleichen Weise gebildet wird wie im Verlauf der natürlichen Theilung, und ich kann nach eigenen Untersuchungen diese Angabe dahin erweitern, dass sie sogar sich ganz in demselben Verhältnisse zur Verästelungszone befindet wie die eines spontan sich theilenden Thieres <sup>4)</sup>. Daraus geht zunächst mit Sicherheit hervor, dass die Bildung neuer Organula auch im Infusorienkörper an bestimmte Regionen gebunden ist, ferner aber auch, dass die Neubildung durch Regeneration mit den auf natürlichem Wege entstehenden Neubildungen identisch ist. Schon GRUBER hat darauf aufmerksam gemacht, dass hinsichtlich dieses Punktes Analogien mit der Regeneration bei Metazoen sich darbieten. Da nun nachgewiesen ist, dass in allen Fällen, wo überhaupt Organula der Infusorien neu gebildet werden können — nach der Encystirung, bei der spontanen Theilung und bei der künstlichen Theilung — der Process in

1) SCHUBERG, *Bursaria truncatella*, p. 336.

2) BRAUER, l. c., p. 29.

3) GRUBER, l. c., p. 4.

4) BALBIANI scheint nach seinen neuesten Mittheilungen (Rech. expér. sur la mérotomie des Infus. cil., in: Rec. zool. suisse, t. 5, 1888) hierüber eine andere Ansicht zu haben.

ganz gleicher Weise sich abspielt, und da ausserdem die ersten Zustände der Neuanlage den Verhältnissen solcher Formen ähneln, welche wir auf Grund vergleichend-morphologischer Betrachtung für die ursprünglicheren zu halten berechtigt sind, so dürfen wir, nach meiner schon früher vorgetragenen Ansicht, mit genau demselben Rechte die fraglichen ontogenetischen Vorgänge für Recapitulationen phylogenetischer Prozesse halten, wie wir dies bei Metazoen zu thun gewohnt sind; und wir dürfen es wohl ganz besonders mit Rücksicht darauf, dass die zuerst von GRUBER hervorgehobene Analogie der Regenerationserscheinungen vorliegt! Es dürfte daher die von anderen Forschern vertretene Ansicht, dass das biogenetische Grundgesetz für die Protozoen nicht gelte, dahin zu modificiren sein, dass dasselbe mindestens bei den Infusorien seine Gültigkeit habe, und dass hier die bei der Theilung und nach der Encystirung sich abspielenden Vorgänge der Ontogenie der Metazoen entsprechen.

Nach vorstehenden Erörterungen scheint es mir nicht unberechtigt, die bei der Theilung der Stentoren beobachteten Vorgänge für deren Morphologie in gleicher Weise zu verwerthen, wie die Ontogenie der Metazoen zur Entscheidung auch vergleichend-anatomischer Fragen herbeigezogen wird.

Dies vorausgesetzt, ergiebt sich vor allem, dass das sog. Peristom oder Peristomfeld der Stentoren überhaupt nicht demjenigen anderer Infusorien in toto homologisirt werden darf, da es nur als ein durch einen besonderen Wachstumsprocess der adoralen Zone von dieser umschlossenes und durch ungleichmässiges Wachstum in seiner Lage verändertes Stück der Körperoberfläche sich darstellt. Hieraus aber erklärt sich auch die bisher auffallend erscheinende Bewimperung des Peristomfeldes sowie seine sonstige Aehnlichkeit mit der übrigen Oberfläche auf's einfachste. — Selbstverständlich gilt das Gleiche für den von STEIN als „Schlund“ bezeichneten Theil, der, wie oben gezeigt wurde, nur die in die Tiefe eingesenkte orale Partie des sog. „Peristomfeldes“ darstellt. Und ebenso geht schon aus der früheren Beschreibung hervor, dass eine Homologie des sog. „Hypostoms“ (STEIN) der Stentoren mit der gleichnamigen Bildung anderer Infusorien nicht zulässig ist.

Wenn wir danach weiter fragen, was nun das eigentliche „Peristom“ der Stentoren sei, so haben wir zuerst darauf Antwort zu geben, was überhaupt ein „Peristom“ ist; BÜTSCHLI<sup>1)</sup>, dessen Darstellung

1) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1235.

wir wohl als Maassstab für unsere derzeitigen Kenntnisse der Infusorienorganisation ansehen dürfen, berichtet hierüber Folgendes:

„Dies Peristom ist eine rinnenförmige oder breitere Aushöhlung, welche vom Vorderende zum Mund führt. . . . Selten tritt an Stelle der Aushöhlung eine Vorwölbung des Peristomfeldes auf.“ Und unter diejenigen Formen, bei welchen eine solche „Vorwölbung“ statt hat, ist nach BÜTSCHLI und den früheren Beobachtern auch *Stentor* zu stellen. Da nun das Peristom zunächst als „Rinne“ definiert wird, so müssten wohl Gründe beigebracht werden, die eine derartige Umkehrung der Definition rechtfertigen. BÜTSCHLI sagt allerdings: „Stets trägt die adorale Zone zur Begrenzung des Peristoms bei und lässt dessen Region auch dann erkennen, wenn es von der übrigen Körperoberfläche nicht besonders verschieden ist. Vom Mund ausgehend, zieht die Zone am linken Peristomrande bis zum Vorderende, oder wo dieses und entsprechend der vordere Theil des Peristoms breiter ist, auch um den vorderen Peristom- oder Stirnrand bis zum rechten Körperrand hin. Endlich kann sich das aborale Ende der Zone rückläufig längs des rechten Peristomrandes bis dicht an den Mund ausdehnen, also einen völligen Umgang um das Peristomfeld beschreiben.“

Es wäre nach diesem also daran zu denken, dass mitunter die ganze von der adoralen Zone umfasste Fläche als Peristom aufzufassen sei.

Zunächst ist mit einer derartig erweiterten Definition für alle diejenigen Fälle, wo die Membranellenzone keinen vollen Umgang beschreibt, eine rechtsseitige Begrenzung des Peristomfeldes gegen das sog. Stirnfeld nicht gegeben. Trotzdem ist sie sehr häufig auch hier vorhanden und wird in der Regel durch die präorale Membran dargestellt, was auch BÜTSCHLI für die Hypotrichen zugiebt. Bei verschiedenen Hypotrichen nun verläuft die adorale Zone auch noch vom Stirnrande aus längs des rechten Körperrandes, ein Stück weit nach hinten, umgrenzt also auch noch das sog. „Stirnfeld“ (STEIN'S = aire latérale MAUPAS). BÜTSCHLI<sup>1)</sup> stellt, um dies zu erklären, die Hypothese auf, dass der einzufügende, meist fehlende Theil des rechten Peristomrandes (welcher in der Regel in einiger Entfernung vom aboralen Ende der adoralen Zone aufhört) eigentlich in ziemlich scharfem Winkel nach rechts umbiegen müsste, und stützt sich dabei auf das bei Euplotinen und *Condyllostoma* beschriebene sog. „Peristomeck“. Er nimmt also offenbar damit an, dass in der

1) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1242.

rechten Hälfte des Körpers das Peristom, der adoralen Zone folgend, bis zu deren aboralem Ende sich mehr und mehr zuspitzt und verschmälert, so dass die rechtsseitige Begrenzung des Stirnfeldes durch die adorale Zone nur eine scheinbare, in Wirklichkeit aber zwischen der adoralen Zone des rechten Körperrandes und dem Stirnfeld ein schmaler Streifen des Peristomfeldes als vorhanden zu denken ist. Nehmen wir dies als wahrscheinlich an, so beruht die undeutliche Abgrenzung zwischen Peristom und Stirnfeld in dem fraglichen Abschnitte auf dem Fehlen der präoralen Membran längs des nach rechts und hinten umgebogenen rechten Peristomrandes. Da man aber wohl sicher annehmen darf, dass präorale Membran wie Peristom in directer Beziehung zur Nahrungszuleitung stehen, so kann eine Reduction beider Bildungen in der dem Munde abgewandten Region eventuell schon verständlich erscheinen. Wenn wir nun uns vorstellen, dass eine ähnliche Verschmälerung des Peristoms unter gleichzeitig fortschreitendem Verschwinden der präoralen Membran nach dem oralen Ende der Membranellenzone hin stattfindet, so kommen wir zum Verständniss der bei *Peritromus* vorhandenen Verhältnisse, wo Peristom und präorale Membran fehlen; wir hätten also darnach hier einen schmalen, längs der Zone verlaufenden Streifen als rudimentäres Peristomfeld aufzufassen, die ganze von ihr eingeschlossene bewimperte und mit Streifen versehene Partie aber als „Stirnfeld“. Kann ich diese Deutung für *Peritromus* zunächst nur als eine hypothetische bezeichnen, zumal da ich diese Form nicht aus eigener Anschauung kenne, so glaube ich sie andererseits für *Stentor* als ziemlich wahrscheinlich annehmen zu dürfen. Ich glaube nämlich, dass man nicht fehl gehen wird, wenn man den oben (S. 206) beschriebenen, längs der rechten Seite der adoralen Zone verlaufenden ungefärbten Streifen als rechten Rand des ursprünglich vorhandenen Peristoms auffasst, welches in gleicher Weise wie die sonst auch bei Heterotrichen gefundene präorale Membran rudimentär geworden resp. völlig geschwunden ist! Das bisher sog. „Peristomfeld“ der Stentoren wäre daher dem „Stirnfeld“ der Hypotrichen und anderer Heterotrichen homolog und kann auch ganz passend als solches bezeichnet werden. In ähnlicher Weise wie bei Hypotrichen schon eine theilweise scheinbare Umgreifung des Stirnfeldes durch die adorale Zone stattfinden kann, hat eine ebensolche bei *Stentor* vollständig stattgefunden. Durch diese Auffassung des bisher sog. Peristomfeldes als Stirnfeld aber wird auch dessen Bewimperung sowie seine sonstige Aehnlichkeit mit der übrigen Körperoberfläche verständlich. Wir gelangen daher sozusagen

auf vergleichend-anatomischem Wege zum gleichen Resultate wie durch die Berücksichtigung der Entwicklungsvorgänge, was die vorgetragene Ansicht vielleicht noch mehr festigen dürfte! — Ich habe schon oben *Peritromus* zum Vergleiche herbeigezogen und möchte daher auch noch darauf hinweisen, dass der Streifenverlauf innerhalb des „Peristomfeldes“ — indem die adorale Zone die Streifen durchschneidet — völlig mit dem übereinstimmt, wie er bei *Stentor* auf Theilungsstadien vorhanden ist, solange die Krümmung des neuen „Stirnfeldes“ noch nicht eingetreten ist, und auch später, allerdings durch letztere undeutlicher geworden, immerhin im Princip noch vorhanden bleibt. Dasselbe Verhältniss von adoraler Zone und Streifung findet sich übrigens auch bei *Spirostomum*, wo es schon von STEIN<sup>1)</sup> beschrieben, von BÜTSCHLI<sup>2)</sup> aber neuerdings mit Unrecht<sup>3)</sup> in Frage gestellt worden ist.

Die Bedeutung der Verästelungszone kann nach zwei Richtungen hin untersucht werden. Einmal kann man fragen: wodurch entsteht sie und welche Rolle spielt sie überhaupt in der Lebensgeschichte des Individuums? Andererseits aber kann man versuchen, ihre phylogenetische Bedeutung zu ermitteln. Hinsichtlich des ersten Punktes kann z. Th. schon auf das oben im II. Abschnitt Gesagte verwiesen werden, woraus vor allem hervorgeht, dass sie durch den Theilungsvorgang selbst direct bedingt und hervorgerufen wird, und dass sie als eine Art „Narbe“ in Folge eines Durchreissungsprocesses entsteht; ihre phylogenetische Bedeutung jedoch zu erklären, bedarf besonderer Erörterung.

Ich habe an anderer Stelle<sup>4)</sup> nachzuweisen versucht, dass die besondern Modificationen der Streifung bei *Isotricha* STEIN, welche in einem Aufeinanderstossen der Streifen bestehen, einer Verlagerung des Mundes ihren Ursprung verdanken; man könnte daher vielleicht auch hier auf den Gedanken kommen, es möchte Aehnliches das Zustandekommen der Verästelungszone bedingt haben. Ich muss es mir jedoch leider versagen, schon an dieser Stelle meine Ansicht hierüber auszusprechen, da ich das Material für solche Fragen für noch unzu-

1) STEIN, l. c.

2) BÜTSCHLI, Protozoen, p. 1291.

3) Ich habe mich gelegentlich selbst von der Richtigkeit der STEIN'schen Angabe überzeugt, dass die adorale Zone die Streifung durchschneidet und nicht parallel mit ihr verläuft.

4) SCHUBERG, Protoz. d. Wiederkäuermag. I, p. 398.

reichend halte. Vor allem wäre das Verhältniss der adoralen Zone zur Mundnaht holotricher Infusorien aufzuklären, welche BÜTSCHLI<sup>1)</sup> mit einander vergleicht, sowie das Verhalten der letzteren bei der Theilung. Ich hoffe demnächst an anderer Stelle hierauf zurückkommen zu können.

Würzburg; Ende Mai 1889.

1) BÜTSCHLI, Protozoen.

### Figurenerklärung.

#### Tafel XIV.

Die Figuren wurden mittelst eines Seibert'schen Mikroskops entworfen; alle beziehen sich auf *Stentor coeruleus*.

- Fig. 1. Normales Thier, ungefähr in der Mitte zweier auf einander folgender Theilungen, mit deutlich entwickelter Verästelungszone, von der Bauchseite gesehen. — Lebendes Präparat; das Thier war etwas gepresst und dadurch das Stirnfeld künstlich ventralwärts verschoben; in Folge dessen ist auch die Peristomtasche (STEIN'S) nicht zu bemerken. — Oc. I., Obj. III.
- Fig. 2. Stirnfeld bei Betrachtung von vorne. — Osm. Chr. E. S., Boraxkarm. Canadabals. — Oc. III, Obj. IV, Zeichenprisma.
- Fig. 3. Der linke Theil des Vorderendes von der Bauchseite aus gesehen. O. Chr. Essigs. — Boraxk. Cdb. — Oc. I, Obj. V., Zeichenprisma.
- Fig. 4. Der orale Theil des Stirnfeldes mit Schlundstrang, von der Dorsalseite aus gesehen. — Leb. Präp. — Oc. I, Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ .
- Fig. 5. Membranelle mit Basallamelle im optischen Durchschuit. — Subl. Boraxk. Cdb. — Oc. I, Obj. III.
- Fig. 6. Stück der Spiralfibrille mit den längs getroffenen Basallamellen aus einem Längsschnitte. — O. Chr. Essigs., Boraxk. Par. Cdb. — Oc. I, Obj. V.
- Fig. 7. Stück der adoralen Zone mit angrenzenden Theilen der Körper- und Stirnfeldoberfläche. — O. Chr. E. S., Wasser. — Oc. I, Hom. Imm.  $\frac{1}{12}$ .

Fig. 8—11. Theilungsstadien, sämmtliche nach lebenden Objecten (nicht ein und dasselbe Thier!) und mit Ausnahme von Fig. 10 von der Bauchseite aus gesehen; Fig. 10 ist von der linken Seite aus gezeichnet.

### Buchstabenerklärung.

*az* adorale Membranellenzone.  
*bf* Basalfibrille }  
*bl* Basallamelle } der Membranellen.  
*bs* Basalsaum }  
*c* Cilienbasen.  
*e* Peristomeck (STEIN'S).  
*ef* Endfädchen der Basallamellen.  
*gr* rechter } Grenzstreifen der Ver-  
*gl* linker } ästelungszone.

*m* Mundöffnung.  
*r* Rinne der Peristomtasche.  
*rs* Rippenstreifen (BÜTSCHLI).  
*rst* Randstreif. des Stirnfelds.  
*t* Peristomtasche (STEIN).  
*zs* Zwischenstreifen (BÜTSCHLI).

# Ueber den Blastoporus der anuren Amphibien, sein Schicksal und seine Beziehungen zum bleibenden After.

Von

**R. v. Erlanger.**

(Aus dem Zoologischen Institut zu Heidelberg.)

Hierzu Tafel XV und XVI.

---

Die vielfach widersprechenden Angaben, welche über das Schicksal des Blastoporus und die Entstehung des Afters der Amphibien gemacht worden sind, veranlassten mich zu einer erneuten Untersuchung dieser Frage; denn wenn auch die Verhältnisse bei den Urodelen in der letzten Zeit nahezu befriedigend gedeutet wurden, so ist dies für die Anuren noch nicht der Fall. Am Schlusse meiner Abhandlung wird ein Ueberblick über die embryologische Literatur, welche diese Frage berührt oder ausführlicher behandelt, gegeben werden.

Ehe ich von den Entwicklungsvorgängen bei den Anuren, welche ich allein genauer untersuchen konnte, berichte, ist es vielleicht am Platz, etwas über meine Untersuchungsmethode zu bemerken. Die Objecte wurden in FLEMMING'scher Chromosmiumessigsäure, welche sich am geeignetsten zeigte, gehärtet. Dann wurden sie, nach etwa 8 stündiger Auswässerung, nach dem von Prof. BLOCHMANN<sup>1)</sup> ange-

---

1) F. BLOCHMANN, Eine einfache Methode zur Entfernung der Gallerte und Eischale bei Froscheiern, in: Zool. Anz., Jahrg. 12, 1889, Nr. 307, p. 269.

gebenen Verfahren von der Gallerte befreit. Zu diesem Zweck bringt man die gehärteten Eier oder Embryonen in einen weiten Glaseylinder in Eau de Javelle, welches mit dem 5- bis 6fachen Volum Wasser verdünnt ist, und bewegt sie langsam hin und her. In etwa einer Viertelstunde ist die Gallerte aufgelöst, und man kann die Eier nach sorgfältigem Auswaschen mit Alkohol weiter behandeln. Auf diese Weise vermeidet man das lästige Herauspräpariren des Embryos mit Nadeln und kann beliebige Mengen Laich mit geringer Mühe conserviren. Die Eier wurden dann aus absolutem Alkohol in Chloroform und Paraffin übergeführt und im Wärmekasten erhitzt, bis alles Chloroform entfernt war, hierauf im geschmolzenen Paraffin orientirt und dieses durch Eintauchen der Schale in kaltes Wasser zum plötzlichen Erstarren gebracht.

Die Untersuchung der Oberflächenverhältnisse wurde an gehärteten Eiern oder Embryonen mit der Lupe oder einem schwächeren Objectiv vorgenommen und zwar in einer mit weissem Wachs ausgegossenen Glasschale. In dem Wachs können Löcher und Rinnen angebracht werden, in welchen der Embryo in beliebiger Lage fixirt werden kann. Das pigmentirte Ei hebt sich von der weissen Fläche gut ab und kann ausserdem mit einer Belichtungslinse so beleuchtet werden, dass möglichst starke Schatten entstehen. Auch kann man die gehärteten Eier oder Embryonen trocken untersuchen. Wenn man sie nämlich aus absolutem Alkohol langsam trocknen lässt, verändern sie ihre Form gar nicht; die Oberflächenverhältnisse treten dann so scharf hervor, dass man jede einzelne Zelle gut wahrnimmt. Solche Eier, welche wegen der grossen inneren Höhle leicht collabiren, muss man erst in Paraffin tränken und ihre Oberfläche vom anhaftenden Paraffin durch Terpentinöl oder Chloroform befreien. Man klebt dann das Object auf dem Objectträger in der gewünschten Lage fest und kann es bequem untersuchen.

Die Embryonen, welche zu Schnittserien verwendet werden sollen, können mit Alaun- oder Boraxcarmin gefärbt werden, es treten jedoch die Zellgrenzen bei ungefärbten Präparaten vielleicht noch deutlicher hervor.

Untersucht wurden *Rana fusca* und *R. esculenta*, *Bufo variabilis* und *B. vulgaris* sowie *Bombinator igneus*. Bei allen diesen Formen verläuft der Process des Urmundverschlusses und der Afterbildung in übereinstimmender Weise. Zum Studium der äusseren Entwicklungsvorgänge bildet *Rana esculenta* das geeignetste Object wegen des relativen Mangels an Pigment, weshalb diese Art meiner Abhandlung

zu Grunde gelegt wurde, während die übrigen Species mit stärker pigmentirten Eiern deutlichere Zellgrenzen zeigen.

Die Gastrulation beginnt bekanntlich mit einer Einstülpung, welche äusserlich als eine hufeisenförmige Rinne, deren offener Theil nach hinten und ventral gegen die spätere Längsaxe des Embryos gerichtet ist, erscheint. Bald schliesst sich das Hufeisen und die Rinne wird kreisförmig, sie umschliesst dann den Dotterpfropf, welcher sich durch seine helle Farbe von den pigmentirten Ectodermzellen der Umgebung abhebt. Schon äusserlich bemerkt man mit Hülfe einer guten Lupe, dass die Zellen des Dotterpfropfs viel grösser als die der übrigen Oberfläche sind. Anfangs ist der Durchmesser der Kreisfläche, welche der Dotterpfropf von oben gesehen bildet, annähernd halb so gross wie der des ganzen Eies. Dieser Durchmesser nimmt mit dem Laufe der Entwicklung rasch ab, ohne dass vorerst die kreisförmige Gestalt aufgegeben würde (Taf. XV, Fig. 1 *D*). Macht man durch ein solches Stadium mit weitem Dotterpfropf einen medialen Sagittalschnitt (Taf. XVI, Fig. 11), so sieht man dorsal und ventral von dem an seinen grossen Zellen leicht kenntlichen Dotterpfropf *D* je einen Spalt. Der dorsale Spalt dringt tiefer ein (*Uds*) und zeigt an seinem inneren Ende eine kleine Erweiterung, die Urdarmbucht. Diese beginnt nun die noch sehr ansehnliche Furchungshöhle (*F*) zu verdrängen. Der ventrale Spalt (*As*) ist dagegen lange nicht so tief, aber ebenfalls parallel der späteren Längsaxe gerichtet; er ist die Anlage des Afterdarms, an dessen innerem Ende man eine keilförmige Zellenmasse (*Mes*), die unpaare Anlage des Mesoderms, bemerkt. Ich bezeichne den dorsalen Spalt als Urdarmspalt, den ventralen als Afterspalt. Es muss hier besonders betont werden, dass die beiden eben beschriebenen Spalte keine getrennten Bildungen, sondern nur der dorsalste und der ventralste Punkt der kreisförmigen Urmundsrinne oder Spalts sind, welcher durch den Dotterpfropf *D* verschlossen wird.

Der Durchmesser des Urmunds verkleinert sich nun rasch, wie auch der Dotterpfropf, womit eine Annäherung und Vertiefung der beiden Spalte gleichen Schritt hält. Auf einem vorgeschritteneren, sagittal durchschnittenen Ei (Taf. XV, Fig. 12) sieht man die ziemlich ausgedehnte Urdarmhöhle (*Ud*) von der sehr verkleinerten Furchungshöhle (*FH*) nur noch durch eine etwa zwei Zellen dicke Lage getrennt. Hier ist nun der Afterspalt (*As*) länger und deutlicher geworden und fängt bereits an, die ursprüngliche horizontale Richtung aufzugeben und sich zu neigen.

Das unpaare Mesoderm ist etwas weiter nach vorn und ventral-

wärts ausgewachsen. Nun giebt die den Dotterpfropf begrenzende Urmundsrinne bald ihre kreisförmige Gestalt auf, da die Ränder jetzt von den Seiten gegen einander zusammentreten und zwar an dem dorsalen und ventralen Ende schneller als in der Mitte, so dass der Urmund nun einen Spalt bildet, welcher dorsal und ventral eng ist, dagegen in der Mitte eine Erweiterung zeigt, die den ovalen kleinen Dotterpfropf umfasst (Taf. XV, Fig. 2). Auf diesem Stadium (Taf. XV, Fig. 2) bemerkt man zuweilen um den Urmund einen Hof (*H*), welcher der Ausdruck einer Wölbung der Eioberfläche ist, und dessen Durchmesser dem des Urmundes, wenn dieser am weitesten ist, ziemlich gleichkommt.

Macht man nun durch ein solches Ei horizontale Schnitte, so zeigt sich die Verwachsungslinie des Urmundes in Gestalt einer äusseren Rinne, in welche der erweiterte mittlere Theil des Urmundes ventral und dorsalwärts ausläuft, wie Fig. 2 Taf. XV zeigt. Dieser Rinne entspricht aber auch eine innere, welche ziemlich dieselbe Ausdehnung besitzt und der äusseren gegenüber liegt. Beide Rinnen bezeichnen die Verwachsungslinie des ursprünglich weiten Urmundes. Schnitte dieser Art durch das eben beschriebene Ei wurden nicht abgebildet, da solche von einem etwas älteren Stadium auf Taf. XVI, Fig. 5—8 wiedergegeben sind, an denen die Keimblätterverhältnisse in der Gegend des Urmundes genauer besprochen werden sollen; diese Schnitte zeigen auch die eben geschilderten Befunde.

Der Dotterpfropf rückt nun allmählich durch das Zusammenwachsen der seitlichen Urmundsränder in das Innere hinein und wird dabei immer kleiner, bis er nur noch als ein weisses Pünktchen erscheint (Taf. XV, Fig. 4), und bald wächst auch der Primitivstreif aus der dorsalen Rinne des fast ganz verschlossenen Urmundes hervor (*P*). Der hinterste Theil des Primitivstreifs wird wohl im Bereich des dorsal verwachsenen Theiles des Urmundes liegen, jedoch lässt sich dies nicht genauer angeben, da die dorsale Rinne, welche aus der Verwachsung des Urmundes entstand, sich allmählich abflachend, unmerklich in den Primitivstreif übergeht. Ein etwas jüngeres Stadium als das eben beschriebene ist (Taf. XV, Fig. 13) auf einem medialen sagittalen Schnitt abgebildet. Die Furchungshöhle (*F*) ist jetzt bei *Rana esculenta* vollständig verdrängt, während sie bei den Bufonen (Taf. XVI, Fig. 13) noch längere Zeit erhalten bleibt. Der Afterdarm (Taf. XV, Fig. 13 *Ad*), welcher jetzt aus dem Afterspalt entsteht, ist nun stark ventralwärts gerichtet und bereits länger geworden; am Vorderende ist die Anlage der Medullarplatte bemerklich. Aus dem

bis jetzt Mitgetheilten geht hervor, dass der Urmund sich vorwiegend durch seitliches Zusammenwachsen seiner Ränder schliesst, was sich eben so deutlich im weiteren Lauf der Entwicklung äussert.

Das Ei beginnt nun sich zu strecken und eine ovale Gestalt anzunehmen (Taf. XV, Fig. 5). Die Medullarplatte, welche, wie schon erwähnt wurde, mittlerweile angelegt ist, fällt bei *Rana esculenta* äusserlich durch ihre helle Färbung auf und ist biscuitförmig (*Mp*). In ihrem Hinterende liegt der sehr schmale und lange Urmund, aus dessen dorsalem Ende der ziemlich lange Primitivstreif (*P*) hervorgeht. Der Hof um den Blastoporus hat sich, wie (Taf. XV, Fig. 3 und 4) jüngere Stadien zeigen, dorsalwärts geöffnet und ist in die ventrale Grenzlinie der Medullarplatte übergegangen. Im oberen Ende des nun bis auf die Stelle, wo der Dotterpfropf sich zuletzt befand, ganz verwachsenen Urmundes liegt der schmale und längliche Neuroporus (*N*), welcher eben durch das gänzliche Zurückweichen des Dotterpfropfs entsteht.

Sagittale Schnitte (Taf. XV, Fig. 14) zeigen, dass durch das Verschwinden des Dotterpfropfs Urdarm und Afterdarm in Zusammenhang gesetzt werden, da der Afterdarmspalt und der Urdarmspalt einander entgegengerückt sind, bis sie durch Verschwinden des Dotterpfropfs sich zum Neuroporus vereinigen. Man gelangt also durch den Neuroporus in den horizontalen Urdarm, sowie auch in den ventralwärts gerichteten Afterdarm.

Aus sagittalen Schnitten, welche leider schwer anzufertigen sind, und besser noch aus einer horizontalen Schnittserie, lässt sich entnehmen, dass der Neuroporus und sein Lumen nicht kreisrund, sondern spindelförmig sind. Auf einer Serie horizontaler Schnitte (Taf. XVI, Fig. 5—8) lässt sich nämlich der Neuroporus (*N*) als ein langer, enger Canal durch eine ziemliche Anzahl von Schnitten verfolgen. Ferner zeigt eine solche Serie, dass die äussere trichterförmige Oeffnung des Neuroporus dorsal und ventralwärts in die schon erwähnte Rinne sich fortsetzt (Taf. XV, Fig. 5 *d R v R*) und dass die dorsale Rinne viel kürzer als die ventrale ist. In dieser ventralen Rinne bemerkt man am ventralen Ende desselben eine kleine Grube, welche die Anlage des Afters ist (Taf. XVI, Fig. 8 *A*), über die hinaus sich die Rinne noch etwas weiter ventralwärts fortsetzt (Taf. XV, Fig. 6 *A*). Das Auftreten der Afteranlage findet auf dem Stadium statt, wo die Medullarplatte zuerst deutlich wird, die Grube ist aber noch sehr schwach eingesenkt und kaum von der übrigen Rinne zu unterscheiden.

Die Verhältnisse der Keimblätter sind auf horizontalen Schnitten je nach der Höhe, in welcher diese angebracht werden, verschieden. Auf einem durch den Neuroporus geführten Schnitt (Taf. XVI, Fig. 6) sieht man diesen (*N*) als einen langen schmalen Canal mit stark pigmentirten Wänden, welcher sich nach innen und aussen zu einem flachen Trichter erweitert. An der inneren in den Urdarm führenden Mündung, welche in der schon erwähnten inneren Rinne des verwachsenen Blastoporus liegt (*iR*), bemerkt man rechts und links die Stelle (X), welche von OSCAR HERTWIG als die Ausstülpungsstelle des Mesoderms aufgefasst wird. Hier sieht man den Ursprung des Mesoderms sowohl als den des Entoderms, welches die Wand des Urdarms bildet. Die Wände des Canals bestehen aus indifferenten, stark pigmentirten Zellen, aus denen man jederseits die beiden Ectodermlagen, das Mesoderm und das Entoderm hervorgehen sieht. Während sich in der Ebene des Neuroporus in der Medianlinie keine scharfe Grenze zwischen den einzelnen Keimblättern angeben lässt, bemerkt man an mehr ventral gelegenen Schnitten (Taf. XVI, Fig. 7 und 8), dass die Hauptmasse des unter dem Neuroporus gelegenen Gewebes vom Ectoderm und zwar von dem Sinnesblatt (*Sb*) geliefert wird. Dieses bildet in der Gegend der Afteranlage (Taf. XVI, Fig. 8*Ap*) einen nach innen vorspringenden Zapfen, welcher unmittelbar auf das Entoderm (*Ent*) stösst. Rechts und links befinden sich die auf guten Schnitten deutlich abgegrenzten Mesodermanlagen (*Ms*). In dem Zapfen liegt nun die Aftergrube (*A*), welche dem jetzt nach hinten und ventral (Taf. XV, Fig. 14) gerichteten Afterdarm (*Ad*) entgegendringt.

Auch auf sagittalen Schnitten lassen sich die einzelnen Keimblätter im Zellenwulst der ventralen Neuroporuslippe, welche die emporgewachsene ventrale Urmundlippe ist, unterscheiden, und zwar liefern hierfür die Bufonen bessere Objecte als die Frösche (Taf. XVI, Fig. 11). Auf einem sagittalen, stärker vergrösserten Schnitt durch den ventral vom Neuroporus gelegenen hinteren Theil eines Kröteneies, bei welchem der Dotterpfropf eben ganz ins Innere gerückt ist, bemerkt man deutlich, dass das Sinnesblatt (*Sb*) den grössten Antheil an der Bildung des Zellenwulstes hat, und sieht das Mesoderm (*Mes*) erst am ventralen Ende des Afterdarms (*Ad*) entstehen.

Bei etwas älteren Embryonen, d. h. bei solchen, deren Medullarwülste sich zu erheben beginnen, hat die Urmundrinne äusserlich ungefähr die Gestalt eines Knopflochs (Taf. XV, Fig. 6): man bemerkt an der aus dem verwachsenen Urmund hervorgegangenen Rinne zwei

kleine tiefere Stellen, von welchen die dorsale der enge Neuroporus (*N*), die ventrale die schon etwas vertiefte Aftergrube (*A*) ist. Mit der verstärkten Längsstreckung des Embryos entsteht gleichzeitig eine Verkürzung des dorsoventralen Durchmessers, so dass auf einem sagittalen Schnitt (Taf. XVI, Fig. 1) die dorsale Urdarmwand dem ventral gelegenen Dotterballen (*Db*) genähert erscheint. Der dorsal vom Urdarm gelegene Theil des Embryos zeigt jetzt deutlich eine Sonderung in Urdarmwand, Chorda (*Ch*) und Medullarplatte (*Mp*), während man am Urdarm selbst die Andeutung einer Dreitheilung in Vorder-, Mittel- und Hinterdarm bemerkt. Vergleicht man nun die zwischen Neuroporus und Aftergrube gelegene Gegend dieses Embryos mit der entsprechenden des früher geschilderten (Taf. XV, Fig. 14), so fällt es auf, dass, jedenfalls in Folge der Längsstreckung und stärkeren Wölbung des Hinterendes, eine Näherung des Neuroporus und der Aftergrube stattgefunden hat. Man muss dabei berücksichtigen, dass, da hier ein medianer Schnitt dargestellt ist, die schon vorhandenen Medullarwülste nicht getroffen sind. Weiter ist der Abstand des Afterdarmendes von der Oberfläche des Embryos geringer geworden, einerseits durch Längerwerden des Afterdarms, andererseits durch Vertiefung der Aftergrube.

Bei etwas älteren Embryonen (Taf. XV, Fig. 7) sind die Medullarwülste höher geworden; bei dem in Taf. XV, Fig. 8 dargestellten neigen die Wülste schon zum Verschluss und bilden die tiefe Medullarrinne (*Mr*). Es umfassen die Medullarwülste die ganze aus dem Urmund hervorgegangene Rinne bis zur Aftergrube, welche sie ebenfalls umfasst. Neuroporus und Afteranlage kommen also in eine schlitzförmige Grube zu liegen, welche als der hinterste und ventralste Theil der hier etwas erweiterten Medullarrinne erscheint und wohl dem Sinus rhomboidalis von SCOTT und OSBORNE homolog ist (*Sr*).

Auf sagittalen Schnitten (Taf. XVI, Fig. 2) zeigt sich, dass die Längsstreckung und Höhenabnahme des Embryos weiter gediehen ist. Der Dotterballen (*Db*) stösst fast an die Decke des Urdarms an, die Chorda (*Ch*) ist deutlich differenzirt und die Aftergrube (*A*) bedeutend vertieft. Es stossen die Ectodermzellen, welche die Aftergrube auskleiden, unmittelbar auf die Ectodermzellen des Afterdarms (*Ad*). Dies bestätigen frontale Schnitte durch ein entsprechendes Stadium; Taf. XVI, Fig. 9 zeigt, dass die Dicke der Hinterwand des Embryos, verglichen mit der des jüngeren Stadiums (Taf. XVI, Fig. 8), stark abgenommen hat, Fig. 10, dass die ectodermale Verdickung, in welcher der After sich anlegt und die füglich Afterplatte (*Ap*) genannt

werden darf, sich noch etwas ventralwärts über die Aftergrube hinaus erstreckt.

Tritt nun der Verschluss der Medullarrinne zum Nervenrohr ein, so wird auch ein *Canalis neurentericus* (Taf. XVI, Fig. 3 *Cn*) angelegt, eine Bildung, welche deutlich bei allen fünf von mir untersuchten Anuren-species nachweisbar war. Im Anfang ist das Lumen des Canals sehr eng und fällt hauptsächlich nur durch die starke Pigmentirung der Wände ins Auge. Der *Canalis neurentericus* ist, wie der sagittale Medianschnitt Taf. XVI, Fig. 3 zeigt, ganz aus dem *Neuroporus* hervorgegangen, dagegen bleibt der ventralwärts vom *Neuroporus* gelegene Theil der äusseren Urmundsrinne nicht, wie man erwarten dürfte, als eine canalartige hinterste Verlängerung des Medullarrohres erhalten, sondern ist nur noch durch die Pigmentirung der Zellen angedeutet (Taf. XVI, Fig. 3). Der Darm ist nun zu einer Röhre mit überall ziemlich gleichem Durchmesser geworden und zerfällt deutlich in die drei schon erwähnten Abschnitte. Der Vorderdarm (*Vd*) ist stark ventralwärts umgeknickt, der Mitteldarm (*Md*) verläuft mit der Längsaxe des Embryos (*Ad*) parallel, der Hinterdarm (*Ad*) ist ventralwärts und nach hinten gebogen, was jedoch bei *Rana esculenta* weniger scharf hervortritt als bei den anderen Species. Auf diesem Stadium ist der After im Begriff durchzubrechen und nur noch durch eine dünne, fast ganz resorbirte Zellenlage vom Afterdarm getrennt.

Auf dem folgenden Stadium (Taf. XV, Fig. 4) hat der Durchbruch des Afters stattgefunden. Der jetzt sehr deutliche *Canalis neurentericus* (*Cn*) bildet unterhalb des *Chordaendes* eine ampullenartige Erweiterung (*Am*), durch welche der Canal mit dem Darm zusammenhängt. Diese Ampulle ist bei *Rana fusca* besonders gut zu sehen und dürfte wohl der von BALFOUR bei den Elasmobranchiern beschriebenen homolog sein. Da, wie schon erwähnt wurde, der Afterdurchbruch an der Stelle erfolgt, wo das Mesoderm in der ventralen Medianlinie als unpaare Anlage deutlich auftritt, so sieht man es auf einem sagittalen Medianschnitt unmittelbar unter dem After beginnen (Taf. XVI, Fig. 4 *Mes*). Betrachtet man einen auf diesem Stadium befindlichen Embryo von aussen (Taf. XV, Fig. 10), so sieht man nur eine einzige, etwas unregelmässig begrenzte trichterartige Einsenkung (*A*) an seinem Hinterende. Die Medullarrinne ist nun vollständig zum Rohr verschlossen und die Verschlusslinie nur noch durch eine feine Naht angedeutet. Durch den Verschluss der Medullarrinne ist der ventrale Theil des verwachsenen Urmunds, also der After, von dem übrigen überbrückten Theil getrennt worden.

Fassen wir nun die gewonnenen Resultate kurz zusammen, so ergibt sich Folgendes:

Der Anfangs kreisrunde und sehr weite Blastoporus nimmt zuerst an Durchmesser ab; er wird bald durch das Gegeneinanderwachsen seiner seitlichen Ränder spaltförmig mit einer mittleren Erweiterung, welche den Dotterpfropf enthält; endlich verwächst er zu einer Rinne, welche an ihrem dorsalen Ende den durch Zurückweichen des Dotterpfropfs entstandenen Neuroporus, in ihrem ventralen Ende die Aftergrube zeigt. Die mittlerweile entstandenen Medullarwülste umfassen den ganzen Urmund, überwachsen bei ihrem Verschluss denselben ganz bis auf die Aftergrube, wobei der Neuroporus seine Communication nach aussen verliert und sich zum Canalis neurentericus umbildet. Dagegen bricht die Aftergrube nach dem aus dem ventralen Einstülpungsspalt des Urmundes hervorgegangenen Afterdarm durch und setzt so die Darmhöhle mit der Aussenwelt in dauernde Verbindung. Demnach geht der After durch einen secundär erfolgenden Durchbruch aus einem Theil des verwachsenen Urmundes hervor und ist nicht mit dem Neuroporus identisch, wie es von verschiedenen Autoren angegeben wird.

---

Prüft man nun die Literatur, welche von der Entwicklungsgeschichte der Amphibien handelt, mit Rücksicht auf die hier behandelte Frage, so findet man, dass nur wenige Autoren auf den Verschluss des Urmundes und die Entstehung des Afters näher eingegangen sind.

RUSCONI (Lit.-Verz. No. 1) bezeichnet die später als Urmund bekannte Bildung einfach als After, weshalb auch viele Autoren den Urmund RUSCONI'schen After nennen, und zwar entweder den ganzen Urmund oder specieller den dorsalsten Theil des kreisförmigen Urmundes, welchen ich als Urdarmspalt eingehender beschrieben habe. RUSCONI selbst bezeichnet diese Stelle als die erste Anlage des Afters. Leider waren mir die beiden Hauptwerke RUSCONI's unzugänglich, es wird aber zulässig sein, sich aus den hier angeführten Briefen eine Meinung über die Ansicht des Autors zu bilden, da diese nach seinen Hauptwerken als Vertheidigung und Zusammenfassung der darin gewonnenen Resultate erschienen sind.

CARL VOGT (Lit.-Verz. 2) geht in seiner Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte nicht auf die hier behandelte Frage ein, erwähnt aber beiläufig, dass er eine Zeit lang gar keine Oeffnung oder Einsenkung am Hinterende des Embryos bemerken konnte.

REMAK (Lit.-Verz. 3) behandelt in seinem Werke über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere ziemlich ausführlich den Schluss des Urmundes und hebt die Missbildungen hervor, welche durch ungewöhnliches Verharren des Dotterpfropfs hervorgerufen werden. Derartige Monstrositäten habe ich mehrfach bei *Rana esculenta* beobachtet. REMAK giebt ferner an, dass nach Resorption des Dotterpfropfs die RUSCONI'sche Höhle, nämlich die Urdarmhöhle, mit der Afterhöhle (Afterdarmanlage) in directe Verbindung tritt, woraus sich entnehmen lässt, dass er den After nicht direct aus dem Urmund entstehen liess, wenngleich er nirgends auf seine Entstehung eingeht.

Viel unbestimmter sind STRICKER's Angaben (Lit.-Verz. 5) über *Bufo cinereus*. Er sagt, dass, „während das Ei seine rundliche Gestalt aufgibt, es am hinteren Ende der Primitivrinne zum Durchbruch kommt“ und bezeichnet diese Durchbruchsstelle als After. Diese Schilderung scheint eher auf den dauernden After zu passen, jedoch bricht dieser nach meinen Erfahrungen bei *Bufo* erst später durch und zwar, wenn die Medullarrinne fast ganz zum Rohr verwachsen ist. Es scheint mir daher, dass STRICKER den Neuroporus gesehen und für den After gehalten hat.

ECKER (Lit.-Verz. 4) beschreibt die Erscheinungen, welche man am Blastoporus beobachten kann, im Wesentlichen, wie sie RUSCONI geschildert hatte. Er lässt den Dotterpfropf (von französischen Autoren bouchon d'ECKER genannt) vom Ectoderm kreisförmig umwachsen werden, bis er nur noch als ein weisses Pünktchen erscheint, worauf er spaltförmig wird, erwähnt jedoch die Bildung des Afters gar nicht.

VAN BAMBEKE (Lit.-Verz. 7) beobachtet die Aftereinsenkung beim Axolotl auf dem mit X bezeichneten, ziemlich weit entwickelten Stadium. In seiner Arbeit über *Pelobates fuscus* (Lit.-Verz. 6) bemerkt er, dass er den After weder an Stelle der RUSCONI'schen Afterspalte (Urdarmspalte), noch an der REMAK'schen Afterspalte (Afterdarmspalte) entstehen sah, sondern an der Stelle, wo sich der Dotterpfropf zuletzt gezeigt hatte.

MOQUIN TANDON (Lit.-Verz. 8) unterscheidet im Anschluss an REMAK eine Darnhöhle und eine Afterhöhle, geht jedoch, da er nur

die ersten Entwicklungsvorgänge untersucht hat, nicht auf deren späteres Schicksal ein.

Sehr genau beschreibt GÖTTE in der Entwicklungsgeschichte der Unke (Lit.-Verz. 9) den Schluss des Blastoporus sowie die Bildung des Canalis neurentericus, welche bei der Unke gerade so wie bei Fröschen und Kröten verlaufen. Ich konnte jedoch nirgends eine Beschreibung der Afterentstehung finden. Allerdings geht aus den Abbildungen (Taf. II, Fig. 35—38) hervor, dass GÖTTE den After secundär durch eine Einstülpung des Ectoderms und einen Durchbruch nach dem Afterdarm entstehen sah. Auf der Figur 38 ist der After noch nicht durchgebrochen, obgleich der Schwanz schon beträchtlich entwickelt ist, wogegen ich den Afterdarmdurchbruch mehrfach bei jüngeren Embryonen von *Bombinator* beobachtete. Auf den sonst abgebildeten jüngeren Stadien, sowohl auf sagittalen Schnitten als auch auf äusseren Ansichten, ist nichts vom After angegeben.

SCOTT & OSBORNE (Lit.-Verz. 10) lassen den Blastoporus von *Triton* sich verschliessen und zum Canalis neurentericus werden, beschreiben auch den Sinus rhomboïdalis, äussern sich aber nicht über die Bildung des Afters.

Nach CLARKE'S (Lit.-Verz. 11) Angaben über die Entwicklung von *Amblystoma punctatum* entsteht der After am Hinterende der Medullarrinne und zwar zwischen den Wülsten an der Stelle, wo der Dotterpfropf sich befand.

Die Mittheilung, welche GASSER (Lit.-Verz. 12) über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte machte, steht in Bezug auf den Urmundverschluss und die Afterbildung den meisten bis jetzt gemachten Angaben direct entgegen. Er beschreibt die Entstehung des Neuroporus, den er übrigens nicht vom Blastoporus unterscheidet, gerade so, wie es von mir geschildert worden ist, ebenso auch die inneren Strukturverhältnisse um den Neuroporus und erwähnt auch ein ventralwärts gerichtetes Darmdivertikel, welches nach Zurückweichen des Dotterpfropfs mit dem Urdarm in Zusammenhang steht. Den Blastoporus (Neuroporus) findet er etwas vor der Mitte des sehr kurzen Primitivstreifs. Auffallend sind nun folgende Angaben, welche ganz dem widersprechen, was für zahlreiche andere Species festgestellt worden ist. GASSER sagt nämlich, dass der Blastoporus bei *Alytes* immer rund bleibt, niemals streifenförmig wird und direct in den dauernden After übergeht. Niemals soll es zur Umbildung des Blastoporus zum Canalis neurentericus kommen. Was aus dem Afterdarm

wird, dem doch sicherlich eine Bedeutung zukommt, wird nicht erwähnt.

A. SEDGWICK (Lit.-Verz. 14) gelangt nach Beobachtung der äusseren Entwicklungserscheinungen von *Triton cristatus* zu der Ansicht, dass der Blastoporus sich nie schliesst und direct zum After wird. Auf seine Veranlassung verfertigte dann ALICE JOHNSON Schnittserien durch Tritonembryonen und bestätigte die Ansicht ihres Lehrers (Lit.-Verz. 15). Auch will sie niemals einen Canalis neurentericus, wie ihn SCOTT & OSBORNE beschrieben hatten, gesehen haben.

OSCAR HERTWIG dagegen (Lit.-Verz. 13) unterscheidet, in seiner Entwicklungsgeschichte des mittleren Keimblattes, beim Frosch zwischen Blastoporus und After und hebt die Verschiedenheit in den Verhältnissen der Keimblätter auf horizontalen Schnittserien in der Ebene des Neuroporus und des Afters hervor. Er giebt jedoch keine Abbildungen der äusseren Verhältnisse in Bezug auf die Frage der Afterbildung und hat diese im Zusammenhang mit dem Blastoporus nicht verfolgt.

KUPFFER (Lit.-Verz. 16) macht eine kurze Mittheilung über die Verhältnisse bei den Amphibien und ist hauptsächlich durch Untersuchung von Reptilien zu dem Schluss gelangt, dass der Blastoporus direct zum After und kein Canalis neurentericus angelegt wird.

Dieselbe Ansicht vertritt BALDWIN SPENCER (Lit.-Verz. 17) nach Untersuchung der Verhältnisse bei *Rana temporaria*. Er behauptet, dass der Blastoporus hier direct zum After wird und dass die Medullarwülste den Urmund nicht umfassen, folglich auch kein neurenterischer Canal zu Stande kommen kann.

FRIEZ SCHANZ (Lit.-Verz. 18) untersuchte die Entstehung des Afters bei *Triton punctatus* und *Rana temporaria*. Von der urodelen Form giebt er an, dass der Blastoporus sich in zwei Canäle theile, von welchen der dorsale zum Canalis neurentericus, der ventrale zum After werde; von *Rana temporaria*, dass der Blastoporus sich schliesse und der After secundär durch einen ventral vom Blastoporus stattfindenden Durchbruch entstehe. In beiden Fällen sei die Entstehung der Medullarwülste die Ursache der Afterbildung.

Leider hat er die äusseren Entwicklungsvorgänge bei *Rana temporaria* gar nicht dargestellt, wodurch ihm der Zusammenhang mit dem Blastoporus entgehen musste, und diejenigen bei *Triton*, wie ich meine, nicht erschöpfend beschrieben, auch verfolgte er das Schicksal des Blastoporus nicht von dessen Entstehung an, was für das Verständniss der Afteranlage nothwendig ist.

Zu demselben Schluss ist H. SIDEBOTHAM (Lit.-Verz. 19) ebenfalls für *Rana temporaria* gelangt. Im Gegensatz zu BALDWIN SPENCER und H. DURHAM lässt er den After durch eine Einstülpung ventralwärts vom Blastoporus entstehen und beschreibt einen Canalis neurentericus, behauptet aber, dass die Medullarwülste den Blastoporus nicht umfassen. SIDEBOTHAM hat die Oberflächenverhältnisse nicht untersucht, daher auch nichts vom Zusammenhang zwischen Blastoporus und After gesehen. Auf Fig. 3 seiner Tafel zeichnet er den Neuroporus noch offen, während der After schon durchgebrochen ist, ein Befund, der nach meinen Erfahrungen gewöhnlich nicht vorkommt, welchen ich aber bei *Rana fusca* und den Bufonen gelegentlich constatirt habe. Ausser den englischen Arbeiten über die Blastoporusfrage scheinen SIDEBOTHAM keine anderen bekannt gewesen zu sein.

Endlich erschien im Anfang dieses Jahres (Lit.-Verz. 20) eine Mittheilung von T. H. MORGAN, die ich erst nach Abschluss meiner Untersuchung erhielt und welche den Verschluss des Urmundes und die Bildung des Afters bei *Amblystoma punctatum* nahezu so schildert, wie es hier in Bezug auf die Anuren geschehen ist. MORGAN giebt an, dass der ventralste Theil des Blastoporus zum After wird, der dorsalste zum Canalis neurentericus, während der dazwischen liegende Theil von den Medullarwülsten, wenn sich diese zum Medullarrohr vereinigen, überbrückt wird. Die Untersuchung zweier Anuren, eines Frosches und einer Kröte, führte zu keinem endgültigen Resultat, MORGAN glaubt aber annehmen zu dürfen, dass der After durch einen secundären Durchbruch ventralwärts vom Urmund entstehe.

Vergleicht man nun die Resultate der Arbeiten von SCHANZ und MORGAN mit denen meiner Arbeit, so wird man wohl zu dem Schluss kommen, dass der After aus dem ventralsten Theile des Urmundes hervorgeht, während der dorsalste den Neuroporus und den Canalis neurentericus bildet. Bei den Anuren kommt noch der Umstand hinzu, dass die Stelle des Blastoporus, aus welcher der After hervorgeht, vorübergehend verschlossen und der After erst später wieder durch Durchbruch eröffnet wird, während bei den Urodelen der ventralste Theil des Urmundes nie verwachsen soll. Es dürfte daher gerechtfertigt erscheinen, die Afterbildung bei den Anuren als secundär modificirt zu betrachten.

Meine Untersuchungen wurden im Sommer 1888 im Zoologischen Institut zu Heidelberg begonnen, im Frühling dieses Jahres zu Paris wieder aufgenommen und hierauf in Heidelberg zu dem hier dargelegten Resultat geführt. Herr Prof. BÜTSCHLI unterstützte mich bei der Untersuchung und Deutung der Präparate anhaltend, und ich verdanke es seiner freundlichen Mithilfe, dass ich, die leicht sich darbietenden Irrwege vermeidend, auf den, wie ich glaube, richtigen Pfad gelangte. Ebenso bin ich Herrn Prof. BLOCHMANN für freundliche Unterstützung, besonders hinsichtlich der Technik, verpflichtet.

Heidelberg, den 12. Juli 1889.

---

#### Nachtrag.

Da sich die Publication dieser Arbeit, welche den 14. August 1889 eingesandt wurde, in unliebsamer Weise verzögert hat, ist unterdessen eine Arbeit von GÖRTE (Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Thiere, 5. Heft, I. Theil, Hamburg und Leipzig 1890) erschienen, welche das von mir ausführlich bearbeitete Thema ebenfalls, wenn auch kürzer behandelt. Die von GÖRTE erhaltenen Resultate, in Bezug auf das Schicksal des Blastoporus und die Bildung des Canalis neurentericus sowie des Afters, zeigen eine erfreuliche Uebereinstimmung mit denen, zu welchen ich gelangt bin.

---

### Literaturverzeichnis.

---

1. RUSCONI, Erwiderungen auf einige kritische Bemerkungen des Herrn v. BÄR, über RUSCONI'S Entwicklungsgeschichte des Froscheies. In Briefen an Herrn Prof. E. H. WEBER, in: MÜLLER'S Archiv f. Anat. u. Phys., Jahrg. 1836.
2. VOGT, C., Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Geburtshelferkröte, 1842.
3. REMAK, R., Untersuchung über die Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, 1850—1858.
4. ECKER, J., Icones physiologicae, 1851—1859.
5. STRICKER, S., Entwicklungsgeschichte von *Bufo cinereus*, in: Sitz.-Ber. Acad. Wien, 1860.
6. BAMBEKE, CH. VAN, Recherches sur le développement du Pélobate brun, in: Mém. Cour. Acad. Roy. Belgique, 1868.
7. Derselbe, Développement externe des Urodèles, in: Arch. Biologie, T. 1, 1880.
8. MOQUIN-TANDON, A., Développement des batraciens anoures, in: Annales Sc. Nat. (Sér. 6), T. 3, 1876.
9. GÖTTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke, *Bombinator igneus*, 1875.
10. SCOTT, W. B. and OSBORNE, H. F., On the early development of the common newt.: Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), vol. 19, 1879.
11. CLARKE, ST., Development of *Amblystoma punctata*, Part. I, in: Stud. from the Biol. Laboratory Johns Hopkins Univ., Baltimore 1880.
12. GASSER, Zur Entwicklung von *Alytes obstetricans*, in: Sitz.-Ber. Naturf. Ges., Marburg, Oct. 1882, No. 5.

13. HERTWIG, O., Die Entwicklung des mittleren Keimblattes der Wirbelthiere, 1883.
  14. SEDGWICK, A., On the origin of metameric segmentation and some other morphological questions, in: Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884.
  15. JOHNSON, ALICE, On the fate of the blastopore and the presence of a primitive streak in the newt, *ibid.*
  16. KUPFFER, Ueber den Canalis neurentericus der Wirbelthiere, in: Sitz.-Ber. Ges. f. Morph. u. Phys. München, 1887, Bd. 3, Heft 1.
  17. SPENCER, B., On the fate of the blastopore in *Rana temporaria*, in: Zool. Anz., 1888, Jahrg. 11, No. 188.
  18. SCHANZ, F., Das Schicksal des Blastoporus bei den Amphibien, in: Jenaische Zeitschr. f. Naturw., 1887, Bd. 21.
  19. SIDEBOTHAM, H., Note on the fate of the blastopore of *Rana temporaria*, in: Quart. Journ. Micr. Sc. (N. S.), Vol. 29, July 1888.
  20. MORGAN, F. H., Notes on the fate of the Amphibian blastopore, in: Johns Hopkins Univ. Circulars, March 1889. Morphological notes.
-

### Erklärung der Abbildungen.

Folgende Bezeichnungen gelten für alle Figuren.

- Ad* Afterdarm.  
*A* Afteranlage oder After.  
*Ap* Afterplatte.  
*As* Afterdarmspalt.  
*Am* Ampulle.  
*Ch* Chorda dorsalis.  
*Cn* Canalis neurentericus.  
*D* Dotterpfropf.  
*Db* Dotterballen.  
*Ect* Ectoderm.  
*Ent* Entoderm.  
*i R* Innere Rinne, welche mit der entsprechenden äusseren die Verwachsungslinie des Blastoporus bezeichnet.  
*d R* dorsaler Theil der äusseren Rinne.  
*v R* ventraler " " " "  
*H* Hof um den Blastoporus.  
*Hb* Hornblatt.  
*Mes* Mesoderm.  
*Mp* Medullarplatte.  
*Mw* Medullarwülste.  
*Mr* Medullarrinne.  
*Mr* Medullarrohr.  
*N* Neuroporus.  
*FH* Furchungshöhle.  
*P* Primitivstreif.  
*Sb* Sinnesblatt.  
*Ud* Urdarm.  
*Uds* Urdarmspalt.  
*X* Mesodermausstülpungsstelle.

## Taf. XV.

Fig. 1—10. Aeussere Ansichten von Eiern und Embryonen von *Rana esculenta*.

Fig. 1—4. Ansichten vom Urmund.

Fig. 5—7. Dorsale Ansichten.

Fig. 8—10. Ansichten vom Hinterende.

Fig. 11—14. Mediane sagittale Schnitte durch Eier von *Rana esculenta*.

## Taf. XVI.

Fig. 1—4. Mediane sagittale Schnitte durch Embryonen von *Rana esculenta*.

Fig. 5—10. Horizontale Schnitte durch ein Ei, 5—8 und einem Embryo, 9—10 von *Rana esculenta*.

Fig. 5. Der Schnitt ist dicht dorsal über dem Neuroporus geführt.

Fig. 6. " " ist durch den Neuroporus geführt.

Fig. 7. " " geht dicht ventral unterhalb des Neuroporus.

Fig. 8. " " " durch die Afteranlage.

Fig. 9. " " " " " "

Fig. 10. " " ist etwas ventralwärts von der Afteranlage geführt.

Fig. 11. Sagittaler medianer Schnitt durch ein Ei von *Bufo vulgaris*. Es ist nur der ventral vom Neuroporus gelegene hintere Theil und zwar bei stärkerer Vergrösserung abgebildet.

Fig. 12. Transversaler Schnitt durch das Hinterende eines Embryos von *Rana temporaria*.

Fig. 13. Sagittaler medianer Schnitt durch ein Ei von *Bufo vulgaris*.

# Beitrag zur Kenntniss der Kiemen des Amphioxus.

Von

**Prof. Dr. J. W. Spengel**

in Giessen.

Hierzu Taf. XVII und XVIII.

In nachstehendem Aufsatz sind die Resultate einer Untersuchung der Kiemen von *Amphioxus* niedergelegt, welche ich anzustellen genöthigt war, um eine sichere Grundlage für die Vergleichung mit dem Kiemenapparat der Enteropneusten zu erhalten. In den Hauptzügen war der Bau der Amphioxus-Kiemen ja durch ältere und neuere Untersuchungen hinlänglich bekannt geworden. Für den angedeuteten Zweck war es mir jedoch von Wichtigkeit, ein paar Punkte genauer festzustellen, als dies bisher geschehen war. Dieselben betreffen das Verhalten der Leibeshöhle und des Gefäßsystems in den Kiemen. Bezüglich der letzteren hat die Literatur im Grunde genommen keinen Fortschritt über die Beobachtungen JOH. MÜLLER's hinaus zu verzeichnen, der sich seinerseits damit hatte begnügen müssen, das Verhalten der zuführenden und der abführenden Gefäße darzustellen, während er das Blut in den Kiemen nicht weiter zu verfolgen vermochte <sup>1)</sup>.

Die erste Stelle, wo der Kiemengefäße Erwähnung geschieht, findet sich bei SCHNEIDER <sup>2)</sup>. Dieselbe lautet: „Die dicken [Kiemen-]Stäbe

1) JOH. MÜLLER, Ueber den Bau und die Lebenserscheinungen des Branchiostoma lubricum, in: Abh. K. Akad. Wiss. Berlin, Jahrg. 1842, p. 106.

2) ANTON SCHNEIDER, Beiträge zur vergleichenden Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, Berlin 1879, p. 25.

spalten sich bekanntlich an ihrem unteren Ende und gehen in zwei Bogen nach vorn und hinten aus einander. In diesen Winkel tritt je ein Zweig der Kiemenarterie und setzt sich in die Canäle des Stabes fort. Durch die Quercanäle tritt das Blut in die dünnen Kiemenstäbe.“ Für das Verständniss seiner Schilderung von den in den Kiemenbögen enthaltenen Hohlräumen ist es von Wichtigkeit, zu beachten, dass SCHNEIDER sich der durch ROLPH<sup>1)</sup> begründeten und heute wohl zu unbestrittener Annahme gelangten Auffassung der Leibeshöhle des *Amphioxus* nicht angeschlossen hat, sondern als solche die ausserhalb der Kiemen gelegene, durch den Kiemenporus ausmündende Höhle betrachtet, während er in der Leibeshöhle ein Lymphgefässsystem erblickt. Ein „Lymphgefäss“ der Art findet er (p. 19) am Aussenrande jedes zweiten Kiemenbogens, nämlich derjenigen, deren Skeletstab am unteren Ende gegabelt ist, während die zwischenliegenden Bogen mit ungetheiltem Stabe „kein Lymphgefäss besitzen“ (p. 20). Beiderlei Stäbe, von denen SCHNEIDER die ersteren als „dicke“, die letzteren als „dünne“ bezeichnet (p. 19), verhalten sich nach ihm ungleich hinsichtlich der sie durchziehenden Hohlräume. „Die dünnen Stäbe schliessen nur einen Canal ein, welcher von kreisförmigem Querschnitt ist — —. Nach innen setzt sich dieser Canal in einen dünnen Spalt fort, welcher senkrecht auf die innere Seite gestellt ist. — — An manchen Stellen ist dieser Spalt geschlossen“ (p. 25). „In den dickeren Stäben sind zwei Canäle. Der eine Canal liegt nach aussen, sein Querschnitt ist spaltförmig längs gerichtet und bogenförmig gekrümmt. Der innere Canal ist auch spaltförmig, liegt aber in der von innen nach aussen gehenden Halbirungslinie, an beiden Enden geht er in einen kurzen, senkrecht zu dem vorigen stehenden Theil über, seine Gestalt gleicht überall einem I. — — Die beiden Längscanäle stehen mit einander in Verbindung, die Wände des äusseren Canals scheinen mehrfach verwachsen zu sein“ (p. 25). „Wo die Querstäbe den dicken aufsitzen, sind sie etwas verbreitert. An diesen Ansatzpunkten öffnet sich nun der äussere Canal des dicken Stabes und setzt sich in einen Canal fort, welcher längs des Querstabes verläuft und in den Längscanal des dünnen Stabes mündet.“

Dieser Darstellung SCHNEIDER's widerspricht ROHON<sup>2)</sup>, indem er

1) W. ROLPH, Untersuchungen über den Bau des *Amphioxus lanceolatus*, in: Morph. Jahrb. Bd. 2.

2) V. ROHON, Untersuchungen über *Amphioxus lanceolatus*, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, Math.-nat. Cl. Bd. 45, 1882, p. 4.

behauptet, 1) es gebe keinen Unterschied zwischen dicken und dünnen Stäben, sondern alle seien gleichmässig dick, und 2) ein „Canalisations-system innerhalb der Kiemenstäbe“ sei nicht vorhanden, vielmehr seien „alle die bislang als einfach geschilderten Längsstäbe eigentlich aus je zwei Stücken zusammengesetzt.“

Neuerdings hat RAY LANKESTER sich eingehend über die Kiemengefässe geäussert<sup>1)</sup>. Derselbe bezeichnet diejenigen Kiemenbogen, welche gegabelte Stäbe enthalten, als „primary bars“, die zwischenliegenden, mit ungetheilten Stäben, als „tongue bars“ (p. 382). Im primären Bogen findet er folgende Hohlräume: 1) einen Cölocanal, zwischen dem Chitinstabe und dem atrialen Epithel gelegen, von einem Epithel ausgekleidet und einerseits mit dem pharyngo-dorsalen Cölo, andererseits mit dem des Endostyls communicirend; 2) ein Blutgefäss, verlaufend längs des inneren (pharyngealen) Randes des Chitinstabes; 3) inconstante Spalten und Lücken in letzterem. Der „Zungen-Balken“ verhält sich bezüglich des Blutgefässes genau wie der primäre, dagegen ist der Cölocanal eingeschlossen in den Chitinstab. Die Chitinstäbe der primären und der Zungenbalken unterscheiden sich demgemäss: erstere sind durch Verschmelzung zweier entstanden, letztere von Natur einfach und hohl (p. 382—385). Zur Darstellung ROHON's, dessen Arbeit ihm entgangen zu sein scheint, nimmt LANKESTER nicht Stellung; dagegen bestätigt er die Angabe SCHNEIDER's bezüglich der Ungleichheit der Stäbe, während er mit diesem wiederum hinsichtlich der Deutung der von denselben umschlossenen, resp. ihnen angelagerten Hohlräume uneinig ist. Dies gilt namentlich von der Auffassung des im Stabe des Zungenbalkens gelegenen Canals, den SCHNEIDER als ein Blutgefäss, LANKESTER als einen Cölocanal angesehen wissen will. Letztere Ansicht stützt sich auf den angeblich gelungenen Nachweis des Zusammenhanges mit einem unzweifelhaften Theile des Cölo, nämlich mit dem Cölo des Endostyls. „When we trace the connection of the tongue-bars with the endostylar tract by means of transverse sections, we find that the canal within the rod which distinguishes the rod of the tongue-bar from the rod of the primary bar is in free communication with the endostylar coelom.“ Dagegen fährt er fort: „The canal within the hollow rod of the tongue-bar probably opens dorsally into the pharyngo-dorsal coelom, although the proof of this by means of trans-

1) E. RAY LANKESTER, Contributions to the knowledge of Amphioxus lanceolatus, in: Quart. Journ. Microsc. Sc. (N. S.), vol. 29, pt. 4, p. 365.

verse sections remains to be obtained by future inquiry.“ Für die Deutung der übrigen Canäle als Blutgefäße weiss LANKESTER ausschliesslich anzuführen, dass sie ihm wahrscheinlich dünke. „The bloodvessels which are given off right and left from the great artery of the endostyle pass into the bases of the primary bars, where their rods bifurcate“ [wie seit JOH. MÜLLER bekannt ist], „and are possibly and probably continued up the primary bars in the channel marked *Bl. vess.* in fig. 1. It is, however, to be noted that this channel is very narrow relatively to the vessels given off from the median ventral artery of the endostyle, and that the tongue-bars certainly receive no such branches from the endostylar artery, although the channel exists in them also.“ LANKESTER fährt dann fort: SCHNEIDER figures a vessel passing from the dorsal end of each bar — both tongue bars and primary bars — into the dorsal aorta; and possibly a communication exists between the vessel of each primary bar and that of the adjacent tongue bars by means of the transverse junctions which occur at intervals along the length of the bars. I have not been able to satisfy myself as to the existence of the communications with the dorsal aorta described by SCHNEIDER“ [und lange vor diesem durch JOH. MÜLLER<sup>1</sup>), l. c. p. 106, tab. 5, fig. 6], nor as to the existence of vessels in the transverse junctions. At the same time it seems very probable that both exist“ (p. 384).

Im Ganzen erscheint LANKESTER das Gefässsystem des Amphioxus als degenerirt (p. 379), und er bemerkt darüber: „It can scarcely be maintained that the disposition of the blood-vessels in Amphioxus lends itself to the conclusion that we have here a highly efficient branchial respiratory apparatus. — The probably degenerate condition of the vascular system in Amphioxus has led me to doubt whether the spaces marked *Bl. vess.* in figs. 1 and 2, pl. 36 B, are really continued as distinct vessels to the dorsal aortae; it is not unlikely that such a continuation exists, but it is also not unlikely that the original branchial vessels have effected a communication with the coelom“ (p. 385).

Ich wende mich nun zu den Ergebnissen meiner eigenen Untersuchung. Dieselbe ist, wie Eingangs bemerkt, zu einem bestimmten Zweck unternommen worden, und für diesen hatte die Feststellung

---

1) Vgl. auch STIEDA, Studien über den Amphioxus lanceolatus, in: Mém. Acad. Imp. Sc., Pétersbourg (7), T. 19, No. 7, 1873, p. 61.

etwaiger Cölombestandtheile in den Kiemenbogen weit grössere Bedeutung als diejenige des Verlaufs der Blutgefässe. Da indessen die Natur der verschiedenen Hohlräume nur dadurch mit Sicherheit ermittelt werden konnte, dass ihr Zusammenhang mit unzweifelhaften Theilen der Leibeshöhle bezw. des Gefässsystems verfolgt wurde, so habe ich den Gefässen die gleiche Aufmerksamkeit wie jenen schenken müssen. Ferner aber haben mich die nahen und in mancher Hinsicht besonderen Beziehungen der Hohlräume zu den benachbarten festen Theilen genöthigt, auch diesen meine Aufmerksamkeit zuzuwenden. So wird sich meine folgende Darstellung zu einer ziemlich umfassenden Beschreibung des gesammten Kiemenapparates des Amphioxus gestalten. Es veranlassen mich zur Wahl einer derartigen Behandlung des Gegenstandes nebenbei mancherlei Lücken und Irrthümer in der neuesten Schilderung desselben durch RAY LANKESTER, welche bei dem Ansehen, das dieser Beobachter, zumal in seinem Vaterlande, genießt, leicht sich in der Literatur verbreiten könnten, wenn sie nicht bei Zeiten zurückgewiesen würden.

Die Untersuchung war im Verhältniss zur Geringfügigkeit des Gegenstandes recht mühselig. Es hat dies darin seinen Grund, dass man zur Erreichung des oben bezeichneten Hauptzweckes ausschliesslich auf die Methode der Untersuchung successiver Schnitte angewiesen ist, da Injectionen der Gefässe nicht ausführbar sind — wenigstens nicht an dem mir allein zur Verfügung stehenden conservirten Material — und Präparation nicht zum Ziele führt. Lange Zeit habe ich damit verloren, Schnitte herzustellen, welche einen Kiemenbogen in seiner ganzen Längsausdehnung treffen, also Schnitte schräg zur Längsaxe des Körpers. Ob indessen unter Tausenden und Abertausenden von Schnitten jemals einer in der gewünschten Weise gelingt, das wird ausschliesslich vom Zufall abhängen; mir ist es nicht geglückt. So sah ich mich denn auf Schnitte in anderer Richtung angewiesen. Ich habe die gewohnten Querschnitte, senkrecht zur Körperaxe, ferner Schnitte senkrecht zu den Kiemenbogen angefertigt, auch Sagittalschnitte durch den Körper; die besten Resultate haben mir indessen horizontale Längsschnitte geliefert. Solche Schnitte, von denen ROLPH (l. c. p. 134) noch gesagt hatte, sie gelängen nur selten in befriedigender Weise, lassen sich mittels der hoch ausgebildeten Mikrotomtechnik unserer Zeit leicht in ziemlich tadelloser Weise herstellen <sup>1)</sup>.

1) Zum Aufkleben der Schnitte habe ich mich mit vorzüglichem Erfolge des von RÉMY PERRIER (Le rein des Gastéropodes prosobranches,

Aber auch die besten Schnitte sind zur Verfolgung des Gefässverlaufes nur unter einer Bedingung geeignet, wenn nämlich die Gefässe einigermaßen gut mit Blut gefüllt waren, so dass ihr Hohlraum auch dort, wo die Wände nicht staar sind, an dem geronnenen Inhalte als Blutbahn kenntlich ist. Sind die Gefässe blutleer, so sinken sie an gewissen Stellen so vollkommen ein, dass man auch keine Spur von ihnen mehr wahrzunehmen im Stande ist.

Aus mehreren Gründen — und wir folgen dabei dem Vorbilde JOH. MÜLLER'S — gehen wir bei der Betrachtung der Kiemen von derjenigen des Skelets derselben aus, dessen Anordnung durch den Genannten in den Hauptzügen so vorzüglich beschrieben worden ist, dass von den Späteren kaum der Versuch gemacht worden ist, seiner Darstellung etwas hinzuzufügen. Ich darf es auch meinerseits als bekannt voraussetzen, dass an der dorsalen Seite alle Skeletstäbe bogenförmig unter einander verbunden sind, während an der ventralen Seite die Stäbe getrennt endigen und zwar in der Weise, dass in regelmässigem Wechsel einer sich in zwei divergirende Schenkel spaltet, der andere aber ungetheilt ausläuft. Dieses ungleiche Verhalten der ventralen Enden ist von tieferer Bedeutung, insofern sich darin eine nähere Beziehung je zweier der von je drei Bogen begrenzten Pharyngealspalten zu einander ausdrückt: es ergibt sich daraus eine paarweise Zusammengehörigkeit der Spalten, und zwar entweder der durch einen ungetheilten oder der durch einen „Gabelstab“ (ROLPH) geschiedenen. Theoretisch wäre zunächst Beides möglich; dagegen erweist sich durch eine Reihe von Umständen nur eine dieser Auffassungen als richtig, nämlich die, der zu Folge zwischen je zwei Spaltenpaaren ein Gabelstab liegt. Von Seiten des Kiemenskelets findet diese Auffassung ihre Stütze in dem Verhalten der horizontalen Stäbchen, welche bekanntlich in grösserer Anzahl die Spalten überbrücken. Ich werde sie als „Synaptikel“ bezeichnen. Diese Synaptikel erstrecken sich stets über den zwischenliegenden ungetheilten Stab hinweg, von einem Gabelstab zum andern. Betrachten wir nun, ohne zunächst die Berechtigung dieser Auffassung näher zu untersuchen, mit LANKESTER (und ROHON) jeden Gabelstab als aus zwei im grössten Theil ihrer Länge verschmolzenen, nur am ventralen Ende getrennten Stäben zu-

---

in: ANN. SC. NAT. (7) Zool., T. 8, Art. 2, p. 77) empfohlenen Gelatins bedient, auf dem sich jegliche Runzeln und Fältchen der Schnitte vollständig ausglätten.

sammengesetzt, so erscheint uns das Gerüst der Kiemen aus einer Anzahl dreizinkiger Gabeln abgebaut, und zwar gehört je eine solche Gabel zu einem Spaltenpaar.

Am dorsalen Ende wäre den bisherigen Darstellungen zu Folge ein Unterschied zwischen den bogenförmigen Abschlüssen unter den zu einer Gabel gehörigen Zinken und den benachbarten Gabeln nicht wahrzunehmen, vielmehr ein System durchaus gleichartiger Arcaden vorhanden. Das ist nicht ganz richtig. Ich rede hier nicht von dem durch ROLPH (l. c. p. 132) gewiss ziemlich erschöpfend beschriebenen — je zwei auf einander folgende Kiemenspalten überwölbenden — Ligamentum denticulatum JOH. MÜLLER'S, sondern von dem Verhalten der Arcaden des Kiemenskelets. Was ich im Sinne habe, ist meines Wissens in der ganzen umfangreichen Amphioxus-Literatur nirgends beschrieben, wenn auch an einer Stelle deutlich abgebildet. In SCHNEIDER'S fig. 2, tab. 14 wird man bei aufmerksamer Betrachtung am dorsalen Ende jedes Gabelstabes, in dem Winkel, in dem die Arcaden zusammenstossen, eine kleine hakenförmige Figur bemerken, an der mit *Mms* bezeichneten und den entsprechenden Stellen. Dieselbe ist die naturgetreue Abbildung eines dort ganz constant vorhandenen hakenförmigen Skeletstückes, das von der Aussenseite des Gabelstabes entspringt, sich von diesem etwas abhebt und, indem es hügel- oder henkelartig einen Bogen beschreibt, sich an die hintere Arcade der voraufgehenden Skeletgabel ansetzt. Man bringt sich dieses hügel-förmige Stück (*bü*) sehr leicht an jedem durch Maceration in verdünnter kalter Kalilauge gewonnenen Präparat des Kiemenskelets zur Anschauung. Nach einem solchen ist Fig. 10, Taf. XVII entworfen. Bei der Schilderung des Gefässverlaufes werde ich auf dies Gebilde zurückkommen.

An der ventralen Seite findet die Zusammengehörigkeit je eines ungetheilten Stabes mit je einem bogenförmigen Schenkel der beiden benachbarten Gabelstäbe ihren Ausdruck ferner in der Verbindung mit gewissen, bisher zwar nicht viel beachteten, allein doch nicht erst von LANKESTER entdeckten Skeletgebilden. LANKESTER schreibt (p. 386): „Below the endostylar epithelium there is a chitinous plate, which has hitherto remained undescribed. It consists of right and left moieties, and is segmented; that is to say, it thins out and disappears for a brief space at intervals. This endostylar skeleton, in fact, consists of a number of pieces following one another, corresponding in number to the primary gill slits, each piece being composed of a loosely-joined overlapping right and left half. The endostylar skeletal plates rest

on the ends of the chitinous arches formed by the union of the adjacent anterior and posterior halves of the furcal extremities of the rods of the primary gillbars.“ Eine zwar kürzere, aber kaum minder genaue, allerdings nicht von Abbildungen begleitete Beschreibung dieser Endostylarplatten hatte bereits 1872 WILH. MÜLLER (Jena)<sup>1)</sup> veröffentlicht. „Der Bau des bindegewebigen Gerüsts der Hypobranchialrinne ist bei *Amphioxus* complicirter als bei den Tunicaten, indem in die straffe Grundlage beiderseits ein nach oben und unten sich zuspitzender Chitinstreif eingebettet ist, welcher mit seinem oberen Ende in die zugespitzte Kante sich erstreckt, während das untere Ende in einzelne Zipfel zerspalten ist, welche mit den Zipfeln der entgegengesetzten Seite sich durchkreuzen und schliesslich den gabeligen Enden der Chitinstäbe des Kiemenskelets zustreben. Diese zwei Chitinstreifen bilden zusammen eine Hohlkehle, welche längs der ganzen Rinne sich erstreckt.“ LANGERHANS<sup>2)</sup> und ROLPH<sup>3)</sup> haben sich auffallender Weise

1) WILH. MÜLLER, Ueber die Hypobranchialrinne der Tunicaten und deren Vorhandensein bei *Amphioxus* und den Cyclostomen, in: Jenaische Zeitschr. f. Med. u. Natw., Bd. 7, p. 329.

2) P. LANGERHANS, Zur Anatomie des *Amphioxus lanceolatus*, in: Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 12, 1876, p. 312.

3) ROLPH hat die Endostylarplatten gesehen, aber für Theile der Gabeläste gehalten. Er schreibt darüber, l. c. p. 124: „Entsprechend der Rückenrinne findet sich an der Ventralseite unseres Thieres eine faltige Bauchrinne. Wie jene nur gebildet wurde durch die Faltungen eines Längsbandes und die epitheliale Auskleidung desselben, so auch diese. Die das ventrale Längsband bildende Bindegewebslamelle *La* (fig. 10—12 und 16 a, b) buchtet sich zu einer tiefen Rinne aus, so dass ihr Querschnitt hufeisenförmig erscheint. Nur selten scheint dies Hufeisen aus einem Stücke zu bestehen; meistens sehen wir, wie in Fig. 14 und 15, jeden Schenkel durch ein Stück gebildet und diese beiden in der Mediane über einander geschoben. Zuweilen berühren sich die Schenkel gerade noch, zuweilen ist einer kürzer als der andere und es bleibt daher scheinbar ein Zwischenraum. Genauere Untersuchung aber zeigt in diesem Falle stets eine nur wenig schmalere Brücke, welche die Enden der Verdickungen verbindet. In meiner ersten Mittheilung habe ich diese beiden seitlichen Spangen als Querschnitte der Längsleisten gedeutet, welche W. MÜLLER als Stützorgane der Hypobranchialrinne des Lanzettfischchen bezeichnet“ [was sie thatsächlich sind. Sp.]. „Später habe ich mich davon überzeugen müssen, dass es nur die unteren Enden der Kiemenstäbchen sind, welche in der Medianlinie zusammentreten.“ Letztere Angabe beruht auf einem Irrthum. Die Kiemenstäbchen treten weder in der Medianlinie zusammen, noch berühren sie je, wie dies die Endostylarplatten immer thun, die untere Fläche des Hypobranchialepithels.

von der Existenz dieser Theile nicht überzeugen können. Und doch waren sie bereits von JOH. MÜLLER erwähnt und in den figg. 4 und 5 seiner tab. 4 abgebildet. Im Text heisst es (l. c. p. 97): „Die Knorpel des Kiemengerüsts werden an ihren oberen Enden jederseits durch ein Band verbunden; in der Mitte, zwischen beiden, liegt oben nur Schleimhaut, unten dagegen ist nur ein einziges breiteres Band in der Mitte zwischen den Knorpelleisten beider Seiten, ein ziemlich dicker Faserknorpel in Form einer Hohlkehle.“ LANKESTER'S Verdienst beschränkt sich also darauf, die Aufmerksamkeit wieder auf diese Gebilde gelenkt, sie etwas ausführlich beschrieben und die Beschreibung durch die Abbildung einiger Schnitte (tab. 36 B, fig. 4—9) ergänzt zu haben.

Die allgemeine Gestalt und Anordnung der in Rede stehenden Skelettheile erkennt man am besten an Macerationspräparaten, wie sie durch Einlegen des ganzen Thieres oder des isolirten Kiemenkorbes in verdünnte Kalilauge leicht gewonnen werden. Breitete man solche der Art aus, dass in der Mitte das Endstyl, rechts und links davon die Kiemen liegen, so kann man das Endostylarskelet von der oberen oder unteren Seite her betrachten. Im letzteren Falle gewährt es das in Taf. XVII, Fig. 11 wiedergegebene Bild. Jeder Skeletgabel entsprechend finden wir eine Platte, etwa von der Gestalt der Hälfte einer ziemlich gestreckten Ellipse. Da die Skeletgabeln der beiden Seiten einander bekanntlich (s. JOH. MÜLLER, l. c. p. 90) nicht gegenüberstehen, sondern alterniren, so müssen dies auch die Endostylarplatten thun. Ferner aber müssen sie, da sie über die Mittellinie hinüber auf die andere Körperseite sich erstecken, sich theilweise überdecken (vgl. das obige Citat aus der Beschreibung WILH. MÜLLER'S). Dies geschieht in der Weise, dass — von unten gesehen! — jeweils der vordere Rand der Platten obenauf liegt, während der hintere bedeckt ist. Auf Querschnitten durch das Endstyl wird man daher, je nach dem Ort, den ein solcher getroffen, bald die rechte Platte unter der linken, bald umgekehrt die linke unter der ersten hinziehen sehen (vgl. LANKESTER'S Abbildungen, tab. 36 B, fig. 7 und 9). Betrachtet man das Präparat von der Oberseite, so ist — natürlich abgesehen von dem entgegengesetzten Verhalten der sich deckenden Ränder — bei der völligen Durchsichtigkeit des Gegenstandes das Bild wesentlich das gleiche wie im ersten Falle. Es drängt sich hier sehr lebhaft dem Beschauer die Vorstellung auf, dass die Endostylarplatte sich zu der zugehörigen Skeletgabel verhält wie das Oberleder eines Pantoffels zur Sohle desselben. Ferner aber zeigt sich hier recht

deutlich, dass die Endostylarplatten einer Seite nicht ganz von einander getrennt sind, sondern vielmehr nur Theile einer durch das ganze Endostyl fortlaufenden Skeletplatte sind. Diese ist, jeder Skeletgabel entsprechend — wie das WILH. MÜLLER durchaus richtig beschrieben hat — an ihrem unteren Rande „in einzelne Zipfel zerspalten“, mit Ausbuchtungen versehen. Den untrüglichen Beweis dafür liefern Horizontalschnitte, welche, sofern sie die tieferen Schichten des Endostyls getroffen haben, das „segmentirte“ Verhalten zeigen (Taf. XVII, Fig. 1—3), sofern sie aber näher der oberen (inneren) Fläche desselben geführt sind (Taf. XVII, Fig. 4) einen zusammenhängenden Skeletstreifen aufweisen. Solche Schnitte lehren ferner, dass eine directe Verbindung der Endostylarplatten mit den Schenkeln der Gabelstäbe, ein Uebergang der Substanz der einen in die der andern besteht.

Diese Thatsache ist von einer gewissen Bedeutung, insofern sie in Verbindung steht mit der Frage nach der histologischen Natur des Kiemenskelets des Amphioxus. Ich beabsichtige zwar nicht näher auf histologische Verhältnisse einzugehen, sehe mich indessen veranlasst, jene Frage hier zu erörtern, weil einerseits LANKESTER darüber einige Angaben macht, die mir der Berichtigung bedürftig erscheinen, und weil mir andererseits die Feststellung gerade dieser Verhältnisse von Bedeutung für den Vergleich mit den ähnlichen Bestandtheilen der Enteropneusten-Kiemen ist. LANKESTER nennt die Skeletstäbe der Amphioxus-Kiemen „chitinous“, „using that term without strict justification, in order to indicate not the specific chemical substance „chitin“, but a certain density and horn-like character in a structureless skeletal deposit. The „chitinoïd“ substance of the pharyngeal bars and of the endostylar plates of Amphioxus appear to be a special form of the subepidermic lamina of connective tissue, which is seen everywhere affording firm support to the columnar cells of the body-surface. It is to be regarded as a product of the connective tissue, and it is therefore intelligible that the furcal ends of the chitinoïd rods should gradually pass over into a gelatinous reticular form of connective tissue“ (p. 387). Auf den im letzten Satz erwähnten Uebergang der Skeletstäbe in reticuläres Bindegewebe werde ich weiter unten zurückkommen. Obiger Darstellung LANKESTER's zu Folge wäre also das Kiemenskelet eine „specielle Form der subepidermalen Bindegewebsplatte“. Ich kann dieser Ansicht zustimmen unter der Voraussetzung, dass unter der „subepidermic lamina of connective tissue“ nur die unmittelbar unter der Epidermis befindliche structurlose Schicht ge-

meint ist. LANKESTER schildert (p. 398) den Bau der Hautschichten folgendermaassen: „Beneath the epidermis we find a dense lamina supporting the epithelial cells; beneath this, again, a softer, less dense gelatinous substance, and more deeply a second very delicate lamina, on which we find the connective-tissue cells. These four laminae constitute the cutis. The cells of the deepest layer are the only cells of the connective tissue and must be regarded as the matrix cells of the various layers of skeletal substance superficial to them.“ Diese Darstellung schliesst sich sehr nahe derjenigen HATSCHEK's<sup>1)</sup> an, dessen Name übrigens an der betreffenden Stelle nicht genannt wird. Der einzige Unterschied besteht darin, dass HATSCHEK die unmittelbar unter der Epidermis lagernde Schicht als eine „von der Epidermis ausgeschiedene Basalmembran“ betrachtet. Ich schliesse mich darin dem Prager Collegen durchaus an, und zwar ohne die einschränkende Bemerkung, „man könnte immerhin auch die Ansicht vertheidigen, dass es die äusserste Schicht der Cutis sei“ — wie es also LANKESTER, allerdings ohne Begründung, annimmt. Wir kehren damit zu den Kiemen, zur Frage nach der histologischen Natur des Skelets derselben zurück. In den „Zungenbalken“ nämlich ist keine Cutis, d. h. keine der drei tieferen von den oben angeführten Schichten vorhanden; dennoch aber findet sich dort das als eine besondere Ausbildung der oberflächlichsten Schicht, also der Basalmembran HATSCHEK's, betrachtete Kiemenskelet. Dass man in dem Kiemenskelet locale Verdickungen der unter dem Epithel liegenden Gewebsschicht zu erblicken habe, ist eine Ansicht, welche die meisten Autoren theilen (vgl. ROLPH, l. c. p. 125; SCHNEIDER, l. c. p. 25). Den Beweis dafür liefert der Uebergang der Substanz derselben in die Basalmembran der Epidermis oder vielmehr des dieser letzteren entsprechenden Epithels der Peribranchialhöhle, der sich an manchen Stellen, namentlich am oberen

1) B. HATSCHEK, Ueber den Schichtenbau des Amphioxus, in: Anat. Anzeiger, Jahrg. 3, 1888, p. 666.

HATSCHEK nennt die vier auch von R. L. unterschiedenen Schichten 1) Basalmembran; 2) Cutisgallerte; 3) innerste Schicht derselben; 4) epitheliale Grenzlamelle der Cutis. Von der zweiten, der Cutisgallerte, sagt er — und darin schliesst sich ihm R. L. an —, sie sei „zellenfrei (abgesehen von den in dieser Schicht verlaufenden Nerven)“. Ich kann dies nicht bestätigen, finde vielmehr in derselben, wenn auch nicht sehr zahlreiche, so doch durchaus unverkennbare Zellen, z. Th. von beträchtlicher Grösse, frei in die gallertige Grundsubstanz eingebettet, z. Th. kleiner (nur die Kerne sichtbar) und dann oft deutlich den Bindegewebsfasern angelagert.

und am unteren Rande der Pharyngealspalten deutlich vollzieht. Es spricht dafür ferner die Art und Weise des Wachstums der Kiemenstäbe, welche durch An- und Auflagerung von structurloser Substanz erfolgt, wie dies die an Macerationspräparaten überaus deutliche blumenzwiebelartige Schichtung an den unteren Enden der Stäbe klar zeigt (Taf. XVII, Fig. 11). Eine solche Wachstumsweise scheint mir unvereinbar mit der Auffassung der Skeletsubstanz als Bindegewebe (im engeren Sinne) oder gar als Faserknorpel, für den ROHON (l. c. p. 5) dieselbe ausgiebt. (An der Absonderung derselben dürften übrigens verschiedene Epithelien gemeinschaftlich beteiligt sein, nicht nur das ectodermale Epithel der Aussen-, sondern auch das — wahrscheinlich — endodermale der Vorder- und Hinterseite der Kiemenstäbe, sowie endlich die event. in diesen enthaltenen mesodermaleu Epithelien. Von letzteren soll später die Rede sein.) Dieser Wachstumsweise entspricht auch die Bildung neuer Synaptikel, die stets am unteren, ventralen Ende der Skeletgabeln vor sich geht.

Meinen Beobachtungen zu Folge entstehen die Synaptikel im Endostyl<sup>1)</sup> und zwar als Verdickungen der Basalmembran desselben an seinem unteren seitlichen Rande, dort wo ein ungetheilter Skeletstab sich an dasselbe anlegt (s. unten). Mustert man eine grössere Zahl von Horizontal- oder von Querschnitten aufmerksam durch, so findet man in beiden Belege für diesen Satz. In Taf. XVIII, Fig. 36—38 habe ich drei auf einander folgende Schnitte durch den Rand des Endostyls (Theile von Querschnitten desselben) abgebildet, die uns den allmählichen Uebergang eines Synaptikels (*sy*) in die Endostylwand vorführen. (Die nicht abgebildeten Schnitte zeigen die Verbindung desselben mit dem Skeletstabe (*sz*) des benachbarten Zungenbalkens. In Taf. XVII, Fig. 4 ist ein Horizontalschnitt wiedergegeben. Derselbe hat das untere (ventrale) Ende eines ungetheilten Skeletstabes, also eines Zungenbalkens, getroffen, das sich an ein starkes längs verlaufendes Skeletstück anschliesst, eben ein solches noch im Endostyl bzw. am Rande desselben gelegenes Synaptikel. Es befindet sich etwa in der Lage wie das in Fig. 11 sichtbare der obersten Skeletgabel der linken Seite, das danach erst ganz kürzlich gebildet wäre.

1) Als „Endostyl“ bezeichne ich mit LANKESTER (l. c. p. 386) den ventralen, von den Pharyngealspalten nicht durchbrochenen Streifen des Kiemensackes, mit allen an seiner Bildung beteiligten Organen und Höhlen.

In Bezug auf den Bau der Synaptikel sei hier zunächst nur erwähnt, dass die Skeletaxe derselben nicht hohl ist, wie dies von JOH. MÜLLER u. A. für wahrscheinlich gehalten wurde, sondern solide (Taf. XVIII, Fig. 18).

Ehe wir uns zu unserer wichtigsten Aufgabe, der Untersuchungen der in den Kiemenbögen enthaltenen Hohlräume wenden, muss ein Wort über die Epithelien der Kiemen hier seinen Platz finden, und zwar wird auch dieses hervorgerufen durch eine Bemerkung RAY LANKESTER's die im Widerspruch mit älteren, unzweifelhaft richtigen Angaben steht. Die genaueste Darstellung der Kiemenepithelien findet sich bei LANGERHANS (l. c. p. 315). L. zeigt dort, „dass das Epithel überall ein einschichtiges ist“ und dass der Irrthum STIEDA's, welcher dasselbe als mehrschichtig beschrieben hatte, hervorgerufen sei „durch die Lagerung der Kerne<sup>1)</sup> in verschiedener Höhe in den Zellen; diese selbst reichen stets von der bindegewebigen Grundlage bis zur freien Oberfläche, das ganze Epithel ist also im strengsten Sinne des Wortes ein einschichtiges.“ Angesichts der klaren und durch völlig überzeugende Abbildungen (tab. 13, fig. 26) belegten Schilderung LANGERHANS' ist es kaum verständlich, wie RAY LANKESTER den Bau des Epithels gänzlich missverstehen konnte. Er beschreibt ihn (p. 383) folgendermaassen: „The adjacent sides of the bars bounding the passage between neighbouring bars are lined with columnar cells, which carry very long cilia. Below the outlines of these columnar cells an immense number of closely aggregated nuclei are observed. The superficial series of these probably belong to the columnar cells. Whether the deeper nuclei are all to be reckoned to the epithelium seems doubtful. A clear median space or line exists, which must consist of a connective tissue, and the deepest nuclei would in all probability be referable to that tissue (and therefore to the mesoblast).“ Was RAY LANKESTER als die „columnar cells“ betrachtet, sind nur die kernfreien äusseren Abschnitte der langen fadenförmigen Zellen, die sämmtlich bis auf den „clear median space“ hinabreichen. Dieser selbst aber ist gleichfalls in seiner Natur von LANKESTER völlig verkannt. Er kommt zu Stande durch die Vereinigung der kernfreien unteren (basalen) Abschnitte der Epithelzellen und ist getheilt durch eine von LANKESTER übersehene, von andern Autoren (STIEDA, LANGERHANS, SCHNEIDER) deutlich wiedergegebene feine, scharfe Linie, die wohl nicht als eine (meso-

1) Im Text steht in Folge eines offenbaren Druckfehlers statt Kerne „Kiemen“.

dermale) Bindegewebslamelle, sondern als eine die beiderseitigen Epithelien von einander trennende Basalmembran aufzufassen ist. Auch das Epithel der Aussenseite der Kiemen („atrial epithelium“ R. L.) ist durch LANGERHANS vorzüglich beschrieben (l. c. p. 316) und abgebildet (tab. 13, fig. 27), und es entspricht weder der Darstellung desselben, noch der Wirklichkeit, wenn LANKESTER in seiner Abbildung des Querschnittes eines „tongue-bar“ (tab. 36 B, fig. 2) ein paar Lagen kleiner Kerne den Skeletstab auch von der Aussenseite umfassen lässt. Der Querschnitt durch einen „primary bar“ zeigt statt derselben bei LANKESTER eine homogene Schicht, die aber im Bereiche des Pigmentstreifens in das Epithel der Seitenwand übergeht. Eine solche homogene Schicht ist hier thatsächlich vorhanden, allein nicht als ein Theil des Epithels, sondern als eine verstärkte Basalmembran des atrialen Epithels, zwischen diesem und dem Cölomepithel gelegen (Taf. XVII, Fig. 12 *bm*). Bei jüngeren Thieren ist sie sehr zart, bei alten von beträchtlicher Mächtigkeit. Sie spielt eine nicht unwesentliche Rolle bei der Verbindung der Synaptikel mit den Skeletstäben, wie wir weiter unten sehen werden.

Auf eine Besprechung der histologischen Structur der Hypobranchialrinne gehe ich nicht ein, da RAY LANKESTER sich nicht darüber ausgelassen hat, die älteren Angaben von WILH. MÜLLER und namentlich von LANGERHANS aber die Verhältnisse bereits in den Hauptzügen hinlänglich aufgeklärt haben. Es sei noch auf die von einer guten Abbildung begleitete Schilderung DOHRN's <sup>1)</sup> hingewiesen. Dagegen erfordert RAY LANKESTER's Beschreibung eines Gewebes, das die Seitentheile des Endostyls einnimmt, eine Berichtigung. Er findet, dass „the structure of the deep part of the rods of the primary bars, where their bifurcate extremities lie below the chitinous plates of the endostyle, is remarkable. The substance of the rods consists of a reticular tissue with scattered nuclei, and the chitinous matter appears to be superficially deposited around this axis“ (p. 387). p. 388 wieder-

---

1) A. DOHRN, Studien zur Urgeschichte des Wirbelthierkörpers. VIII, in: Mitth. Zool. Stat. Neapel, Bd. 6, 1885, p. 64, tab. 8, fig. 23,

DOHRN's Angabe, die Hypobranchialrinne des Amphioxus sei eine „von unten nach oben eingestülpte linsenförmige Erhöhung des Mittelraumes des Kiemenkorbes“, trifft nur für den vorderen Abschnitt derselben zu; im weitaus grösseren Theil bildet sie wie bei den Ascidien eine nach oben offene Rinne (vgl. die Abbildungen bei STIEDA, tab. 1, fig. 4, ROLPH, tab. 5, fig. 14, 15, LANGERHANS, tab. 13, fig. 20, 25, RAY LANKESTER, tab. 36, 36 B, fig. 4—9).

holt er nochmals, „that the furcal ends of chitinous rods pass gradually over into a gelatinous reticular form of connective tissue“, und p. 400 bemerkt er: „The reticular tissue with nuclei which forms the axis of the furcal portions of the primary bars in the endostylar region of the pharynx seems to be distinct in character from all the other skeletal tissues of Amphioxus.“ Letzteres kann allerdings Niemand Wunder nehmen; denn dieses angebliche netzförmige Bindegewebe ist thatsächlich ebensowenig Bindegewebe wie die tieferen Schichten des Kiemenepithels, sondern gleichfalls Epithel und zwar ein einschichtiges. Von einem Uebergange des Kiemenskelets in dieses Gewebe kann nirgends die Rede sein, sondern jenes liegt ihm stets nur äusserlich an. Um die Vorstellung der immerhin etwas verwickelten topographischen Verhältnisse zu erleichtern, erlaube ich mir, auf den obigen Vergleich der Skelettheile des Kiemendarmes mit Pantoffeln zurückzugreifen. In jedem dieser kleinen, von je einer Skeletgabel und einer Endostylarplatte gebildeten Pantoffel steckt das in Rede stehende Gewebe als ein etwa pyramidenförmiger Zapfen. Ueber seinen Bau geben Querschnitte durch das Endostyl Aufschluss (Taf. XVIII, Fig. 28, 33—35). An diesen überzeugt man sich leicht, dass das Gewebe dieses Zapfens nach oben wie nach unten hin übergeht in ein niedriges Epithel. Ersteres setzt sich am oberen Seitenrande des Endostyls in das der Hypobranchialrinne fort, indem hier die Zellen plötzlich sehr hoch und schmal werden, letzteres in das niedrige Epithel der unteren Fläche des Endostyls. Ebenso constatirt man auf geeigneten Horizontalschnitten den Uebergang dieses Gewebes in das einschichtige (s. oben) Epithel der Seitenwand der primären Kiemenbogen. Die Aehnlichkeit desselben mit reticulärem Bindegewebe rührt nur daher, dass die Zellen ungemein hoch geworden sind und entweder durch eine helle, nicht färbbare Intercellularsubstanz von einander geschieden oder — was mir wahrscheinlicher dünkt — mit ausgedehnten Vacuolen erfüllt sind, gegen welche das Plasma so sehr zurücktritt, dass die Ueberreste desselben und die Zellwände als eine netzförmige Structur in einer hellen Grundsubstanz erscheinen. Der sich an den Grenzen vollziehende Uebergang in gewöhnliches, unverkennbares Epithel lässt über die Epithelnatur dieses Gewebes gar keinen Zweifel aufkommen. Dass aber das Kiemenskelet zu demselben nicht in dem von RAY LANKESTER behaupteten Verhältniss steht, erhellt am besten aus Schnitten, welche senkrecht zu den Skeletgabeln geführt sind, also Querschnitte durch den Pantoffel darstellen. Die natürlich gleichfalls in querer Richtung durchschnittenen hohen Zellen des in Rede stehenden Ge-

webes bilden (Taf. XVII, Fig. 1—3) annähernd viereckige Massen. Jedes Viereck hat zwei kurze, gegen die Aussenfläche des Endostyls convergirende Seiten, die von den Querschnitten der Seitenzinken einer Skeletgabel bedeckt sind, und zwei längere Seiten, von denen die eine, medianwärts gewandt und länger als die ihr gegenüberliegende, an die Endostylarplatte grenzt, während an der anderen meistens nur eine feine, structurlose Grenzmembran hinzieht. Dieser das Epithelviereck einfassende, in sich zusammenhängende Rahmen liegt gänzlich ausserhalb desselben, überall durch scharfe Grenzen von dem Epithel geschieden, so dass ein Uebergang des Skeletgewebes in jenes mit voller Sicherheit ausgeschlossen werden kann. Also auch von diesem Punkte her lässt sich kein Argument gegen die Auffassung herleiten, welche in den Kiemenstäben locale Verstärkungen der Basalmembran erblickt. Es stehen im Gegentheil die soeben vorgetragenen Beobachtungen mit derselben im besten Einklang.

Jetzt endlich können wir versuchen, die Frage zu beantworten: welche natürlichen Hohlräume sind in den Kiemen vorhanden, und welche sind als Theile der Leibeshöhle, welche als Blutbahnen anzusehen?

Wie in Bezug auf die Leibeshöhle überhaupt, so ist in Bezug auf die ihr zugehörigen Hohlräume der Kiemen das Verständniss durch die Untersuchungen ROLPH's angebahnt worden. ROLPH hat (l. c. p. 134) den Nachweis geführt, dass die den oberen (dorsalen) Theil der Kiemenhöhlenwand umgebende Leibeshöhle sich in die mit Gabelstäben versehenen Kiemenbogen hineinerstreckt. Er schildert das Bild, das ein Querschnitt desselben an geeigneter Stelle darbietet, folgendermaassen: „Ein merkwürdiges Verhalten zeigt der Kiemenstab *Kst*<sub>2</sub> fig. 32; von seinem oberen Rande geht eine Epithellamelle ab, welche schleifenförmig in die Kiemenhöhle hineinragt und sich dann am unteren Rande befestigt. Er unterscheidet sich dadurch wesentlich von den vorangehenden und den nachfolgenden Stäben, deren Aussenfläche das innere Kiemenhöhlenepithel eng anliegt. Dieses Bild zeigt sich sehr häufig, aber stets nur an dem Stab, welcher als zweiter auf jenen folgt, von welchem die obere Kiemenhöhlenwand *L* definitiv auf die Leibeswand übergegangen ist. Dieser Stab ist also stets ein unten gegabelter.“ Es ist ROLPH, der noch mit manchen Schwierigkeiten der Schneidetechnik zu kämpfen hatte, entgangen, dass ein wesentlich gleiches Verhalten, nur unterschieden durch den geringeren Grad der Ausbuchtung des äusseren Epithels, bezw. durch die geringere Weite der Leibeshöhle, in der ganzen Ausdehnung der primären (mit Gabel-

stäben ausgestatteten) Kiemenbogen besteht, also auf allen Schnitten durch solche wiederkehrt. Dies erkannt zu haben ist das Verdienst SCHNEIDER'S (s. unten S. 279, Anm.). Seine darauf bezüglichen Beobachtungen sind bereits Eingangs wiedergegeben, und ebenda ist auch erwähnt, dass SCHNEIDER die Leibeshöhle als ein Lymphgefässsystem betrachtet. [In der Tafelerklärung, p. 162, bezeichnet er auffälliger Weise die entsprechenden Hohlräume des Kiemenapparats als „Venen“ („Kiemenvene“ und „Venenraum“ um die Kiemenarterie), während er im Text, p. 26, die abführenden, in die Aorta einmündenden Gefässe Kiemenvenen nennt.] RAY LANKESTER endlich hat den Nachweis dafür erbracht, dass der Cölocanal der primären Kiemenbogen nicht nur mit dem „pharyngo-dorsalen“ Cölom, sondern auch mit dem des Endostyls in offenem Zusammenhange steht (l. c. p. 385). In Bezug auf diesen Punkt kann ich mich also, da ich im wesentlichen nur die Beobachtungen meines letzten Vorgängers zu bestätigen habe, kurz fassen. Ich möchte indessen betonen, dass nicht nur der Zusammenhang der Hohlräume, sondern auch die Continuität des dieselben auskleidenden platten Epithels — das LANKESTER in seinen bezüglichen Abbildungen nicht berücksichtigt hat — ohne Schwierigkeiten nachzuweisen ist. Ferner ist es mir mit Rücksicht auf die später zu schildernde Verfolgung der Blutgefässe von Wichtigkeit, den erwähnten Zusammenhang des Kiemen- und des Endostylcöloms auch an einer Serie von Horizontalschnitten nachzuweisen. Zu den abgebildeten Schnitten dieser Art muss ich bemerken, dass sie sämmtlich denjenigen Theilen des Kiemenkorbes entnommen sind, in denen die Hypobranchialrinne eine am Boden desselben gelegene offene Rinne darstellt (s. S. 270, Anm.). Da das Endostyl durch den (asymmetrischen) Leberblindsack meistens aus der Mittelebene des Körpers herausgedrängt und zugleich mehr oder weniger stark auf die Seite geneigt, endlich die Rinne von ungleicher Tiefe ist, so treffen horizontale Schnitte dasselbe unter bald diesem, bald jenem Winkel zur Mittelebene desselben, woraus sich z. B. erklärt, dass in Fig. 1 und 3 das Endostylcöлом noch zusammenhängend erscheint, obwohl Schnitt 3 die Skeletschenkel nahe ihrer Vereinigungsstelle, Schnitt 1 beträchtlich unterhalb derselben getroffen hat. Ferner ist das Endostyl in longitudinaler Richtung nicht geradlinig, sondern ein wenig gegen den Rücken concav, so dass ein horizontaler Schnitt fortschreitend in verschiedene Schichten eindringt. So liegt das linke Ende des Schnittes Fig. 2 näher der ventralen Fläche des Endostyls als das rechte, und auch die übrigen Figuren (1—5) sind so angeordnet, dass wir, fortschreitend von 1 und links nach 5 und rechts

von der Bauchfläche ausgehend uns immer mehr der dorsalen nähern.

Wenden wir uns jetzt zur näheren Betrachtung derselben, so finden wir in Fig. 1 das Endostylcöлом, wie erwähnt, ohne Unterbrechung. In Fig. 2 sehen wir links die Aussenwand des Endostyls sich an die tieferen Theile anlegen; im zweiten Felde, rechts daneben, ist bereits eine, im dritten sind beide Kiemenspalten getroffen. Das Cöлом erscheint dadurch reducirt auf eine Anzahl von einander getrennter Hohlräume, deren jeder eine der bulbillenartig (JOH. MÜLLER) erweiterten Kiemengefässwurzeln einschliesst. Die Begrenzung wird gebildet: an der äusseren (in der Figur unteren) Seite von einer unmittelbaren Fortsetzung der Aussenwand des Endostyls, vorn und hinten (links und rechts) von den Durchschnitten der bogenförmigen Skeletschenkel, die an der Innenseite (oben) nur so viel Raum zwischen sich lassen, dass das Gefäss sich an der dünnen Basalmembran der Hypobranchialrinne anheften kann. In Fig. 3 (einem in etwas anderer Richtung geführten Schnitt) sehen wir rechts die beiden Skeletschenkel einander fast berühren, links zusammenstossen, während sie in Fig. 5 vollständig verschmolzen sind. Das Cöлом ist jetzt eine enge canalartige Höhle an der Aussenseite des primären Kiemensbogens, der sich mit seiner Innenfläche noch an das Endostyl anlegt. Wenige Schnitte weiter würden wir ihn auch dort durch die inneren Pharyngealspalten von diesem getrennt finden; auf die Verhältnisse des Cölöms hat das aber keine Einwirkung. An der oberen Seite des Kiemenskorbes vollzieht sich der Uebergang der Cöломcanäle der primären Kiemensbogen in das dorsale Cöлом in wesentlich der gleichen Weise; die Horizontalschnitte stimmen so weit mit den bereits hinlänglich bekannten Querschnitten überein, dass ich nicht näher darauf eingehe.

Ungleich grössere Schwierigkeiten bereitet die sichere Feststellung der Natur der Hohlräume, welche in den „Zungenbalken“ vorhanden sind. Die darauf bezüglichen Angaben SCHNEIDER'S — der dem Zungenbalken einen „Lymphraum“ abspricht, aber in dem Skeletstabe ein Blutgefäss findet — und RAY LANKESTER'S — der den von SCHNEIDER als Blutgefäss betrachteten Canal für einen Cöломcanal erklärt — sind bereits oben (S. 258 ff.) ausführlich wiedergegeben. Es wird nun unsere nächste Aufgabe sein, zu prüfen, ob der von RAY LANKESTER behauptete Zusammenhang des im Skeletstabe enthaltenen Canales mit dem Endostylcöлом thatsächlich besteht oder nicht. Die erste Frage, ob im Skeletstabe des „Zungenbalkens“ überhaupt ein Canal vorhanden ist, muss ich im Widerspruch mit ROUON, der die Existenz eines

solchen in Abrede stellt (l. c. p. 4), bejahren. Ich werde den Nachweis dafür weiter unten erbringen. Dagegen muss ich zunächst die Richtigkeit der Beobachtung LANKESTER's bestreiten, wonach dieser Canal sich in das Endostylcölom öffnen soll. LANKESTER beruft sich auf Querschnitte durch das Endostyl, welche den Ansatz des Zungenbalkens an dieses treffen, und bildet solche in seinen fig. 6, 7 und 9 ab. Die Beurtheilung dieser Figuren wird zunächst sehr durch den Umstand erschwert, dass darin das Verhältniss der Skeletstäbe zur Basalmembran, in welche sie an ihrem unteren Ende übergehen, durchaus nicht zu klarer Darstellung gebracht ist; an den kritischen Stellen fehlt jedesmal die scharfe Begrenzung des Skelets gegen die benachbarten Gewebe. Dies entspricht zwar der oben bereits erörterten Auffassung, welche sich LANKESTER von der histologischen Natur des Kiemenskelets überhaupt gebildet hat, aber durchaus nicht dem tatsächlichen Verhalten. Für die Entscheidung der in Rede stehenden Frage sind Querschnitte durch das Endostyl, wegen der Neigung der Kiemenbogen gegen dieses, nicht sonderlich geeignet, am besten noch solche aus dem vorderen Theil des Kiemenkorbes, wo das Hypobranchialepithel nicht eine Rinne, sondern eine in den Kiemenkorb vorspringende Platte darstellt. Solchen Präparaten sind die drei in Fig. 33 bis 35, Taf. XVIII wiedergegebenen, auf einander folgenden Schnitte entnommen. Diese Figuren zeigen den Uebergang des Zungenbalkens ins Endostyl. Ein Vergleich mit Fig. 28, Taf. XVIII wird die Orientirung an denselben erleichtern. Diese stellt die Hälfte eines Schnittes durch das Endostyl dar. Unter dem Hypobranchialepithel (mit seinen zwei Reihen von Drüsenzellen) sehen wir zunächst einen Blutraum, darunter die Endostylarplatte, dann den dreieckigen Durchschnitt des oben eingehend besprochenen hohen Epithels und an der unteren linken Ecke des Dreiecks den Ansatz des Zungenbalkens. In Fig. 33 bis 35 ist nur diese Ecke wiedergegeben. In Fig. 33 berührt der Zungenbalken diese Ecke, während in Fig. 34 und 35 die Verbindung sich vollzogen hat. Wir sehen nun zwar in Fig. 33 einen kleinen Fortsatz des Cöloms sich gegen den Balken hin erstrecken; allein der Skeletstab des letzteren ist hier, nahe seinem unteren Ende, nicht hohl, sondern solide, und wo der Stab wirklich an das Cölom herantritt, da dringt dieses nicht in denselben ein, indem der Stab sich — wie in RAY LANKESTER's Figuren — in zwei das Cölom zwischen sich fassende Aeste spaltet, sondern jener schliesst sich ungetheilt der Basalmembran des hohen Epithels an, in die er (Fig. 35) ohne scharfe Grenze ausläuft. Dieser Befund findet seine volle Bestätigung durch

die Untersuchung von Horizontalschnitten. Sie lehren uns — was man übrigens auch an Totalpräparaten des Kiemenkorbes leicht feststellen kann —, dass der Zungenbalken sich vor seinem Ansatz an das Endostyl sehr stark verdünnt (vgl. die bei gleicher Vergrößerung gezeichneten Figg. 19, 29 und 30, Taf. XVIII). Er reducirt sich thatsächlich auf einen von einer einfachen Epithellage umschlossenen Skeletfaden, der nicht stärker ist als die Skeletaxe eines Synaptikels (vgl. Fig. 29, 30 und 18) und ebenso wie diese eines Hohlraumes entbehrt (Fig. 30, Taf. XVIII). In Fig. 2, Taf. XVII können wir, von rechts nach links fortschreitend, den Skeletstab bis an sein äusserstes Ende verfolgen. Die Durchschnitte A und B entsprechen durchaus den bereits besprochenen (Fig. 30, Taf. XVIII). Links davon hat sich die Verbindung des Zungenbalkens mit dem Endostyl vollzogen und der Skeletstab *sz* (C) erscheint uns jetzt als eine kleine dreieckige Verstärkung der das hohe Epithel lateralwärts (in der Figur von unten her) begrenzenden Basalmembran. In Fig. 3 erkennen wir bei *sz* das gleiche Dreieck wieder, nur noch weniger scharf abgegrenzt, und in Fig. 1 ist es ganz verschwunden: der Skeletstab ist in die Basalmembran ausgelaufen. Ein abweichendes Verhalten weist dagegen der in Fig. 4 wiedergegebene Schnitt auf. Auch hier ist der Zungenbalken gerade an dem Punkte getroffen, wo er sich an das Endostyl ansetzt; aber wir finden in ihm eine Höhle, und diese steht, wie die Verfolgung durch die benachbarten Schnitte es unzweifelhaft darthut, in offener Verbindung mit dem Canal des Skeletstabes. Dagegen mündet sie — und dies lehren die in entgegengesetzter Richtung (nach unten) sich anschliessenden Schnitte — nicht in das Endostylcölom, sondern schliesst sich wieder und der Skeletstab endigt genau wie in dem eben beschriebenen Falle in der Basalmembran des „hohen Epithels“. Dass der Canal sich hier bis so nahe an die Grenze des Endostyls heran erstreckt, hat seinen Grund darin, dass an dieser Stelle ein Synaptikel in der Bildung begriffen ist (s. oben S. 268).

Ich muss demnach bestreiten, dass ein Zusammenhang des im Skeletstabe des Zungenbalkens enthaltenen Canals mit dem Endostylcölom besteht. Ebenso wenig ist die von RAY LANKESTER als wahrscheinlich angenommene Einmündung des Canals in das „pharyngodorsale“ Cölom vorhanden, wie ich weiter unten zeigen werde, und ich stimme SCHNEIDER zunächst darin vollkommen zu, dass in den Zungenbalken kein „Lymphgefäss“, d. h. kein Cölomcanal, vorhanden ist.

Es erübrigt uns jetzt, die Blutgefässe der Kiemen aufzusuchen.

Die darüber in der Literatur vorhandenen Angaben sind nicht nur voller Widersprüche, sondern entbehren durchweg eines auch nur einigermaßen überzeugenden Beweises. Wir gehen wiederum von der Betrachtung eines „primären Kiemenbogens“ aus, und zwar wollen wir die Blutgefäße desselben zunächst auf Horizontalschnitten des Kiemenkorbes von der grossen Arterie des Endostyls her verfolgen. Von diesem „Arterienherzen“ JOH. MÜLLER's „gehen seitlich sehr regelmässig abwechselnd kleine Bulbillen in die Zwischenräume zwischen je zwei Spitzbogen der Kiemen, die Anfänge der Kiemenarterien“ (JOH. MÜLLER, l. c. p. 106). Vom Herzen also und seinen „Bulbillen“ werden wir auszugehen haben; mit ihnen müssen die Kiemenarterien in Zusammenhang stehen. In Fig. 1 und 2 bieten sich uns eine Anzahl Querschnitte durch die bluterfüllten „Bulbillen“ (*bu*) dar. Ihre Lage im Cöloin und ihr Verhältniss zu den sie zwischen sich fassenden bogenförmigen Skeletschenkeln wurde bereits bei Gelegenheit der Betrachtung des Cöloins (S. 274) erörtert. Sie ändert sich von dem Punkte ab, wo die Schenkel zusammenstossen und paarweise zum Skeletstabe eines primären Kiemenbogens sich vereinigen. Der Durchschnitt der zusammenstossenden und auch zunächst der verschmolzenen Skeletbogen hat ungefähr die Gestalt eines  $\Delta$ , und in den Winkel, den die beiden Schenkel desselben mit einander bilden, kommt das Gefäss zu liegen. Wir verfolgen die Lageveränderung an den Schnitten *v(A)*, *v(B)*, *v(C)*, *v(D)*. Aber hier in dem äusseren Einschnitte des Skeletstabes bleibt das Gefäss nicht lange. Es drängt sich (Fig. 14, 15, 16, Taf. XVIII.) zwischen dem Skeletstab und dem Cöloepithel an die hintere Seite des Kiemenbogens und wandert dort unter das Atrialepithel, um in dieser Lage bis fast an das obere Ende des Kiemenbogens zu verlaufen. Falls nur die Bedingung erfüllt ist, dass die Kiemen in einigermaßen blutreichem Zustande conservirt sind, findet man auf jedem Querschnitte durch einen primären Kiemenbogen das Gefäss in der soeben gekennzeichneten Lage (Taf. XVII, Fig. 12 *vk*), unmittelbar unterhalb des Atrialepithels, zwischen diesem und dem Cöloepithel, bezw. bei älteren Individuen der dort ausgebildeten kräftigen Basalmembran (*bm*), und zwar ausnahmslos der hinteren Seite genähert. An der entsprechenden Stelle bleibt es auch liegen, wenn der Cöloin des Kiemenbogens sich in das dorsale Cöloin öffnet (Taf. XVIII, Fig. 17 *vk*). Zuletzt mündet es in ein Längsgefäss ein, das — bisher gänzlich unbeachtet — auf dem oberen Theil des sog. Ligamentum denticulatum über den ganzen Kiemenkorb verläuft und die sämtlichen Kiemengefässe aufnimmt. Es liegt zwischen dem niedrigen

Epithel, welches dort die Kiemenspalten verschliesst und dem Peritonealepithel des dorsalen Cöloms. In Fig. 23—27 erscheint es in Folge seines etwas gewundenen Verlaufes stückweise im Längsdurchschnitt (*vl*).

Wir verlassen damit zunächst dieses Hauptgefäss der primären Kiemenbogen und wenden uns zu den Zungenbalken. In diesen ist ein entsprechendes Gefäss nicht vorhanden, wohl aber ein anderes Hauptgefäss, und zwar ist es nichts anderes als der schon von SCHNEIDER als ein Blutgefäss in Anspruch genommene, von LANKESTER für einen Cölomcanal erklärte Hohlraum des Skeletstabes. Der Beweis dafür lässt sich mit voller Sicherheit 1) am oberen, dorsalen Ende dieses Gefässes und 2) an den Stellen, wo sich die Synaptikel an die Kiemenbogen ansetzen, erbringen. In Fig. 19, Taf. XVIII ist ein Schnitt durch den mittleren Theil eines Zungenbalkens wiedergegeben, der dieses Gefäss (*vz*) im Innern des Skeletstabes, von der Substanz desselben rings umschlossen, zeigt. In manchen Präparaten ist die fein körnelige Beschaffenheit, welche die geronnene Blutflüssigkeit des Amphioxus überall darbietet, sehr deutlich; allein man würde bei der Kleinheit des Objectes doch die Möglichkeit zugeben, dass der Inhalt etwas anderes als Blut wäre, wie denn ROHON (l. c. p. 4) erklärt hat, man möchte diese Substanz „fast als Blutgerinnsel deuten, was sie doch sicherlich nicht ist“. Es gilt auch hier eben wieder, den Beweis zu führen, indem man den Zusammenhang mit unzweifelhaften Blutgefässen darthut. Als solche habe ich im Obigen das unter dem Atrialepithel verlaufende Hauptgefäss der primären Kiemenbogen und das obere Längsgefäss des Ligamentum denticulatum nachgewiesen. Mit beiden nun steht der Canal im Skeletstabe der Zungenbalken in Verbindung und zwar mit ersterem im Bereiche der Synaptikel, mit letzterem an seinem obern Ende. Fassen wir zunächst die Synaptikel ins Auge, deren Verhältniss zu den Kiemenbogen noch nicht ganz zutreffend dargestellt worden ist. LANGERHANS (l. c. p. 312) sagt von ihnen: „Je zwei gerade Stäbchen sind durch mehrere Querstäbe mit einander verbunden, die scheinbar den dazwischen liegenden Stab überbrücken, in Wahrheit aber an demselben durch eine kleine Lücke in zwei Hälften getheilt werden.“ ROHON (l. c. p. 5) bezeichnet diesen Befund als richtig und fügt einige auf gelegentliche Unregelmässigkeiten in der Anordnung und Lagerung der Sprossen bezügliche Einzelheiten hinzu, die sachlich unwichtig und für unsern besondern Zweck ganz bedeutungslos sind. Die ausführlichsten und genauesten Angaben finden wir bei SCHNEIDER (l. c. p. 25). „Jeder kurze Stab reicht von

einem dicken [= primären] Stab zum andern. An der Stelle, wo der dünne Stab [des Zungenbalkens] geschnitten wird, ist der Querstab ganz mit ihm verschmolzen. Wo die Querstäbe den dicken aufsitzen, sind sie etwas verbreitert. An diesen Ansatzpunkten öffnet sich nun der äussere Canal des dicken Stabes und setzt sich in einen Canal fort, welcher längs des Querstabes verläuft und in den Längscanal des dünnen Stabes mündet. Dieser Quercanal scheint nach innen von einer sehr dünnen Membran gebildet zu werden, welche bei Schnitten, die man durch den Querstab führt, leicht zerreisst. Schnitte, welche die Längsrichtung der Querstäbe treffen (tab. 4, fig. 5), zeigen diesen Zusammenhang deutlich.“ Leider wird eine gewisse Dunkelheit in dieser Beschreibung durch die angezogene Abbildung nicht erheblich aufgehellt. Diese stellt einen Durchschnitt durch drei von allen Weichtheilen entblösste Kiemenstäbe dar. Der Vergleich mit den daneben stehenden Abbildungen von Schnitten durch vollständige Kiemenbogen macht es unzweifelhaft, dass SCHNEIDER mit dem „äussern Canal des dicken Stabes“ nicht etwa den Cöломcanal (also sein „Lymphgefäss“) gemeint hat, sondern einen der Hohlräume, welche er geglaubt hat in den „dicken“ Skeletstäben zu finden. Diese nun sind wohl ohne den geringsten Zweifel — im Einklang also mit ROHON's Darstellung — als vorgebildete Hohlräume nicht vorhanden, sondern theils — soweit sie wirklich hohl sind — zufällige, wohl durch die wasserentziehenden Conservirungsflüssigkeiten hervorgerufene Spalten, theils durch Lichtbrechungs- und Färbungsvermögen von den dichteren Theilen abweichende Züge der Skeletsubstanz. Thatsächlich aber bietet jener „äussere Canal“ genau das Verhalten dar, welches der Cöломcanal auf entsprechenden Schnitten regelmässig zeigt<sup>1)</sup>; im Stabe *a* ist seine

1) Bei wiederholter Betrachtung von SCHNEIDER's fig. 3 (Querschnitt durch einen primären Kiemenbogen) will es mir fast scheinen, als hätte ich dieselbe doch vielleicht nicht richtig gedeutet, nämlich als entspräche das vermeintliche Lymphgefäss oder (nach der Tafelerklärung) die Vene (*V*) nicht dem Cöломcanal, sondern dem Blutgefäss, das äussere Blutgefäss (*A*<sub>2</sub>) nicht einem Spalt im Skeletstab, sondern dem Cöломcanal und nur das innere Blutgefäss (*A*<sub>1</sub>) solchen Spalten und helleren Stellen im Skelet. Diese Auffassung setzt voraus, dass der abgebildete Schnitt gerade eine Stelle des Kiemenbogens getroffen hat, wo sich an denselben von beiden Seiten her Synaptikel ansetzen (ein durchaus nicht besonders seltener Fall). Dann möchte das Blutgefäss thatsächlich die gezeichnete Ausdehnung über die ganze äussere Fläche des Kiemenbogens darbieten. Wenn diese Auffassung der besprochenen Abbildung richtig wäre, würde allerdings ihrem Urheber nicht das ihm oben vin-

Wand auf der einen Seite zerrissen, in *c* unversehrt (vgl. SCHNEIDER's Abbildung mit meiner Fig. 13, Taf. XVII). Aber dieser angebliche Blutcanal steht überhaupt in SCHNEIDER's Figur in gar keiner Verbindung mit dem Canal des dünnen Stabes, sondern nur die Skelettheile hängen mit einander zusammen durch die Synaptikelaxe, den „Querstab“, „längs“ dessen ein Quercanal verlaufen soll, der in den Längscanal des „dünnen“ Stabes einmündet. Von diesem Quercanal ist in fig. 5 A nichts zu sehen. Dagegen erhalten wir in fig. 5 B a einen Querschnitt durch einen „dünnen“ Stab, zu dem es in der Tafelerklärung heisst: „enthält ein zweites Gefäss, Fortsetzung des Quergefässes, welches dann in das Hauptgefäss mündet“; aber weder die Verbindung mit dem Quer-, noch mit dem Hauptgefäss ist dargestellt. Unzweifelhaft richtig ist in SCHNEIDER's Darstellung nur, dass vom Querstabe (Synaptikel) her ein Gefäss in das Skeletstabes einmündet, wie wir sogleich sehen werden.

Die Anwesenheit des Cöломcanals in den primären Bogen und seine Abwesenheit in den Zungenbalken bedingt eine Verschiedenheit der beiderseitigen Art der Verbindung. Wie Fig. 13, Taf. XVII lehrt, setzt sich die Synaptikelaxe nicht ausschliesslich an den Skeletstab (*sp*) des primären Bogens, sondern auch an die unter dem Atrialepithel gelegene Basalmembran (*bm*; vgl. Fig. 12). Zwischen diese beiden Ansatzpunkte schiebt sich, manchmal ziemlich weit, der Cöломcanal (*cök*) gegen die Synaptikelaxe vor. Ganz anders gestaltet sich die Verbindung mit dem Skelet des Zungenbalkens. Gelegentlich vorkommende Abweichungen von dem regelmässigen Verhalten, wie sie von ROHON (l. c. p. 5, tab. 1, fig. 3) geschildert und abgebildet worden sind, können uns nicht abhalten, die Synaptikel als Verbindungen zwischen je zwei primären Bogen anzusehen, welche den zwischenliegenden Zungenbalken überbrücken und sich dabei mit dessen Skelet verbinden. Ihre Grenzlinien gehen, wie dies seit JOH. MÜLLER von allen Autoren, auch von ROHON, stets richtig abgebildet worden ist, ohne Unterbrechung über die Zungenbalken hinweg (Taf. XVII, Fig. 11). Von einer kleinen Unterbrechung derselben an dieser Stelle (LANGERHANS, ROHON, s. oben S. 278) kann nicht die Rede sein. Die überbrückende

---

dicirte Verdienst um den Nachweis des Cöломcanales zuzuerkennen sein; denn das vermeintliche Lymphgefäss (*V*) steht in diesem Falle nicht in Verbindung mit dem Cöлом, sondern ist ein Blutgefäss, und das vermeintliche Blutgefäss (*A*<sub>2</sub>) ist kein solches, sondern steht mit dem Cöлом in Verbindung!

Synaptikelaxe verschmilzt an ihrer inneren Seite mit dem Skeletstabe des Zungenbalkens.

An dieser Stelle nun öffnet sich der von diesem eingeschlossene blutführende Canal nach aussen (Fig. 13 *vz*) und verbindet sich mit einem Gefäss (*vs*), welches nicht in der Skeletaxe des Synaptikels, sondern ausserhalb derselben, zwischen dieser und dem Epithel, verläuft und übergeht in das unter dem atrialen Epithel gelegene Hauptgefäss des primären Kiemenbogens (*vk*). Nach manchen Querschnitten (Fig. 18, Taf. XVIII) scheint dies Gefäss die Axe von allen Seiten zu umgeben; andere zeigen es nur auf einer Seite derselben. Bei der Kleinheit des Gegenstandes ist eine Entscheidung über das eigentliche Verhalten schwierig. So erhält also die schon von JOH. MÜLLER (l. c. p. 106) ausgesprochene Vermuthung, dass „die Zweige für die Mittelleisten der Spitzbogenfenster [= Zungenbalken R. L.] mittelst der Querbalken des Kiemengerüsts zu jenen gelangen“, ihre Bestätigung, und zugleich erhalten wir in diesem Befunde den ersten Beweis für die Gefässnatur des im Skeletstabe des Zungenbalkens enthaltenen Canals.

Einen weiteren liefert das Verhalten desselben am oberen Ende. Ehe der Stab sich dort zur Bildung der oberen Arcaden theilt, verlässt ihn das Blutgefäss, indem es sich an der äusseren (atrialen) Seite aus ihm hervordrängt (Fig. 20, 21 *vz*) und dann eine kurze Strecke — nur durch wenige feine Schnitte hindurch — seiner äusseren Fläche dicht angelagert als ein dünnwandiges Gefäss den Lauf nach oben fortsetzt (Fig. 22 *vz*). Dieses mündet dann in das oben beschriebene Längsgefäss des Ligamentum denticulatum ein (Fig. 23 *vl*). An der Stelle, wo dies geschieht, begegnen wir einer Bildung, welche mich zu einigen beiläufigen Bemerkungen über die Natur dieses sog. Ligaments nöthigt. In der Hauptsache ist dieselbe durch ROLPH (l. c. p. 132 ff.) aufgeklärt worden. Ein paar Worte mögen indessen vielleicht für das volle Verständniss der immerhin complicirten Verhältnisse von einigem Nutzen sein. Man spricht beim Amphioxus immer nur von Kiemen- oder Pharyngealspalten, ignorirt so gewissermaassen die Dicke der von denselben durchbrochenen Wand. Man hat auch, wie mir scheint, die Consequenzen der Erkenntniss, zu welcher man über die Natur der verschiedenen Bestandtheile des Kiemenkorbes gelangt ist, nicht voll gezogen. Bei den typischen Wirbelthieren — nehmen wir als Beispiel die Schlachier — finden wir Kiementaschen, die durch je eine innere Kiemenspalte mit dem Darm und durch je eine äussere Kiemenspalte — wir wollen sie der Kürze halber den Kiemen-

porus nennen — mit der Aussenwelt in Verbindung stehen. Jede Kiementasche hat eine breite vordere und hintere, eine schmale obere und untere und — falls nämlich der Kiemenporus kleiner ist als die (innere) Kiemenspalte — eine äussere Wand. Auf den Amphioxus können wir diese Ausdrücke nicht ohne Weiteres ausdehnen. Denn wenn wir die inneren Oeffnungen seiner Pharyngealspalten „Kiemenspalten“, die äusseren „Kiemenporen“ im obigen Sinne nennen wollten, so würden wir den durch alle Untersuchungen festgestellten Unterschied zwischen dem Werth der primären Bogen und der Zungenbalken ignoriren. Wir müssten jedenfalls die zwei zu den Seiten eines Zungenbalkens gelegenen Bogen zu einer — durch jenen in zwei Pharyngealspalten geschiedenen — „Kiemenspalte“ zusammenfassen. Dann bilden auch die zugehörigen zwei obern Arcaden mit einander die dorsale und der von je zwei untern bogenförmigen Skeletschenkeln eingefasste Raum die ventrale Wand einer entsprechenden Kiementasche, während die dem Zungenbalken zugekehrten Flächen der primären Bogen die vordere und hintere Wand derselben darstellen. Wo aber bleibt der „Kiemenporus“, und ist auch eine „äussere Wand“ vorhanden? Wäre letzteres nicht der Fall, so würden wir einfach, wie an der Innenseite, je zwei einen Zungenbalken zwischen sich einschliessende äussere Pharyngealspalten zu einem Kiemenporus zusammenzufassen haben. Allein der obere Theil der Pharyngealspalten erscheint nach aussen geschlossen durch eine Membran, die nichts anderes ist als ein Theil des sogenannten Ligamentum denticulatum. Die Entstehung desselben ist ohne Zweifel zum Theil durch die Bildung der Peribranchialfalten des Körpers bedingt, und es wird vielleicht nicht möglich sein, die Grenze zwischen diesem peripherischen Theil des Ligaments und dem als Aussenwand der Kiementaschen anzuschenden scharf zu ziehen. Allein wir müssen annehmen, dass eine solche besteht, und werden in ihr den oberen (dorsalen) Rand des „Kiemenporus“ erblicken, während der vordere und hintere von den primären Kiemenbogen, der untere von dem ventralen, spitzbogenförmigen, äussern Contour der oben definirten unteren Wand gebildet wird.

Nach dieser Abschweifung komme ich auf den oben verlassenen Punkt zurück. An die soeben charakterisirte „Aussenwand“ legt sich der Zungenbalken an, und an der Stelle, wo dies geschieht (Fig. 23), stülpt sich diese Wand zu einem kleinen, platten Blindsack (*bl*) aus, der sich eine kurze Strecke an der Aussenfläche des Zungenbalkens, ungefähr bis zu der Stelle, wo dieser sich mit der Epibranchialrinne verbindet, hinauf erstreckt (Fig. 24, 25, 26 *bl*). Das Längsgefäss liegt

dann zwischen ihm und dem die Kiemenspalten verschliessenden dünnen Epithel.

Nunmehr können wir in der abgebrochenen Verfolgung der Gefässe fortfahren. Ausser den bisher geschilderten Hauptgefässen sind noch andere Gefässe vorhanden, die ich als *Nebengefässe* bezeichnen will, um sie mit einem Namen zusammenfassen zu können. Ein solches Nebengefäss verläuft sowohl in den primären Kiemenbogen wie auch in den Zungenbalken längs des inneren Randes derselben, unmittelbar unter dem pharyngealen Epithel. Unter den bisher veröffentlichten Abbildungen zeigt nur eine von STIEDA herrührende (l. c. tab. 1, fig. 6) dies Gefäss, und zwar als eine kleine dreieckige Lücke an der bezeichneten Stelle; im Text geschieht seiner nicht Erwähnung. Je nach dem Füllungszustande ist dasselbe bald sehr deutlich, bald vollkommen unkenntlich. Die Gefässnatur ist im ersteren Falle ganz evident, lässt sich aber mit Sicherheit nur durch die Feststellung des Zusammenhanges mit unzweifelhaften Blutgefässen erweisen.

An der ventralen Seite habe ich diese Verbindung verhältnissmässig selten nachweisen können. Sie vollzieht sich nicht direct mit der Endostylarterie oder den davon ausgehenden „Bulbillen“, sondern durch Vermittlung von Gefässen, die als solche bisher nicht erkannt worden waren. Auf den von LANKESTER abgebildeten Querschnitten des Endostyls (tab. 36 B, fig. 4—9) findet man zwischen dem Epithel der Hypobranchialrinne und den Endostylarplatten mehr oder weniger ausgedehnte Hohlräume. LANKESTER scheint sie für bedeutungslose, zufällige Spalten, vielleicht auch für Theile des Cöloms gehalten zu haben; er erwähnt sie nicht. Dies sind Blutgefässe (Taf. XVIII, Fig. 31, 32 *el*): sie sind nicht nur von geronnener Blutflüssigkeit mehr oder weniger erfüllt und von einem Endothel wie die übrigen Gefässe ausgekleidet — die Kerne desselben sind auf den Schnitten sehr deutlich —, sondern sie communiciren auch mit der Endostylarterie (*ea*), welche sich von Strecke zu Strecke direct in sie öffnet (Taf. XVIII, Fig. 32). Sie verlaufen in longitudinaler Richtung unter der ganzen Hypobranchialplatte her, wahrscheinlich in Gestalt eines Gefässgeflechtes. Wo sich nun ein primärer Kiemenbogen an das Endostyl ansetzt, da verbindet sich sein Nebengefäss mit diesen Längsgefässen, während das atriale Epithel des Kiemenbogens in das der Hypobranchialrinne übergeht. Daneben scheint auch noch eine Communication mit den „Bulbillen“ (*bu*) bzw. den Anfängen des Hauptgefässes zu bestehen (Fig. 32). Solche Querschnitte können, bei geeignetem Füllungszustande der Gefässe, auch zum Nachweis des oben auf Grund des Be-

fundes an Horizontalschnitten geschilderten Ueberganges der Bulbillen (*bu*) in die Hauptgefäße der Kiemenbogen dienen (Fig. 31).

Blutreicher als im untern Theil habe ich diese Nebengefäße gewöhnlich in den oberen gefunden, und hier liess sich dann auch der Zusammenhang mit den übrigen Gefäßen ohne sonderliche Mühe feststellen. Es kommt hier sowohl an den primären Bogen als auch an den Zungenbalken in dem Winkel, in dem die Skeletstäbe zur Bildung der oberen Arcaden aus einander weichen, zu einer Vereinigung des Nebengefäßes mit dem obern Längsgefäß, das soeben die Hauptgefäße aufgenommen hat. Auf Horizontalschnitten stellt sich dies folgendermaassen dar. Der Querschnitt des Nebengefäßes, der bis dahin dreieckig oder rundlich gewesen war, wird birnförmig (Fig. 24, 26 *vn*), indem von ihm nach aussen ein Fortsatz ausgeht, der sich zwischen die beiden seitlichen Epithelien der Kiemen hineinschiebt und die dieselben scheidende Basalmembran in zwei Blätter aus einander drängt. Dieser Fortsatz nimmt, je weiter die Schnitte nach oben fortschreiten, an Länge und Weite zu und vereinigt sich zuletzt mit dem Längsgefäß des Ligamentum denticulatum (Fig. 24, 25, 27).

Nicht mit voller Sicherheit vermag ich es zu entscheiden, ob nicht auch an andern Punkten der Kiemen, vielleicht sogar in ihrer ganzen Ausdehnung, zwischen dem Haupt- und dem Nebengefäß noch Gefäße vorhanden sind. Mit ziemlicher Constanz, wenn auch sehr verschieden deutlich und von sehr verschiedener Ausdehnung, findet man (s. z. B. Fig. 13, 14, 15, 19) am innern Rande aller Skeletstäbe eine Lücke zwischen den beiden Epithelien. In SCHNEIDER's Abbildungen (tab. 14, fig. 3 und 4 a) erscheint sie sehr gross, wie ich sie niemals angetroffen habe. Er beschreibt sie (p. 25) als spitze Räume, welche durch die Vereinigung der von den inneren Kanten des Skeletstabes ausgehenden Grundmembran des Kiemenepithels begrenzt werden und bezeichnet sie in der Tafelerklärung als Blutgefäße (im Text nur als „spitze Räume“). In den „dünnen“ Stäben [der Zungenbalken] sollen sie mit einem in die Substanz der letzteren hineinragenden Längsspalt in Verbindung stehen, in den „dicken“ [der primären Kiemenbogen] dagegen nicht<sup>1)</sup>. Auch RAY LANKESTER bildet sie ab (tab. 36 B, fig. 1—3, *Bl. vess.*) und beschreibt sie (l. e. p. 384) als die einzigen von ihm gefundenen Hohlräume, die wahrscheinlich Blutgefäße seien. Auf den Abbildungen von STIEDA und LANGERHANS fehlen sie gänzlich.

1) Die Abbildungen stehen damit z. Th. in Widerspruch, z. B. tab. 14, fig. 5, B b.

Ich habe sie, wie gesagt, oftmals oder bei sorgfältiger Betrachtung sogar fast immer gefunden, mich indessen niemals durch den Nachweis des Zusammenhanges davon überzeugen können, dass wir es hier wirklich mit Gefässen zu thun haben, womit ich jedoch keineswegs die Frage endgültig entschieden haben will.

An die beschriebene bogenförmige Vereinigung der Haupt- und Längsgefässe mit den Nebengefässen schliesst sich endlich ein kurzes Gefäss an, dass die Verbindung mit der Aorta oder — wie STIEDA (l. c. p. 61) will — mit dem Aortenbogen (*a*) der betreffenden Seite herstellt (Taf. XVIII, Fig. 27 *aa*). Wir müssen diese Gefässe wohl abführende Kiemenarterien nennen. Sie dürften den „Kiemenvenen“ entsprechen, welche MÜLLER (l. c. p. 106, tab. 5, fig. 6 *d*) und SCHNEIDER (l. c. p. 26, tab. 14, fig. 2 *Vb*) beschrieben und abgebildet haben.

Zum Verständniss ihrer Beziehungen zu den Aortenbogen ist aber noch ein Blick auf die Verbindung der Kiemen mit dem zwischen ihren dorsalen Enden liegenden schmalen Streifen der Darmwand zu werfen. Derselbe hat bekanntlich die Gestalt einer Längsrinne mit vorspringenden Rändern. LANGERHANS hat (l. c. p. 312) vorgeschlagen, sie „Hyperbranchialrinne“ zu nennen; ich werde sie, um Verwechslungen mit der Hypobranchialrinne zu vermeiden, lieber als „Epibranchialrinne“ bezeichnen.

Das Verhältniss der Kiemen zu dieser Epibranchialrinne ist in sofern ein erheblich anderes als das derselben zur Hypobranchialrinne bzw. dem Endostyl, als die primären Kiemenbogen und die Zungenbalken sich am oberen Ende in Bezug auf die Art und Weise ihrer Verbindung mit jener Rinne wesentlich gleichen. Die hier vorhandenen Unterschiede betreffen das Skelet und das Verhältniss desselben zu den Gefässen. Dieselben sind allerdings etwas grösser, als man es bisher geglaubt hatte. Ich habe oben (S. 263) bereits ein kleines henkel- oder bügelartiges Skeletstück erwähnt, das sich am oberen Ende der primären Stäbe von der Aussenfläche derselben abhebt, eine Strecke, durch eine kleine Lücke vom Hauptstabe getrennt, nach oben zieht und sich dann im Bogen dem Gipfel der dahinter gelegenen Arcade anschliesst. Diesen Bügel finden wir auf den Horizontalschnitten durch den oberen Theil der primären Kiemenbogen ausnahmslos wieder (Fig. 22, 24 *bü*), so dass wir an ihm die einander sonst sehr ähnlichen Schnitte der primären Bogen und der Zungenbalken bequem unterscheiden können. Er springt in das Lumen des Gefässbogens hinein vor, durch den sich das Nebengefäss mit dem

Haupt- und Längsgefäss vereinigt, so dass diese unter dem Bügel hindurch mit einander communiciren. Man gewinnt den Eindruck, als wäre es die Aufgabe dieses Bügels, das Lumen dieser Gefässe geöffnet zu erhalten. An den Stäben der Zungenbalken fehlt dieser Bügel durchaus.

Aufschluss über die Natur des Bügels geben am besten wiederum Serien von Horizontalschnitten durch den obern Theil des Skeletstaves. Aus einer solchen habe ich in Fig. 7—9 drei nahe auf einander folgende Schnitte ausgewählt. Diese lehren, dass die Form des Querschnittes, die in den unteren und mittleren Theilen wesentlich symmetrisch war, stark asymmetrisch wird, indem sich ein nach hinten gerichteter Fortsatz an der äussern Seite ausbildet. Besonders wichtig erscheint bei einem Vergleich mit einem annähernd symmetrischen Schnitt (Fig. 12) das Verhalten der Schichtungslinien. Dieselben sind nach drei Richtungen geordnet, nämlich 1) parallel der Innenfläche des vordern, 2) parallel derjenigen des hintern Epithels des Kiemenbogens und 3) parallel dem Epithel der innern Wand des Cölocanals. Diese drei Gruppen von Linien erscheinen auf dem Schnitt als ziemlich selbständige, durch eine hellere Zwischensubstanz vereinigte Bestandtheile des Stabes. Wir können danach mit einem gewissen Recht an diesen einen Vorder-, einen Hinter- und einen Aussenstrang unterscheiden. Der letztere ist es, der im obern Theil des Stabes durch seine Lage- und Gestaltsveränderung die Störung der Asymmetrie hervorrufft (Fig. 7). Die Hauptfrage ist nun: welcher dieser Theile setzt sich in den „Bügel“ fort? Die naheliegende Vermuthung, dies werde der Aussenstrang (*au*) sein, wird durch die Beobachtung nicht bestätigt. Auf dem folgenden Schnitt (Fig. 8) sehen wir ihn sich abplatteln und strecken, in Fig. 9 ist er bereits recht dünn geworden, und schliesslich schwindet er ganz. Es tritt nun aber auch ein asymmetrisches Verhalten der Vorder- und Hinterstränge hervor.

Der Hinterstrang bleibt wesentlich unverändert, der Vorderstrang aber verdickt sich. An dieser Stelle aber schneidet der Gefässbogen, der die Verbindung zwischen dem Neben- und dem Haupt- bzw. Längsgefäss vermittelt, derartig in die Skeletsubstanz ein, dass er den Hinterstrang vom Vorderstrang trennt und den Vorderstrang in zwei Theile spaltet. Von den letzteren geht der vordere in die (vordere) Arcade über, wie der Hinterstrang in die hintere Arcade; dagegen setzt sich der mittlere Theil, in einem Bogen nach oben und vorn verlaufend, in den „Bügel“ fort. Dieser stellt sich also als ein abge-

zweigter Theil des Vorderstranges dar. Der Skeletstab des Zungenbogens verhält sich an seinem obern Ende einfacher. Nach dem Austritt des Hauptgefässes bleibt sein Querschnitt symmetrisch: die beiden symmetrischen Hälften, Vorder- und Hinterstrang, im untern Theil durch das Gefäss von einander getrennt, sind jetzt dicht an einander gelagert. Schliesslich trennt sie der Gefässbogen von einander, und ein jeder setzt sich in eine Arcade und schliesslich in einen der Stränge des primären Stabes fort, der Hinterstrang in den Vorderstrang des folgenden, der Vorderstrang in den Hinterstrang des vorausgehenden.

Die Verbindung mit der Epibranchialrinne kommt bei beiden Arten von Bogen wesentlich auf die gleiche Weise zu Stande. Es ist darüber aus der bisherigen Literatur Näheres nicht bekannt, wie es denn auch keine vollkommen genaue Abbildung davon gibt. Zuerst entsteht die Frage: wie verhält sich das Kiemenskelet zu jener Rinne? LANGERHANS sagt (l. c. p. 312): „An der Hyperbranchialrinne gehen die Kiemenstäbe so allmählich in die Substanz der Rinne selbst über, dass die Bögen nur als Verdickungen des unteren Randes der Rinne erscheinen.“ Dies ist ein Irrthum. In Taf. XVII, Fig. 6 habe ich einen Querschnitt durch die Epibranchialrinne und die angrenzenden Theile wiedergegeben. Wie man sieht, kommt die Rinne durch Bildung zweier hohen Falten des Darmepithels zu Stande. An der medialen Seite ist das Epithel dieser Falten hoch, ebenso wie das der Seitenflächen der Kiemen gebildet, während das der lateralen Fläche unten niedrig ist, oben aber in ein etwas höheres Epithel übergeht, das die Verbindung mit den Kiemen vermittelt. Es hat eine ähnliche Beschaffenheit wie das hohe Epithel am untern Ende der Kiemen, zwischen den bogenförmigen Skeletschenkeln, wenn es auch bei weitem nicht die Höhe desselben erreicht. Auf Querschnitten (Taf. XVIII, Fig. 22, 24) kann es die gleiche netzförmige Structur, fast ohne Kerne, zeigen, die RAY LANKESTER verleitete, jene für reticuläres Bindegewebe zu halten. Nur wenn wir dies laterale Epithel mit zur Epibranchialrinne rechnen wollten, könnte von einer innigen Verbindung der Kiemen mit derselben die Rede sein. Unsere Figur zeigt uns die oberen, im Längsschnitt getroffenen Enden zweier Kiemenbogen, je eines rechts und links. Die Skeletstäbe endigen in beträchtlichem Abstände von der Rinne. Nur die Epithelien sind mit derselben verbunden, aber nicht direct wie diejenigen der primären Kiemenbogen mit dem Endostyl, welche unmittelbar in die Epithelien desselben übergehen, sondern durch einen ziem-

lich breiten Epithelstreifen, der sie vom untern Rande der Rinne trennt. In die die Rinne bildenden Epithelfalten hinein erstrecken sich die Aortenbogen oder, vielleicht richtiger, netzartig verbundene Längsgefäße, die längs des untern Randes der Aortenbogen hinziehen und mit dieser vielfach communiciren, während sie andererseits von den Seiten her die oben beschriebenen (auf dem abgebildeten Schnitt Fig. 6 nicht getroffenen) abführenden Kiemenarterien aufnehmen.

Zum Schluss seien die auf die Leibeshöhle und das Gefässsystem bezüglichen Ergebnisse kurz zusammengefasst:

Ein Cölomcanal ist nur in den primären Kiemenbogen vorhanden. Er verläuft an der Aussenseite desselben und steht einerseits mit dem Cölom des Endostyls, andererseits mit dem dorsalen, subchordalen Cölom in offenem Zusammenhange.

Von der Endostylarterie oder dem Herzen biegt sich zu jedem primären Kiemenbogen ein Hauptgefäss. Dasselbe zieht Anfangs in einer Rinne an der Aussenseite des Skeletstabes hin, gelangt aber bald zwischen das Cölomepithel und das atriale Epithel und verläuft in dieser Lage an der hintern Seite des Kiemenbogens bis nahe an das obere Ende desselben, wo es in ein an der Aussenfläche des Ligamentum denticulatum verlaufendes Längsgefäss mündet.

Das Hauptgefäss des Zungenbalkens ist fast in seiner ganzen Länge in den Skeletstab desselben eingeschlossen. An der ventralen Seite steht es nicht in directer Verbindung mit der Endostylarterie. Nahe dem oberen Ende des Skeletstabes tritt es nach aussen aus diesem hervor und mündet gleichfalls in das Längsgefäss des Ligamentum denticulatum.

Die Hauptgefäße der primären Kiemenbogen und der Zungenbalken stehen unter einander in Verbindung durch Gefäße der Synaptikel, welche zwischen der Skeletaxe und dem Epithel dieser verlaufen.

Ferner enthalten sowohl die primären Kiemenbogen als auch die Zungenbalken je ein Nebengefäss, das längs ihres inneren (pharyngealen) Randes unmittelbar unter dem Epithel gelagert ist. Dasjenige der primären Bogen communicirt mit Längsgefässen, welche unter dem Hypobranchialepithel verlaufen und ihr Blut aus der Endostylarterie erhalten. Dasjenige der Zungenbalken steht am ventralen Ende dieser mit dem Hauptgefäss in Verbindung.

In den Winkeln zwischen den oberen Arcaden der Skeletstäbe gehen Haupt- und Nebengefäße (bezw. die erstere verbindenden Längs-

gefässe) bogenförmig in einander über, und aus diesen transversalen Gefässbogen entspringen kurze „abführende Arterien“, welche das Blut in die zu den Seiten der Epibranchialrinne gelegenen Aorten (Aortenbogen) führen.

In nebenstehender Figur habe ich versucht, einen Querschnitt des Kiemenkorbes zu entwerfen, wie er etwa aussehen müsste, wenn die Pharyngealspalten senkrecht ständen und die sie trennenden Bogen

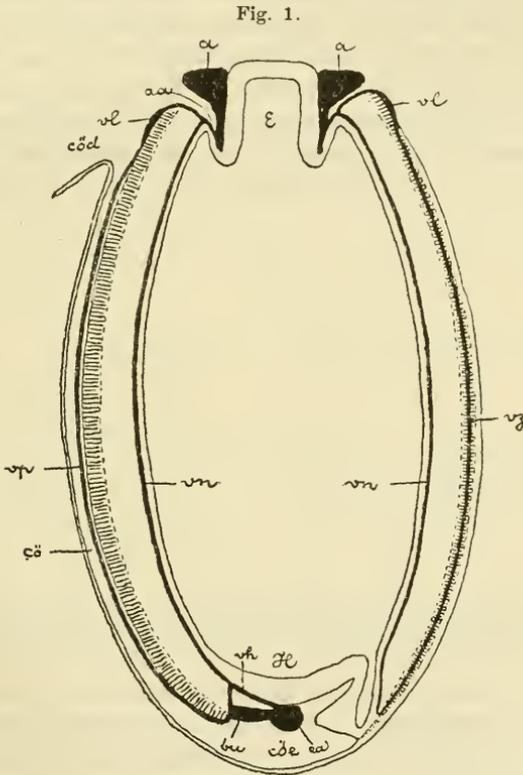


Fig. 1. *a* Aorta; *aa* abführende Arterie; *bu* Bulbille; *cö* Cölocanal des primären Kiemenbogens; *cö d* dorsales (subchordales) Cölom; *cö e* Cölom des Endostyls; *ea* Endostylarterie oder Herz; *E* Epibranchialrinne; *H* Hypobranchialrinne; *vl* oberes Längsgefäss im Querschnitt; *vn* Nebengefäss; *vp* Hauptgefäss des primären Kiemenbogens; *vz* Hauptgefäss des Zungenbalkens.

in ihrer ganzen Länge in die Schnittebene fielen, bezw. von dem Schnitte der Länge nach gespalten würden. Die Gefässe sind durch breite Linien dargestellt, die Skeletstäbe schraffirt. Links ist ein primärer Kiemenbogen getroffen, rechts ein Zungenbalken.

Zur Ergänzung der im Obigen enthaltenen Beschreibung des Kiemenskelets füge ich noch eine Abbildung der am Hinterende des Kiemenkorbes gelegenen jüngsten, in Entwicklung begriffenen Skelettheile hinzu. Auf derselben tritt die Zusammensetzung des Kiemenskelets aus dreizinkigen Gabeln sehr deutlich hervor. Von diesen entsteht die vorderste — welche mit der hinteren der vorangehenden Gabel zum Skeletstabe eines primären Kiemenbogens verschmilzt — zuerst. Die mittlere ist beiderseits noch sehr kurz. Von der hintern ist rechts nur ein Stückchen der obern Arcade angelegt. Aus der Abbildung ergibt sich ferner eine Bestätigung des zunächst aus andern Beobachtungen abgeleiteten Satzes, dass die Synaptikel am untern (in der Zeichnung seitlichen) Ende der Gabeln entstehen. Die linke Kiemenreihe ist nämlich hier der rechten ein wenig in der Entwicklung voraus. Auf dieser besitzt die erste vollständige Gabel

Fig. 2.

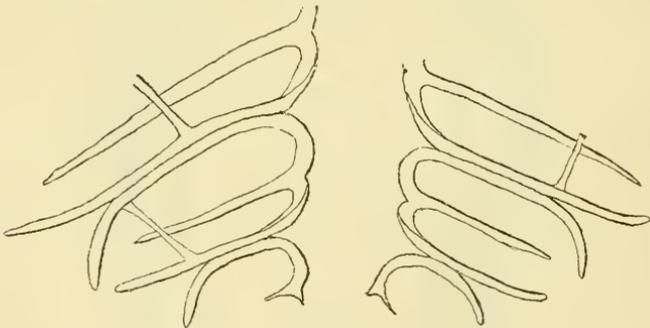


Fig. 2. Hinterende des Kiemenkorbes eines erwachsenen Amphioxus. In Kalilauge macerirtes Skelet, die ventralen Enden nach den Seiten aus einander gelegt. ca.  $\frac{60}{1}$ .

noch kein Synaptikel, während dieses an derjenigen der linken Seite vorhanden ist. Wir finden es nahe am unteren Ende der Gabel, und zwar in ziemlich genau demselben Abstände vom obern Ende derselben, den auch die Synaptikel der davorstehenden Gabel innehalten. Bildeten die Synaptikel sich am obern Ende und entfernten sich von demselben nach und nach, etwa durch Streckung des obern Abschnittes der Gabel — was ohne Annahme eines Wachsthumms durch Intussusception kaum denkbar sein würde, während die deutliche Schichtung (s. S. 268) für ein solches durch Apposition spricht —, so müssten wir erwarten, das Synaptikel der ersten Gabel links ganz nahe am obern Ende zu finden.

### Anhang.

Bei Gelegenheit der oben niedergelegten Beobachtungen über den Kiemenkorb des Amphioxus habe ich den Blick dann und wann auch auf andere Organe geworfen und mich davon überzeugt, dass unsere Kenntniss vom Baue dieses merkwürdigen Thieres noch durchaus keine erschöpfende ist. Es ist nicht meine Absicht, die so beiläufig gemachten Beobachtungen hier mitzuthemen, theils weil mir gegenwärtig die Zeit dazu fehlt, theils weil sie gar zu sehr das Gepräge ihres angedeuteten Ursprungs tragen müssten. Allein ich möchte es doch nicht unausgesprochen lassen, dass die neueste Abhandlung, diejenige von RAY LANKESTER, wie sie hinsichtlich der Kiemen so vielfach unzuverlässige Resultate zu Tage gefördert hat, auch in Bezug auf manche andere Punkte unrichtige Angaben enthält und in nicht wenigen statt eines Fortschritts einen Rückschritt gegenüber älteren Darstellungen bedeutet.

Nur einen einzigen Beleg dafür theile ich mit, weil er mir die Gelegenheit bietet, eine von RAY LANKESTER bestrittene Angabe nicht nur zu bestätigen, sondern ihr noch etwas erweiterte Geltung zu verschaffen. RAY LANKESTER erklärt (p. 400): „There are no nuclei in the position described by MOREAU towards the axis of the notochord; the nuclei are confined to two perfectly distinct regions.“ Die betreffende Angabe MOREAU's lautet folgendermaassen: „Chez l'Amphioxus adulte on ne distingue rien de plus dans les disques“ [der Chorda dorsalis]; „mais chez les jeunes j'ai découvert qu'il existe ça et là entre les disques des noyaux généralement entourés d'un peu de matière protoplasmique. — — Ces noyaux (fig. 2 N) sont ovalaires et assez volumineux. Ils mesurent en moyenne 0,010 à 0,012 mm. On en compte 2, 3, 4 sur chaque coupe. Ces noyaux renferment un, deux ou plusieurs nucléoles; ils sont entourés d'un peu de matière protoplasmique, ou bien d'autres fois ils en paraissent complètement dépourvus. Ces noyaux sont irrégulièrement réparties dans toute la largeur de la corde. Néanmoins, ils sont plus nombreux vers le centre de l'organe. Ils se colorent faiblement par le carmin et même par l'hématoxyline, ce qui semble indiquer qu'ils appartiennent à des cellules en voie d'atrophie. Ceci est du reste confirmé par ce

fait que chez les individus adultes, il n'en existe plus de traces<sup>1)</sup>." Einer so eingehenden Schilderung einfach mit der Behauptung entgegenzutreten, die beschriebenen Kerne existierten nicht, dünkt mir einigermaßen gewagt. Dies Wagniss erscheint indessen noch grösser, wenn man erwägt, dass auch STIEDA bereits bei einem jungen Amphioxus solche „sternförmige“ Zellen mit „wenig Protoplasma, ein Paar kurzen Fortsätzen, einem verhältnissmässig grossen Kern und 1—2 Kernkörperchen“ (Maasse: Kern 0,010 mm, Nucleolen 0,0014 mm), „unregelmässig über den Querschnitt zerstreut, vorherrschend jedoch im Mittelstück zu finden“ (l. c. p. 11—12) beschrieben hat. MOREAU citirt diese Angabe (p. 323).

Spätere Beobachter scheinen dieser Zellen keine Erwähnung gethan zu haben; doch finde ich sie unverkennbar abgebildet bei SCHNEIDER (l. c. tab. 14, fig. 1) und bei HATSCHEK (l. c. in: Anat. Anz. Jahrg. 3, p. 663, fig. 1 und p. 665, fig. 3).

Ich bin nun in der Lage, die Existenz dieser Zellen, RAY LANKESTER's Widerspruch zum Trotz, nicht nur für junge, sondern auch für vollkommen ausgewachsene Individuen bestätigen zu können. Ich habe keinen Amphioxus geschnitten, an dem sie nicht mit Leichtigkeit zu sehen gewesen wären, vollständig dem Bilde entsprechend, das MOREAU von ihnen in Wort und Zeichnung entworfen hat. Auch auf Längsschnitten sind sie ohne Schwierigkeit nachzuweisen. Ob sie jemals wirklich atrophiren, muss ich nach meinen Beobachtungen einstweilen bezweifeln.

Zum Schluss will ich noch eines Gebildes Erwähnung thun, weil es zufällig in den Bereich einer meiner Abbildungen gefallen ist. RAY LANKESTER beschreibt es (p. 400): „A curiously modified tract of connective tissue is to be observed forming that part of the notochordal sheath which is attached to the dorsal wall of the pharynx (tab. 36 A, fig. 1 *x*). It has an irregular granular appearance, quite distinct from that of the connective substance in any other region, excepting a similar tract on the upper median surface of the notochordal sheath (*y*) in same figure.“ Die Existenz dieses Gebildes brauche ich nicht zu bestätigen, weil es bereits vor LANKESTER bekannt gewesen ist, denn SCHNEIDER hat es in den Worten: „Auf der unteren Fläche der Chorda, zwischen den Aorten, verdickt sich diese Gallertschicht und bildet einen breiten Streifen, welcher an die bei den Haifischen hier

---

1) C. MOREAU, Recherches sur la structure de la corde dorsale de l'Amphioxus, in: Bull. Acad. Roy. d. Sc. Belg. (2), T. 39, 1875, p. 321.

vorkommende Sehne“ [jetzt als „subchordaler Strang“ bekannt, SP.] „erinnert“ (l. c. p. 6), unverkennbar beschrieben. In Bezug auf die Abbildung LANKESTER's habe ich zu bemerken, dass ein Contour um diesen Strang nicht vorhanden ist und dass die „granuläre“ Structur, die er auf dem Querschnitte darbietet, durchaus nicht treffend wiedergegeben ist (s. Taf. XVII, Fig. 6 *sch*). Es würde aber ein grosser Irrthum sein, wollte man annehmen — aus LANKESTER's Beschreibung folgt es offenbar —, dass diese Substanz aus Körnchen zusammengesetzt sei. Thatsächlich handelt es sich um einen Zug derberer, parallel der Chorda verlaufender Fasern, deren Durchschnitte auf dem Querschnitt natürlich als Körnchen, nämlich als kleine Punkte, erscheinen. Man überzeugt sich davon leicht an Horizontalschnitten.

Giessen, den 14. März 1890.

---

### Erklärung der Abbildungen.

Alle Figuren beziehen sich auf *Amphioxus lanceolatus*.  
Für dieselben gelten folgende gemeinsame Bezeichnungen:

- a* Aorta (Aortenbogen).
- aa* abführende Kiemenarterie.
- ar* obere Arcaden des Kiemenskelets.
- bl* Blindsack der äusseren Kiemenwand am oberen Theil des Zungenbalkens.
- bu* „Bulbille“.
- bü* „Bügel“.
- cö* dorsales (subchordales) Cölom.
- cöe* Cölom des Endostyls.
- cök* Cölomcanal des primären Kiemenbogens.
- E* Epibranchialrinne.
- ea* Endostylarterie oder Herz.
- el* Längsgefäss der Hypobranchialrinne.
- sp* Skeletstab des primären Kiemenbogens.
- sp<sub>1</sub>* bogenförmige Schenkel desselben.
- sy* Skeletaxe der Synaptikel.
- sz* Skeletstab des Zungenbalkens.
- vk* Hauptgefäss des primären Kiemenbogens.
- vl* oberes longitudinales Verbindungsgefäss.
- vn* Nebengefäss.
- vs* Gefäss der Synaptikel.
- vz* Hauptgefäss des Zungenbalkens.

### Taf. XVII.

Fig. 1—5. Theile von Horizontalschnitten durch das Endostyl und die unteren (ventralen) Enden der Kiemen. Schnitt 1 ist am weitesten ventral-, 5 am weitesten dorsalwärts geführt (vgl. S. 273). Fig. 1 und 2  $\frac{300}{1}$ , Fig. 3—5  $\frac{500}{1}$ .

- Fig. 6. Querschnitt durch die Epibranchialrinne und die benachbarten Theile der Kiemen.  $300/1$ .
- Fig. 7—9. Drei nahe auf einander folgende Querschnitte durch das obere Ende des Skeletstabes eines primären Kiemenbogens, Horizontalschnitten des Kiemenkorbes entnommen. *au* Aussen-, *h* Hinter-, *v* Vorderstrang.
- Fig. 10. Arcaden der Skeletstäbe mit den „Bügeln“.  $115/1$ .
- Fig. 11. Die unteren Abschnitte dreier Paare von Skeletgabeln mit den zugehörigen Endostylplatten, von der oberen Seite gesehen.  $115/1$ .
- Fig. 12. Aeusserer Theil eines Querschnittes durch einen primären Kiemenbogen.  $500/1$ . *bm* Basalmembran.
- Fig. 13. Aeusserer Theil eines Querschnittes durch einen Kiemenbogen und einen Zungenbalken nebst dem beide verbindenden Synaptikel.  $500/1$ .

## Taf. XVIII.

- Fig. 14—15. Aeusserer Theil zweier auf einander folgender Querschnitte desselben primären Kiemenbogens, nahe dem unteren Ende.  $300/1$ .
- Fig. 16. Desgl. eines andern Kiemenbogens; das atriale Epithel ist nur in den Umrissen gezeichnet.  $500/1$ .
- Fig. 17. Querschnitt eines primären Kiemenbogens dicht oberhalb der Einmündung seines Cölomcanals in das dorsale Cölom.  $300/1$ .
- Fig. 18. Querschnitt eines Synaptikels.  $500/1$ .
- Fig. 19. Querschnitt eines Zungenbalkens.  $500/1$ .
- Fig. 20. Desgl. nahe dem oberen Ende; das pharyngeale Epithel ist nicht mit gezeichnet.  $500/1$ .
- Fig. 21. Querschnitt durch den Skeletstab eines Zungenbalkens nahe dem oberen Ende.  $500/1$ .
- Fig. 22. Querschnitt durch einen Zungenbalken, noch etwas weiter oben.  $500/1$ .
- Fig. 23, 24. Zwei auf einander folgende Querschnitte desselben Zungenbalkens unmittelbar oberhalb Fig. 19.  $500/1$ .
- Fig. 25. Der auf Fig. 21 folgende Querschnitt des Zungenbalkens nebst dem des dahinter folgenden primären Kiemenbogens, beide in Verbindung mit dem äussern Epithel der die Epibranchialrinne einfassenden Falten.  $500/1$ .
- Fig. 26. Der auf Fig. 22 folgende Querschnitt des Zungenbalkens mit einem Stück des vorhergehenden Kiemenbogens.  $500/1$ .
- Fig. 27. Querschnitt eines primären Kiemenbogens und des dahinter folgenden Zungenbalkens; der Kiemenbogen ist der gleiche wie in Fig. 22.  $500/1$ .

- Fig. 28. Linke Hälfte eines Querschnittes durch das Endostyl im vorderen Theil des Kiemenkorbes; das Hypobranchialepithel bildet keine Rinne, sondern eine erhabene Platte.  $500/1$ .
- Fig. 29 u. 30. Querschnitte durch das untere verdünnte Ende eines Zungenbalkens, 26, oberhalb 27.  $500/1$ .
- Fig. 31 u. 32. Linke Hälfte der Querschnitte durch das Endostyl des vorderen Theiles des Kiemenkorbes, im Bereiche der Vereinigung mit einem primären Kiemenbogen.  $300/1$ .
- Fig. 33—35. Drei auf einander folgende Schnitte durch den Ansatz eines Zungenbalkens an das Endostyl (aus Querschnitten des letzteren).  $500/1$ .
- Fig. 36—38. Drei auf einander folgende Querschnitte durch den Rand (linken) des Endostyls an einer Stelle, wo sich von diesem ein Synaptikel ablöst. In Fig. 37 und 38 ist nur der untere Theil wiedergegeben.
-

# Zur postembryonalen Entwicklung des Auges der Amphibien.

Von

Dr. Emil Schoebel in Neapel.

---

Hierzu Tafel XIX u. XX.

(Aus dem Zoologischen Institut in Leipzig.)

Vorliegende Arbeit umfasst die Ergebnisse, die ich bei meinen Untersuchungen über die postembryonale Entwicklung des Sehorgans von Amphibienlarven während mehrerer Semester in dem Laboratorium des zoologischen Institutes der Universität Leipzig gewonnen habe. Der Güte des Directors dieser Anstalt, Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. LEUCKART, habe ich es zu danken, dass ich meine Studien auf dieses interessante Gebiet lenkte.

Dass es sich hierbei um äusserst interessante Verhältnisse handelt, liegt auf der Hand. Die Amphibien nehmen ja durch die Vorgänge der Entwicklung in der Gruppe der Vertebraten eine gewisse isolirte Stellung ein. Sie werden bekanntlich als Larven geboren, und erst nach einer tiefgreifenden Metamorphose zeigen sie ihre definitive Gestalt. Mit anderen Worten, bei ihnen spielt sich ein Theil der Entwicklung ausserhalb der Eihülle, während des freien Lebens, ab. Wenn nun auch zugegeben werden muss, dass eine solche postembryonale Entwicklung durchaus keinen principiellen Unterschied von einer directen Entwicklung darbietet<sup>1)</sup>, so ist doch andererseits die grosse

---

1) Vergl. hierzu LEUCKART, Ueber Metamorphose, in: Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 3.

Bedeutung nicht zu verkennen, welche eine derartige Abkürzung des Eilebens in mancher Beziehung, z. B. für den Grad der Fertilität, für den Bau gewisser Organe etc., aufzuweisen hat. Die vom mütterlichen Körper für die Arterhaltung, für die Production einer Nachkommenschaft erübrigte Substanz wird auf eine grosse Menge von Eiern vertheilt. Jedes erhält auf diese Weise eine so stiefmütterliche Ausstattung an Bau- und Nährmaterial, dass die geringe Quantität unmöglich hinreichen kann, um die vollständige Entwicklung des Individuums unter dem Schutze der Eihülle, auf Kosten der von dem Mutterthiere überkommenen Reservestoffe ablaufen zu lassen. Das Thier muss zu einem Zeitpunkt geboren werden, wo es noch bei weitem nicht die ganze Phasenreihe der ontogenetischen Entwicklung durchlaufen hat, wo es noch weit davon entfernt ist, dem elterlichen Organismus zu gleichen. Mit der Geburt aber tritt die Nothwendigkeit der Selbsterhaltung an das Individuum heran: es muss von jetzt an den Existenzbedingungen selbständig genügen können. Es ist klar, dass die Organisation dem entsprechend gestaltet sein muss, den Verhältnissen, unter denen die weitere Lebensthätigkeit verrichtet werden soll, angepasst. Die junge Larve bringt denn auch eine Reihe provisorischer Organe zur weiteren Ausbildung, welche ihr gestatten, den noch unvollkommenen Organismus zu ernähren, dass sie im Stande ist, auf Kosten der selbst erworbenen Nahrung den Entwicklungsprocess zu vollenden. Ausser diesen provisorischen Organen, welche einer vollständigen Resorption unterworfen sind, welche das ausgebildete Thier also entbehrt — ich erinnere an die Kiemen, den Ruderschwanz, den Hornschnabel der Batrachier —, finden wir Organe, welche während der postembryonalen Entwicklung nur eine theilweise Resorption, eine Umformung erfahren, im Wesentlichen aber bestehen bleiben, so z. B. den Darmcanal der Frösche und Kröten. Endlich können wir, von diesem Gesichtspunkte betrachtet, noch eine dritte Organgruppe unterscheiden. Diese entwickeln sich während des embryonalen und postembryonalen Lebens bis zu ihrer Vollendung continüirlich weiter. Die embryonale Anlage erfährt weder eine Rückbildung noch eine Umformung, die Entwicklung schreitet fort, wenn auch vielleicht durch die neuen, wesentlich veränderten Verhältnisse nicht unerheblich beeinflusst. Hierher gehört das Auge. Gewiss bieten solche Erscheinungen, wo die Function eines Organes schon bis zu einem gewissen Grade zur Erhaltung des Individuums in Anspruch genommen wird, ehe noch das Organ vollständig entwickelt ist, ein ganz besonderes Interesse, zumal wenn es sich um ein Organ handelt, welches in seiner definitiven Ge-

stalt, nach Abschluss der Entwicklung, einen so complicirten Bau aufzuweisen hat, wie das Auge.

Diese complicirte Construction erhellet zum Theil, wie weit die Grenzen dieses Untersuchungsgebietes in ihrem grössten Umfange sind. Zieht man dann noch in Erwägung, dass eine vollständige, auf möglichst alle Verhältnisse eingehende Abhandlung sehr umfangreiche vergleichend-anatomische und vergleichend-embryologische Untersuchungen erheischen würde, so leuchtet ein, dass für die vorliegende Arbeit engere Grenzen gezogen werden mussten. So wurden einmal die Hilfsorgane des Auges vollständig ausser Acht gelassen und auch nur einige Vertreter der Amphibien berücksichtigt.

Die hauptsächliche Untersuchung habe ich an Larven von *Hyla arborea* und *Siredon pisciformis* gemacht. An ersteren wurde die gesammte Entwicklung des Sehorgans, sowohl die embryonale wie die postembryonale, an einer grösseren Reihe auf einander folgender Altersstufen bis zu den nothwendigen Einzelheiten verfolgt. Hieran habe ich dann vergleichende Untersuchungen, und zwar hauptsächlich der postembryonalen Entwicklungsperiode, der übrigen Vertreter, als *Triton taeniatus*, *Rana temporaria*, *Bombinator igneus*, *Bufo vulgaris*, abgeschlossen.

Ausser diesen einleitenden Bemerkungen halte ich es noch für nothwendig, einige Worte über die Untersuchungsmethode, die ich angewandt habe, vorauszuschicken, da ich im Laufe meiner Studien so recht zu der Ueberzeugung gekommen bin, dass die Behandlung der Objecte nicht unwesentlich auf die Resultate, die man erhält, einwirkt. Man muss nämlich stets im Auge behalten, dass alle Präparate des nicht mehr lebenden Organismus Kunstproducte sind, die nur mehr oder weniger die natürlichen Verhältnisse wiedergeben. Trotzdem vermisst man leider in vielen Abhandlungen solche technischen Angaben vollständig, oder sie sind, wenn vorhanden, so ungenau, dass sie absolut werthlos sind.

Der grösste Theil meines Untersuchungsmaterials wurde in der Weise conservirt, dass ich die Thiere in eine auf ca. 40° C erwärmte concentrirte wässrige Sublimatlösung brachte und darin so lange liegen liess, bis die Lösung erkaltet war. Auch bei längerer Einwirkung (ein bis zwei Tage) hat sich mir kein Nachtheil gezeigt. Die Abtödtung geht hierbei sehr rasch vor sich, ebenso die Fixirung der Gewebe, so dass man in der Regel von so behandelten Thieren ausgezeichnete Präparate erhält. Aus dem Sublimat brachte ich die Objecte in Wasser, worin sie je nach der Grösse längere Zeit blieben,

um das Fixierungsmittel zu entfernen. Die letzten Spuren desselben wurden durch schwachen Alcohol, dem einige Tropfen Jodtinctur zugesetzt waren, beseitigt. Hierauf folgte Nachhärtung in Alcohol, und zwar kam der Reihe nach zur Verwendung 35%iger, 70%iger, 96%iger, absoluter. In letzterem wurden die Thiere bis zur weiteren Verarbeitung aufbewahrt.

Bei der Untersuchung konnte natürlich, wegen der Kleinheit des in Frage kommenden Organs, im Wesentlichen nur die Schnittmethode in Betracht kommen. Zu diesem Zwecke wurden die Larven aus abs. Alc. bis zur vollständigen Durchdrängung in Benzol gebracht und dann bei einer nicht zu hohen Temperatur (48—52° C) in Paraffin eingeschmolzen. Es wurden Schnittserien durch den Kopf in drei verschiedenen Richtungen ausgeführt: 1. senkrecht zur Horizontal-Ebene und Symmetrie-Ebene des Thieres, 2. parallel der Horizontal-Ebene, 3. parallel der Symmetrie-Ebene. Die ersteren bezeichne ich als frontale, die zweiten als horizontale und die letzteren als sagittale Schnitte. Was die Dicke derselben anbelangt, so betrug dieselbe je nach Erforderniss  $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{200}$  mm. Die Schnitte wurden mit Glycerin-Eiweiss aufgeklebt und hinterher tingirt. Hierbei kamen hauptsächlich zur Verwendung BÖHMER's Hämatoxylin, Pikrokarmine nach WEIGERT und Boraxkarmine. Besonders die beiden ersten Tinctionsmittel lieferten vortreffliche Färbung und ausgezeichnete Differenzirung. Die gefärbten Präparate wurden nach Behandlung mit abs. Alc. mit Benzol aufgehellt und dann in Canadabalsam eingeschlossen.

Es sei noch erwähnt, dass ausser der oben beschriebenen Conservirungsmethode auch die Behandlung mit Chromsäure versucht wurde und zwar bei einer Entwicklungsreihe von *Rana temporaria*. Es wurde zunächst eine  $\frac{1}{2}$ %ige Lösung und dann eine 1%ige verwendet. Auch hier habe ich die gehörig ausgewaschenen Thiere in der oben angegebenen Weise einer Nachhärtung in Alcohol unterworfen. Das auf diese Art conservirte Material steht dem mit Sublimat fixirten bei weitem nach. Schon aus dem Grunde ist es weniger brauchbar, weil die gewöhnlichen, sonst so vortrefflichen Tinctionsmittel wie Hämatoxylin und Pikrokarmine beinahe vollständig im Stich lassen. Auch die von FREY für Chromsäurepräparate angegebene neutrale Karminlösung gab mir so gut wie kein Resultat. Am besten färbten noch Bismarckbraun und Cochenille. Dann aber verändert auch die Chromsäure verschiedene Gewebsformen in einer Art, dass oft die Deutung des mikroskopischen Befundes ganz erheblich erschwert, wenn nicht völlig unmöglich wird. Deshalb habe ich auch im Wesentlichen meine Unter-

suchungen an Sublimatpräparaten angestellt und nur ab und zu zur Vergleichung die auf die zweite Weise conservirten Larven zu Rathe gezogen.

Was die meiner Arbeit beigefügten Abbildungen anbelangt, so sind dieselben zum grössten Theil in ihren Contouren so genau wie möglich mit der OBERHÄUSER'schen Camera lucida angelegt und dann aus freier Hand in ihren Details ausgeführt worden. Verzerrungen sind bei dem OBERHÄUSER'schen Zeichenapparat, bei paralleler Lage des Objecttisches und der Zeichenfläche, fast vollständig ausgeschlossen. Etwaige Schrumpfungen und Contractionen, die ja immer bei der Conservirung eintreten, sind in den Zeichnungen nicht entfernt worden, sondern genau so wiedergegeben, wie sie die Präparate zeigen. Ueberhaupt ist alles Schematisiren thunlichst vermieden, so dass die Abbildungen möglichst genau den mikroskopischen Befund zur Anschauung bringen. Es sind immer möglichst charakteristische Präparate gezeichnet. Die Vergrößerungsziffer ist bei jeder einzelnen Zeichnung vermerkt.

Schliesslich fühle ich mich noch veranlasst, an dieser Stelle meinem hochverehrten Lehrer Herrn Geheimrath Prof. Dr. R. LEUCKART den wärmsten Dank auszusprechen, Dank für das lebhafteste Interesse, mit dem er meinen Untersuchungen stets gefolgt ist, Dank für die gütige Unterstützung, die er mir zu jeder Zeit und in jeder Beziehung bereitwilligst hat zu Theil werden lassen.

### Literatur.

- (1) ARNOLD, J., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges. Heidelberg 1874.
- (2) BABUCHIN, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Auges, in: Würzburger Naturwissenschaftl. Zeitschr., Bd. 4.
- (3) BAER, K. E. v., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere. Königsberg 1828.
- (4) BALFOUR, F. M., Handbuch der vergleichenden Embryologie.
- (5) CARRIÈRE, J., Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des *Siredon pisciformis*, in: Archiv f. mikr. Anatomie, Bd. 24.
- (6) DOGIEL, A., Zur Frage über den Bau der Retina bei *Triton cristatus*, in: Arch. f. mikr. Anat., Bd. 24.
- (7) ECKER, A., Die Anatomie des Frosches. Braunschweig 1864.

- (8) ECKER, A., *Icones physiologicae*.
- (9) GÖTTE, A., Die Entwicklungsgeschichte der Unke (*Bombinator igneus*) als Grundlage einer vergleichenden Morphologie der Wirbelthiere. Leipzig 1875.
- (10) HIS, W., Untersuchungen über die erste Anlage des Wirbelthierleibes. Leipzig 1868.
- (11) — Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig 1875.
- (12) HOFFMANN, C. K., Ueber den Bau der Retina bei Amphibien und Reptilien, in: *Niederländisches Archiv f. Zoologie*, Bd. 3.
- (13) KESSLER, L., Zur Entwicklung des Auges der Wirbelthiere. Leipzig 1877.
- (14) KOELLIKER, A., Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere. Leipzig 1861.
- (15) LANDOLT, E., Beiträge zur Anatomie der Retina von Frosch, Salamander und Triton, in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 2.
- (16) LEUCKART, R., Organologie des Auges, in: GRAEFE-SÄEMISCH, *Handbuch der gesammten Augenheilkunde*, Bd. 2, Th. 2. Leipzig 1876.
- (17) LIEBERKÜHN, N., Ueber das Auge des Wirbelthierembryo, Kassel 1872.
- (18) LÖWE, L., Beiträge zur Anatomie des Auges, in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 15.
- (19) — Die Histogenese der Retina nebst vergleichenden Bemerkungen über die Histogenese des Centralnervensystems, ebenda Bd. 15.
- (20) MÜLLER, H., Gesammelte und hinterlassene Schriften zur Anatomie und Physiologie des Auges, Bd. 1. (Herausgegeben von OTTO BECKER.) Leipzig 1872.
- (21) MÜLLER, W., Ueber die Stammesentwicklung des Sehorganes der Wirbelthiere. (Festgabe an CARL LUDWIG.) Leipzig 1875.
- (22) RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Wirbelthiere, 1861.
- (23) REMAK, R., Untersuchungen über die Entwicklung der Wirbelthiere, Berlin 1851.
- (24) SCHIEFFERDECKER, P., Studien zur vergleichenden Histologie der Retina, in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 28.
- (25) SCHULTZE, M., *Observationes de retinae structura penitiori*. Bonnae 1859.
- (26) — Zur Anatomie der Retina, in: *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 2.
- (27) — Ueber Stäbchen und Zapfen der Retina, ebenda Bd. 3.
- (28) VIRCHOW, H., Ueber die Gefässe im Auge und in der Umgebung des Auges beim Frosch, in: *Zeitschr. f. wiss. Zoologie*, Bd. 35.
- (29) WIEDERSHEIM, R., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbelthiere*. Jena 1883.

Gewiss werden ausser diesen angeführten Schriften noch andere existiren, welche gleichfalls zu der einschlägigen Literatur gehören. Indessen glaube ich doch das Wesentliche verzeichnet zu haben. Die grösste Anzahl dieser Abhandlungen hat mir im Original vorgelegen, und nur bei einigen wenigen musste ich mich mit anderweitig abge-

druckten Citaten begnügen. Eine Inhaltsangabe der speciell interessierenden Abschnitte hier zu geben, halte ich für überflüssig. Ich werde vielmehr im Verlauf der Darstellung meiner Untersuchungen an verschiedenen Stellen Veranlassung nehmen, auf die Darstellung anderer Autoren hinzuweisen, um dieselben mit meinen eigenen Resultaten zu vergleichen, beziehentlich zu kritisiren.

---

## I. Capitel.

### Die erste Anlage und die embryonale Entwicklung des Auges der Amphibien.

Wenn sich die vorliegende Arbeit auch im Wesentlichen mit der postembryonalen Entwicklung des Sehorganes der Amphibien befassen soll, so halte ich es doch für zweckmässig, auch die embryonalen Entwicklungsvorgänge bis zu einem gewissen Grade zu berücksichtigen. Schon der Umstand, dass die Individuen sogar derselben Gattung selten auf gleicher Entwicklungsstufe in das freie Leben treten, der Eintritt der Geburt vielmehr durch äussere Momente nicht unwesentlich beschleunigt wird, scheint mir ein solches Zurückgreifen auf die Genese in der Eihülle fast unerlässlich zu machen. Ich werde mich hierbei natürlich nur auf das Nothwendigste beschränken und die Thatsachen im Wesentlichen an einem Vertreter, an *Hyla arborea*, darstellen. Alle Angaben gelten zunächst für dieses Thier, wenn nicht anders angegeben, sind aber ohne wesentliche Veränderung, wie ich gleich hier erwähnen will, auch für die anderen von mir untersuchten Familien, also wohl für alle hier in Betracht kommenden Amphibien giltig.

Die von C. E. v. BAER beim Hühnchen entdeckte Thatsache, dass sich die erste Anlage des Auges als seitliche, hohle Hervortreibung des vorderen Hirnbläschens darstellt, hat für die Vertebraten die weitestgehende Giltigkeit. Auch bei den Amphibien zeigen sich schon sehr frühzeitig zwei symmetrische, senkrecht auf der Längsaxe des Thieres stehende Aussackungen des vorderen Theiles des Medullarrohres. In welche Zeit die ersten Spuren dieser Anlage fallen, lässt sich, wie schon KESSLER sehr richtig bemerkt, kaum constatiren. Ehe sich noch das Rückenmark in seinem vorderen Ende vollständig abgeschnürt hat, sind bereits zwei seitliche Hirnhöcker deutlich zu er-

kennen. Dieselben vergrössern sich nun immer mehr und gestalten sich im Querschnitt, wie es die Figg. 1 und 6, Taf. XIX, zeigen. Von jetzt an erscheint es vielleicht gerechtfertigt, für diese Gebilde einen selbständigen Namen, den der primären Augenblase, zu gebrauchen. Die überall ziemlich gleich starken Wandungen derselben setzen sich unmittelbar in das Hirn fort, und der Hohlraum, den sie einschliessen, in das Lumen des Hirnröhres, ohne dass eine wesentliche Verengung an der Basis vorhanden wäre. Die spindelförmigen Zellen sind ebenso wie im übrigen Theile des Centralnervensystems radiär gestellt (welchen Befund freilich nicht alle Präparate gleich deutlich zeigen), und zwar dem Anschein nach in mehreren Schichten übereinander. Ob in Wirklichkeit auf diesem Stadium nur eine Schicht besteht, wie dies von BABUCHIN behauptet worden ist, so dass die Zellen mit ihren Enden von der äusseren zur inneren Peripherie reichen, habe ich nicht constatiren können. Berücksichtigt man das Verhalten noch früherer Stadien, so scheint es allerdings nicht ganz unwahrscheinlich, dass die Augenblasenwand nur aus einer Schicht besteht. An ganz jungen Embryonen von *Siredon pisciformis* ist die erste Augenanlage, ebenso wie die des gesammten Centralnervensystems, aus nur einer Schicht von schönen, langen, radiär gestellten Zellen aufgebaut, deren Kerne in verschiedener Höhe liegen. Nur dadurch, dass an diesen jungen Thieren die Zellgrenzen sehr deutlich hervortreten, wird man vor der Ansicht gewahrt, dass man es mit mehreren übereinander gelegenen Zellenschichten zu thun hat. Ob man es auf späteren Entwicklungsstufen mit solchen Verhältnissen zu thun hat, mag ich nicht entscheiden. Die spätere Entwicklung der Retina spricht dagegen. Die spindelförmigen Zellen besitzen meist langgestreckte Kerne mit mehr oder weniger unregelmässigen Contouren. Wie überhaupt das Centralnervensystem der Amphibien, besitzt auch die primäre Augenblase Pigment, bei diesen jungen Embryonen besonders an der inneren Peripherie.

Der distale Pol der Augenblase ist nach der grössten Anzahl der Präparate anscheinend unmittelbar von der inneren Schicht des Ectoderms bedeckt, welche auf diesem Entwicklungsstadium noch nicht so innig mit der äusseren verbunden ist wie später, ein Umstand, der nicht ganz uninteressant ist. Wie kommt es, dass diese zweite, gleichsam subectodermale Schicht, die doch nach der heutigen Keimblättertheorie zum Ectoderm gerechnet wird, auf Horizontal- und Frontalschnitten junger Stadien, im ganzen Umfange, entweder vollständig von der äusseren Zellenlage isolirt ist oder doch nur sehr locker mit

ihr zusammenhängt, während sie in das weiter nach innen gelegene Gewebe (das Mesoderm) an verschiedenen Stellen unverkennbar übergeht? In einer neueren Abhandlung über die Keimblätterbildung beim Frosch von O. SCHULTZE (in: Zeitschr. f. wiss. Zoologie, Bd. 47) wird diese Spalte, die sich zwischen den beiden ectodermatischen Schichten hinzieht, als ein Kunstproduct bezeichnet, veranlasst durch zu starke Erhitzung bei der Paraffineinschmelzung. Diese Ansicht muss ich nach meinen Erfahrungen als nicht ganz zutreffend bezeichnen. Abgesehen davon, dass eine zu starke Erhitzung bei den von mir hergestellten Präparaten sicher nicht vorgekommen ist, möchte ich noch auf den Umstand hinweisen, dass jene Spalte mit zunehmendem Alter immer mehr verschwindet und eine immer innigere Verbindung beider Schichten eintritt. Während alle Präparate von jungen Larven, beziehentlich Embryonen zwei deutlich gesonderte Lagen erkennen lassen, zeigen ältere Thiere dieselben zu einer einzigen verschmolzen. Auf diese Thatsache näher einzugehen, kann nicht meine Absicht sein. Ich wollte dieselbe nur nicht unerwähnt lassen, weil, wie ich glaube, auch sie deutlich zeigt, dass in der Theorie von der Keimblätterbildung noch manches Dunkel herrscht.

Ich sagte oben, der distale Pol der primären Augenblase scheinbar unmittelbar vom Ectoderm bedeckt zu sein. Unter der grossen Anzahl von Präparaten, die ich daraufhin untersuchte, ob nicht etwa analog dem Verhalten bei den Säugethieren sich zwischen Ectoderm und primärer Augenblase eine dünne Mesodermelage hinzöge, zeigten mir die meisten weiter nichts, als dass die Ränder der die Augenblase umgebenden Mesodermmassen sich zwischen jene und das Ectoderm etwas vordrängten. Mir erschien dieses Sichdazwischendrängen auffällig, und so untersuchte ich eine weitere Anzahl von Präparaten, wobei ich denn auch an dünnen, intensiv gefärbten Schnitten ganz deutlich habe constatiren können, dass sich allerdings zwischen der Hirn- und der inneren Ectodermelage eine Mesoderm- lamelle, wenn auch eine sehr dünne, befindet. Ich werde Gelegenheit haben, in einem späteren Capitel auf dieses Factum zurückzukommen.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung wird die bis dahin im Bau der primären Augenblase bestehende Symmetrie gestört. Man erkennt auf Frontalschnitten (Fig. 7), dass, während die Basis sowohl in ihrer Lage als in ihrem Bau fast unverändert bleibt, der distale Theil durch ungleichmässiges Wachsthum sich dorsalwärts und gleichzeitig ein wenig nach rückwärts erstreckt, wie Horizontalschnitte (Fig. 2) das darthun. Auf diesem Stadium gewinnt es den Anschein, als ob die zu beiden

Seiten des Hirnrohres liegenden Mesodermmassen (Kopfplatten) durch weiter greifende Wucherung die Augenblasen von ihrem Mutterboden abchnürten. Wenn man aber die feste Beschaffenheit des Centralnervensystems sammt seiner Anhänge mit der weichen, lockeren Structur der Kopfplatten vergleicht, kann man kaum an einen mechanischen Effect, eine Abschnürung denken, den die zartere Gewebsform der resistenteren gegenüber ausüben könnte. Es müssen entschieden andere Factoren thätig sein, um diese Abschnürung sammt der damit zusammenhängenden Lageveränderung der primären Augenblase zu bewerkstelligen, und ich glaube, dass auf den distalen Pol der noch symmetrischen Hirnaustrüpfungen localisirtes Wachsthum, verbunden mit der fast directen Anlagerung an die bereits recht solide Körperumhüllung, eines der einflussreichsten Momente zu jener asymmetrischen Weiterbildung ausmacht. Dass localisirtes Wachsthum vorhanden ist, zeigt sich deutlich, wenn man die Dicke der ursprünglich gleichstarken Wandung der primären Augenblase an verschiedenen Stellen vergleicht. Während der distale Theil immer an Dicke zunimmt, wird der andere Theil nicht nur relativ, sondern sogar absolut dünner. Die Differenzirung ist jetzt so weit fortgeschritten, dass sich ein weiterer Theil der ersten Augenanlage, der Augenblasenstiel, unterscheiden lässt. Er ist nichts anderes als die Bahn, in welcher der spätere Nervus opticus verläuft. Sie stellt gleichsam eine Brücke dar, welche das sich immer mehr als selbständiges Organ entwickelnde Auge mit seinem Mutterboden, dem centralen Nervensystem, in unmittelbarem Zusammenhange erhält.

Was nun die weitere Umwandlung dieser ursprünglichen Augenanlage anbelangt, so mag hier zunächst im Anschluss an KOELLIKER'S Darstellung „zur Erleichterung des Verständnisses der etwas schwierigen Verhältnisse“ folgende allgemeine Uebersicht Platz haben.

Das uns in seiner definitiven Gestalt als Bulbus entgegentretende Auge wird nicht in seiner Totalität von der primären Augenblase gebildet, es besteht vielmehr:

1) aus der doppelwandigen, lateral und ventral eingestülpten primären Augenblase: die distale Wand liefert die Retina, die proximale das Pigmentum nigrum;

2) aus den gleichsam einstülpenden Wucherungen, von welchen die laterale dem Ectoderm, die ventrale dem Mesoderm angehört: die laterale Wucherung liefert die Linse, die ventrale den Glaskörper;

3) aus der, dem Mesoderm entstammenden Umhüllung des Gan-

zen, aus welcher sich im Laufe der Zeit Sclera und Cornea sammt der Chorioidea differenziren.

Die distale Lamelle der primären Augenanlage, die also um ein Beträchtliches dicker geworden ist als die proximale, zeigt bald eine weitere Veränderung. Anfangs noch auf beiden Seiten, der äusseren und inneren, convex gekrümmt, beginnt sie jetzt sich in das Innere der primären Augenblase einzusenken, so dass die vordere Convexität verschwindet und die hintere convexe Fläche sich allmählich an die proximale Wand anlegt, aus der einwandigen Blase mithin ein zweiwandiges becherförmiges Gebilde entsteht, welches man in der Regel mit dem Namen der secundären Augenblase bezeichnet, welches aber viel besser den Namen „Augenbecher“ verdient. Wie schon in der obigen Uebersicht angegeben, liefert die nach aussen gekehrte, bedeutend dickere Wand dieses Augenbeckers die Retina, die dünne, im weitaus grössten Verlaufe einschichtige, dem Hirn zugekehrte das Pigmentum nigrum. Während der ganzen embryonalen Entwicklung zeigen beide Lamellen so gut wie keine Veränderung, abgesehen davon, dass sich in der distalen bereits Pigment anzuhäufen beginnt, und dass der Rand, an welchem die beiden Lamellen in einander übergehen, sich etwas zuspitzt und durch Auswachsen die Augenbecheröffnung etwas verengt. Die eben geschilderten Vorgänge veranschaulichen die Figuren 3 und 8, 4 und 9, 5 und 10.

Zu gleicher Zeit mit der Einstülpung oder richtiger der Einsenkung der primären Augenblase an dem seitlich gelegenen Pole vollzieht sich an der inneren Ectodermschicht an der Stelle, die über jener Einsenkung liegt, ein ganz ähnlicher Vorgang. Es bildet sich hier die Linse. Dies geschieht in der Weise, dass sich zunächst die schon ziemlich fest verbundenen beiden Ectodermschichten an der betreffenden Stelle lösen und auseinanderweichen. Unwesentlich erscheint es hierbei, dass in manchen Fällen die äussere Schicht sich entweder kurze Zeit vorher oder während der Spaltbildung etwas verdickt. Schon der Umstand, dass diese Verdickung nicht ausnahmslos stattfindet, lässt uns einen Schluss auf die geringe Bedeutung dieses Vorganges thun. Was nun die eigentliche Linsenentwicklung anbelangt, so beginnt dieselbe mit einer Verdickung der innern Ectodermschicht. Diese entsteht aber nur dadurch, dass die Anfangs mehr rundlichen Zellen zu langen Cylinderzellen auswachsen. Nach aussen zu finden sie aber bald ein Hinderniss in der äusseren Ectodermschicht. Dadurch mag vielleicht, bei dem ausgedehnten Flächenwachstum der die Linse bildenden Partie, der Austoss zu einer Einsenkung gegeben

werden. So vollzieht sich denn die erste Linsenanlage genau in derselben Weise, wie sie von den höheren Vertebraten bekannt ist, nur mit der unwesentlichen Modification, dass die äussere Ectodermschicht, die bei der Bildung unbetheiligt bleibt, sich über die ganze Anlage hinwegzieht. Und nicht nur bei *Hyla arborea* geht der Process, wie geschildert, vor sich, sondern auch bei den übrigen Amphibien, wie schon an Vertretern verschiedener Familien beobachtet worden ist. Ich habe mich auch nach eigenen Untersuchungen davon überzeugt, dass überall bis auf ganz unwesentliche Verschiedenheiten eine vollständige Uebereinstimmung in den Entwicklungsvorgängen herrscht. Nach GÖTTE sollte bei *Bombinator igneus* die Linse als solide Wucherung des Ectoderms entstehen und erst später nach der Abschnürung hohl werden. Schon BALFOUR spricht die Vermuthung aus, dass sich GÖTTE hierin aller Wahrscheinlichkeit nach geirrt habe. Fig. 13 und Fig. 14 sind die Abbildungen zweier Schnitte durch Augen von *Bombinator igneus*, wie ich sie erhalten habe. Fig. 13 würde vielleicht mit der Auffassung GÖTTE's stimmen. Wenn nun auch die Mehrzahl der Schnitte solche Bilder giebt, kann es doch keinem Zweifel unterliegen, dass Fig. 14 die richtigen Verhältnisse darstellt. Es kommt lediglich auf eine glückliche Schnittrichtung hierbei an, um sofort zu der Ueberzeugung zu kommen, dass es sich um eine Einsenkung und nicht um eine solide Wucherung des Ectoderms handelt. Freilich muss es dahingestellt bleiben, ob denn überhaupt zwischen beiderlei Arten der Entwicklung ein Unterschied von principieller Bedeutung besteht. Ich würde es als durchaus unwesentlich und von dem allgemeinen Constructionstypus nicht im geringsten abweichend erachten, wenn nachgewiesen würde, dass bei irgend einem Individuum sich die Linse in solider Form anlegt.

Die Einsenkung der inneren Ectodermschicht, die Linsengrube, vergrössert sich zunächst, dann aber wird sie dadurch verkleinert, dass die Umschlagsränder der sich mehr und mehr zu einer Blase umbildenden Grube einander näher rücken, und zwar bis zur Berührung und gegenseitigen Verschmelzung. Wir haben es dann mit einer hohlen Linsenblase zu thun, die durch einen kurzen, soliden Stiel mit ihrem Mutterboden in Verbindung steht. Diese Verbindung bleibt allerdings nur sehr kurze Zeit bestehen, sie wird bald gelöst, und dann liegt die Linse als selbständiges Gebilde innerhalb des kreisförmigen Randes des Augenbechers. Hiermit schliesst in der Regel die embryonale Entwicklung ab, zum wenigsten bei den Batrachiern. Figg. 8, 9, 10, 11.

Gleichzeitig mit der Einsenkung am distalen Pole der primären Augenblase und der an dieser Stelle stattfindenden Linsenbildung wird auch die Ventralfläche der Augenblase gegen die dorsale gedrängt, so dass jene eigenthümliche haubenförmige Gestalt zu Stande kommt. Es communicirt der zwischen Linse und distaler Lamelle der secundären Augenblase auftretende Hohlraum, welchen später der Glaskörper ausfüllt, durch eine meridional verlaufende Spalte, die fötale Augenspalte, mit der von den Kopfplatten erfüllten Umgebung des Auges. Auf diese Bildung will ich hier nur kurz hingewiesen haben, die eigentliche Besprechung soll bei Abhandlung der postembryonalen Entwicklungsperiode stattfinden. Fig. 12.

Was schliesslich jene Theile des Auges anbelangt, die aus den die primäre Augenblase umhüllenden Mesodermmassen ihren Ursprung nehmen, so will ich auch auf sie an dieser Stelle nicht eingehen, weil der grösste Theil der Entwicklung derselben in das freie Leben fällt.

### Die postembryonale Entwicklungsperiode.

Wenn es sich im weiteren Verlaufe der Darstellung um die postembryonale Entwicklung handelt, so wird es nothwendig sein, zunächst auf den Zeitpunkt Rücksicht zu nehmen, mit welchem diese Periode beginnt. Ich hatte schon an einer früheren Stelle Gelegenheit, zu bemerken, dass die Geburt, d. i. der Eintritt ins freie Leben, bei den Amphibienlarven zeitlich durchaus kein regelmässiger ist. Ganz abgesehen davon, dass die Batrachier auf einer relativ früheren Entwicklungsstufe das Ei verlassen als die Caudaten, was gewiss damit zusammenhängt, dass letztere im Verhältniss zu ihrer Grösse aus relativ grösseren Eiern entstehen als erstere, also für die embryonale Entwicklung einen grösseren Vorrath an Reservestoffen erhalten, so besteht doch auch bei derselben Art oft ein ganz auffälliger Unterschied in der Eintrittszeit der Geburt. Es wird derselbe nicht unwesentlich durch mechanische Momente beschleunigt, wie z. B. durch Wind und starken Regen, indem durch diese das Wasser, in welchem der Laich sich befindet, stark bewegt wird. Ich habe in dieser Beziehung einige Beobachtungen angestellt. Von einem Laichballen von *Rana temporaria*, der in einem Wind und Wetter sehr ausgesetzten Tümpel abgelegt worden war, brachte ich einen Theil in zwei Versuchsaquarien. Das eine stellte ich an einen vollständig ruhigen Ort, so dass das Wasser nicht im geringsten bewegt werden konnte, während ich bei dem anderen durch einen einflussenden Wasserstrahl den Inhalt

in fortgesetzter Bewegung erhielt. Trotzdem nun in dem letzteren die die Entwicklung bedingenden Verhältnisse sich zum Theil ungünstiger stellten, indem durch den fortgesetzten Wasserwechsel die Temperatur des Wassers immer etwas, oft aber sogar um mehrere Grad tiefer war als in dem anderen Aquarium, verliessen die Larven doch frühzeitiger die Eihüllen, wenn sie auch weniger weit entwickelt waren. Was den in jenem exponirten Tümpel zurückgelassenen Laich anbelangt, so war dieser ungefähr zu gleicher Zeit mit dem in dem bewegten Bassin befindlichen ausgeschlüpft. Freilich zeigten die im Freien entwickelten Individuen bei ihrer Geburt eine etwas fortgeschrittenere Entwicklung, aber immerhin standen dieselben doch noch nicht auf der Stufe, die jene Thiere innerhalb der Eihüllen erreichten, die durch eigene Bewegung, ohne äussere mechanische Hilfe, dieselben zerreißen mussten.

Bedenkt man nun, unter wie verschiedenartigen Localitäts- und Witterungsverhältnissen sich die Amphibieneier entwickeln, so wird man nach dem eben Mitgetheilten leicht einen Schluss ziehen können, auf wie verschiedenen Entwicklungsstufen und nach wie verschiedener Entwicklungsdauer die Larven in das freie Leben treten. Es ist deshalb unmöglich, für die Geburt einen ausnahmslos geltenden Zeitpunkt anzugeben. Es würde also durchaus werthlos sein, das Alter des betreffenden Thieres anzugeben, wie es bei sich vollständig gleichmässig entwickelnden Embryonen, etwa dem Hühnchen, üblich ist. Aber ebenso wie das Lebensalter ist auch die Körpergrösse kein richtiger Maassstab für das Entwicklungsstadium, auf dem das gerade der Untersuchung dienende Thier sich befindet. Ich halte auch sonst eine Alters- und Grössenangabe nicht gerade für nothwendig, und in dem vorliegenden Falle, wo durch dieselben leicht Irrungen veranlasst werden können, sogar für unzweckmässig.

Bei den Batrachiern, wenigstens bei den von mir untersuchten Arten, ist als ungefähre Grenze zwischen embryonaler und postembryonaler Entwicklung diejenige Entwicklungsstufe anzusehen, auf der sich die Linse vom Ectoderm abgeschnürt hat und uns als eine Blase entgegentritt (Fig. 11). So verhält es sich wenigstens bei ca. 50—60% der untersuchten Larven. Ein Theil, vielleicht 10—20%, tritt früher, während die Linse noch mit dem Ectoderm zusammenhängt, in das freie Leben, der andere Theil später auf einem Stadium, in dem die Linsenblasenhöhle bereits fast vollständig ausgefüllt ist. Bei den Caudaten scheint dieses letztere Stadium die durchschnittliche Grenze abzugeben.

Vielleicht lässt sich auch in der Zeit, wann die betreffenden Arten laichen, ein Anhalt für die Bestimmung des Eintritts der Geburt finden. In dem Jahre, in welchem ich hauptsächlich mein Untersuchungsmaterial gesammelt habe, hat es mir scheinen wollen, als ob die Amphibien, die am zeitigsten laichen, bei der Geburt die am wenigsten weit entwickelten Larven besitzen. Ob freilich unter allen Umständen dieses Verhalten als gesetzmässig sich herausstellt, habe ich nicht constatiren können; es müssten zu diesem Zwecke eine längere Reihe von Jahren hindurch Beobachtungen an möglichst verschiedenen Localitäten angestellt werden. Da die Caudaten in der Regel später ihre Eier ablegen als die Batrachier, so liesse sich dies Verhalten bei *Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis*, welche ja auf einer höheren Entwicklungsstufe geboren werden, theilweise — von dem bereits oben erwähnten Umstande abgesehen — vielleicht gleichfalls auf Rechnung dieses Factums schreiben.

## II. Capitel.

### Die Linse.

Wie bereits erwähnt, beginnt die postembryonale Entwicklungsperiode bei den Batrachiern nach meinen Beobachtungen ungefähr mit dem Stadium, wo sich die Linse eben als Blase von der inneren Ectodermschicht losgeschnürt hat. *Hyla arborea* zeigt bei ihrer Geburt Verhältnisse, wie ich sie in Fig. 11, welche einen ganzen Querschnitt durch die Augengegend darstellt, und in Fig. 15, welche die Linse stark vergrössert wiedergibt, gezeichnet habe. Letztere repräsentirt um diese Zeit eine Hohlkugel, die ringsum vollständig geschlossen ist. Die Zellschale, welche die Linsenblase bildet, ist durchgängig einschichtig, wie die innere Ectodermschicht, der Mutterboden derselben. Wenn es auch an einer grossen Anzahl von Schnitten an verschiedenen Stellen den Anschein hat, als ob darin zwei oder drei Zellen hinter einander lägen, so ist dies doch nur scheinbar der Fall. Es lässt sich unschwer constatiren, dass nur die Schnittrichtung an einem solchen Befunde Schuld trägt. Dieselbe ist nicht genau in der Richtung der einen Zelle verlaufen und hat noch die darunter gelegene Zelle getroffen. Der betreffende Schnitt zeigt dann den Anschnitt zweier Zellen neben einander, so in Fig. 15 an der medialen Wand. Die bei der

Linsenanlage zunächst entstehende Verdickung des Ectoderms (cf. Fig. 3 D) bleibt während der Blasenbildung fortbestehen, und auch nach der Isolirung misst die jener Verdickung entsprechende proximale Wand, die aus langgestreckten Zellen besteht, gegenüber der distalen, die mehr cubische Zellen aufzuweisen hat, ungefähr das Doppelte. Der Gestalt und der Grösse der Zellen entsprechend sind auch die Kerne geformt. Die jetzt noch mehr oder weniger unregelmässig gestaltete Linsenhöhle ist nur in den seltensten Fällen vollständig leer. In der Regel finden sich in derselben eine Anzahl Zellen (cf. Fig. 15), die bei der Verschmelzung der Umschlagsränder der noch mit dem Ectoderm im Zusammenhange stehenden Linsenblase als überschüssig aus dem Verbanne der einschichtigen Zellenlage ausrangirt worden sind. Ihr Bestand ist von sehr kurzer Dauer, sie fallen rasch einer Auflösung und Resorption anheim. Dass solche Reste des Linsenhalses auch zwischen Ectoderm und Linse vorkommen, wie sie KESSLER beim Hühnchen gefunden hat, ist sehr wahrscheinlich, sie sind mir aber bei meinen Untersuchungen nicht begegnet.

In dem sich nun rasch vollziehenden Weiterverlauf der Entwicklung ist es vor allen Dingen die proximale Wand der Linsenblase, welche unser Interesse in Anspruch nimmt, denn die distale zeigt, ausser dem mit der Grössenzunahme der Linse sich nothwendig machen den Flächenwachsthum und der damit im Zusammenhang stehenden Vermehrung der sie constituirenden Elemente, keine besondere Veränderung, davon abgesehen, dass die einzelnen Zellen bis zu einer gewissen Grenze immer mehr an Grösse abnehmen. Sie bildet das sogenannte Linsenepithel. Die schon von vornherein etwas langgestreckten Zellen jenes proximalen Linsenblasensegmentes produciren die gesammte eigentliche Linsensubstanz, die Linsenfasern. Zunächst wachsen diese Zellen sammt ihren Kernen, mehr oder weniger parallel verlaufend, in die Länge, und zwar so, dass die in der Axe gelegenen die grösste Wachsthum-Intensität aufweisen, diese aber in dem Maasse abnimmt, wie die Zellen von der Axe der Linse entfernt sind. Es entsteht so auf dem Linsengrunde ein nach dem Lumen zu convex gekrümmter Meniscus, dessen Rand unmittelbar in die vordere Linsenwand, das Epithel, übergeht. Doch dieses Verhalten bleibt nicht lange bestehen. Der Umstand, dass durch sehr energisches Flächenwachsthum des Linsenepithels die Stelle, an welcher dasselbe in den Meniscus übergeht und welche den eigentlichen Faserbildungs-herd abgiebt, wenn nicht geradezu nach dem proximalen Pole gedrängt, so doch in unverhältnissmässig geringer Entfernung davon gehalten wird, bedingt

es, dass die an jener Uebergangsstelle zur Faserbildung herangezogenen Epithelzellen bei ihrer Streckung um die vor ihnen liegende Faser-  
masse herumwachsen müssen und so jene concentrisch-geschichtete  
Schalenstructur entsteht, die wir bei älteren Linsen deutlich ausge-  
prägt finden. Figg. 16, 17 und 18 veranschaulichen diesen Vorgang  
in drei verschiedenen Altersstufen. Fig. 16 repräsentirt das Stadium,  
auf welchem die Zellen der hinteren Halbkugel parallel verlaufend mit  
convex gekrümmter Oberfläche in den Linsenhohlraum hineinwachsen.  
Die Uebergangsstelle zwischen Epithel und werdender Linsensubstanz  
wird aber rasch von dem Aequator nach dem proximalen Pole hin  
verlegt (cf. Fig. 17) und damit sowohl bei den bereits vorhandenen  
Faserzellen, als auch den neu hinzukommenden die Nothwendigkeit  
eines gekrümmten Verlaufes hervorgerufen. Die Fasern erstrecken  
sich mehr oder weniger genau kreisförmig, mit ihren Enden jederseits  
die Linsenaxe und die correspondirende Faser der gegenüberliegenden  
Seite treffend. Jede neu hinzukommende Zellenlage umschliesst die  
älteren und trägt zur allmählichen Obliteration des Linsenhohlraums  
bei. Vollständig freilich verschwindet derselbe nie, denn zu einer Ver-  
schmelzung zwischen dem Linsenepithel und den Fasern kommt es  
nicht, vielmehr bleibt stets eine feine Spalte zwischen beiden bestehen,  
allerdings so fein, dass sie kaum wahrzunehmen ist. Fig. 18 zeigt  
uns eine Linse, bei welcher die Annäherung bis auf das bestehen blei-  
bende Minimum stattgefunden hat. Im Wesentlichen ist jetzt die Lin-  
senentwicklung beendet, denn wenn wir diese Verhältnisse mit denen  
eines ausgebildeten Thieres vergleichen, so besteht bis auf die Grösse  
kaum ein nennenswerther Unterschied. Die Kerne der zu Fasern  
metamorphosirten Zellen sind bereits in den centralen Partien so weit  
degenerirt, dass es überhaupt schwer fällt oder ganz unmöglich ist,  
dieselben noch zu erkennen. Später schwinden sie vollständig. Nur  
in der Nähe des Bildungsherd, jener Uebergangsstelle, bleiben in  
den peripherischen Faserschichten zu allen Zeiten deutliche Kerne  
wahrnehmbar, so dass man auf jeder Entwicklungsstufe den rein zelligen  
Ursprung des Linsenkörpers zu constatiren im Stande ist. Der Grad  
der fortschreitenden Umwandlung der Epithelzellen in Linsenfasern  
lässt sich sehr schön an Präparaten verfolgen, die mit Pikrokarm-  
tingirt sind. Während die jüngeren, an der Peripherie gelegenen Faser-  
schichten mit noch deutlichen Kernen die Karmintinction aufweisen,  
tritt bei den inneren, bereits vollständig metamorphosirten Lagen die  
gelbe Färbung der Pikrinsäure auf. In Folge dessen zeigt sich die Linse  
junger Larven noch vollständig roth, allmählich tritt mit zunehmen-

dem Alter ein gelber Kern auf, und im ausgewachsenen Zustande erscheint beinahe die ganze Linse intensiv gelb gefärbt.

Was die Gestalt der Linse anlangt, so ist diese im ausgebildeten Zustande eine vollständige Kugel. Bei jüngeren Stadien ist der Tiefendurchmesser um ein Merkliches grösser als der Aequatorialdurchmesser und das vordere Segment stärker gekrümmt als das hintere. Es scheint in der auf diese Weise verkürzten Focalentfernung ein Aequivalent für die mit dem Alter zunehmende Dichte und die dadurch bedingte grössere Brechkraft gegeben zu sein. Im Laufe der Entwicklung tritt allmählich ein Ausgleich der bestehenden Differenzen ein. Ich kann nicht glauben, dass mangelhafte Härtung oder dergleichen Veranlassung zu einer solchen Linsengestaltung gegeben hat, denn aus den Zeichnungen, die KESSLER vom *Triton* liefert, lässt sich ein vollständig gleiches Verhalten entnehmen.

Es bleibt jetzt noch übrig, einen Blick auf die Fasern selbst zu werfen. Es ist nothwendig, dass die Linse entweder in ihrer Totalität eine möglichst homogene, gleich dichte Structur besitzt oder aber doch zum wenigsten eine solche in den einzelnen concentrischen Schichten aufzuweisen hat, wenn andernfalls nicht durch die sonst resultirende unregelmässige Lichtbrechung die Function des Auges wesentlich beeinträchtigt werden soll. Aus diesem Grunde ist es nothwendig, dass die Stücke, welche die einzelnen Schalen zusammensetzen, so gestaltet sind, dass sie beim Auseinanderlegen eine gleich starke und continuirliche Wand bilden. Die Fasern dürfen deshalb nicht in gleicher Breite bis an die Axe wachsen, sondern müssen die Gestalt sphärischer Zweiecke annehmen, die in der Aequatorialgegend ihre grösste Breite besitzen und nach den in der Axe gelegenen Enden hin sich zuspitzen. Fig. 21 zeigt einen Linsenanschnitt, der deutlich dieses Verhalten illustriert. Was die Aneinanderlagerung der Fasern betrifft, so gebe ich zur Veranschaulichung Fig. 22. Die bandartig abgeplatteten Fasern sind so in einander geschoben, dass sie auf ihrem Querschnitte flache Sechsecke zeigen. Zähnelungen an den Rändern der einzelnen Fasern, wie sie bei Fischen vorkommen, sind bei den Amphibien nicht vorhanden.

Schliesslich habe ich bei der Schilderung der Entwicklungsvorgänge der Linse noch eines Theiles zu gedenken. Es ist die in Bezug auf ihre Herkunft allerdings sehr streitige Linsenkapsel. Bereits REMAK hat sich damit beschäftigt, zu entscheiden, „ob sie dem Hornblatte oder den Kopfplatten ihre Entstehung verdankt“. Wegen unzulänglicher eigener Beobachtungen konnte er aber zu keiner definitiven Ant-

wort sich entschliessen, sondern nur zu der Vermuthung, dass die Kapsel, wenn man nach Analogien schliessen könne, aller Wahrscheinlichkeit nach aus den Kopfplatten entstanden sein dürfte. KÖLLIKER dagegen deutet sowohl beim Hühnchen als bei den Säugethieren die Linsenkapsel als ein Ausscheidungsproduct der Linsenzellen, also eine Cuticularbildung. Gleicher Ansicht ist H. MÜLLER (in: Arch. f. Ophthal., Bd. 2, Abth. 2, 1856), entgegengesetzter, d. h. für Entstehung aus den Kopfplatten, eine Reihe anderer Forscher, wie LIEBERKÜHN, ARNOLD, SERNOFF u. s. w. KESSLER, der auch in dieser Beziehung eingehende Untersuchungen gemacht hat, kommt am Schlusse der Darlegung seiner Befunde zu dem Resultat: „Es liegt auf der Hand, dass meine vorstehend mitgetheilten Befunde keine andere Deutung zulassen, als die, dass die Linsenkapsel ein Ausscheidungsproduct der die Linse constituirenden Zellen ist.“ An einer späteren Stelle schliesst er sein Capitel über die Entwicklung der Linsenkapsel mit den Worten: „Schliesslich bemerke ich noch, dass, was die Linsenkapsel anbelangt, ich in meinen sämtlichen Präparaten aus anderen Thierklassen (Hecht, Triton, Eidechse) nur Bestätigungen der im Obigen von mir in Bezug auf diejenige des Hühnchens und der Säuger gemachten Angaben finde, in keinem einzigen Schnitt habe ich in der Kapsel auch nur Spuren von Zellen oder Kernen oder sonst irgend etwas entdecken können, was für ihre Entstehung aus dem mittleren Keimblatt, ihre bindegewebige Natur spräche.“

Das sind im Wesentlichen die Ansichten über den Ursprung der Linsenkapsel. Dieser kurzen Uebersicht will ich meine eigenen Beobachtungen anfügen. Schon an einer früheren Stelle, bei Behandlung der embryonalen Entwicklungsperiode, hatte ich Gelegenheit, des Umstandes zu gedenken, dass sich zwischen der primären Augenblase und dem Ectoderm eine dünne Mesoderm-lamelle hinzieht, dass also bei den Amphibien die Verhältnisse sich genau so gestalten, wie sie bereits von KÖLLIKER u. A. bei den Säugern und von LIEBERKÜHN und SERNOFF auch bei den Vögeln gefunden worden sind. Bei der behufs Linsenburgung vor sich gehenden Einsenkung der inneren Ectoderm-lage wird natürlich die dieser angelagerte dünne, dem mittleren Keimblatte angehörige Lamelle mit eingestülpt. Bei der Tendenz des mittleren Keimblattes, in vorhandene Lücken und Spalten seine Ausläufer zu entsenden, wächst die Zellenmasse natürlich auch in die Winkel der Umschlagsstelle des Ectoderms und der Linsenblase, so dass die Linse bei der Losschnürung von ihrem Mutterboden vollständig von einer Mesoderm-lage umhüllt ist. Diese ist es, welche die sogenannte structur-

lose Linsenkapsel bildet. Anfangs findet sich eine ziemliche Anzahl von bindegewebigen Elementen der Linse fest angelagert. Fig. 19 zeigt hierzu ein sehr instructives Bild, zwar nicht von *Hyla arborea*, sondern von *Bombinator igneus*, indessen bei *Hyla* finden sich vollständig gleiche Vorgänge. Ich habe nur aus dem Grunde das betreffende Präparat gezeichnet, weil es mir die Verhältnisse am charakteristischsten wiederzugeben schien. Es hängt eben sehr vom Zufall ab, ein solches Bild zu gewinnen. In der Regel findet man auf der betreffenden Altersstufe nur wenige Mesodermzellen, die sich an die Linse anschmiegen. Dies hat gewiss seinen Grund in der sich sehr rasch vollziehenden Veränderung, welche sehr bald die Bindegewebszellen verschwinden lässt oder vielmehr in die structurlose Kapsel umwandelt. Dass es sich nicht um ein Abscheidungsproduct dieser erst zahlreich, dann vereinzelt der Linse angelagerten Elemente handelt, glaube ich mit Sicherheit aus einem zerrissenen Schnitte constatiren zu können. Fig. 20 giebt eine solche Stelle wieder. Bei dem Zerreißen hat sich die Linsenkapsel vom Linsenkörper losgelöst, jene Mesodermzellen zeigen sich aber noch in ganz unmittelbarer Verbindung mit ersterer, so dass man sehr deutlich die enge Zusammengehörigkeit beider erkennen kann. Das Resultat meiner Beobachtungen geht also dahin, dass ich entgegen KESSLER, KOELLIKER, MÜLLER u. A. bei den Amphibien zu constatiren im Stande war, was SERNOFF, LIEBERKÜHN bei andern Vertebraten gefunden haben, dass nämlich die structurlose Linsenkapsel aus der die Linse umgebenden Mesoderm-lamelle entsteht.

*Rana temporaria*, *Bombinator igneus* und *Bufo vulgaris*, also alle von mir untersuchten Vertreter der Batrachier, stimmen, soweit es sich um die postembryonale Entwicklung der Linse handelt, vollständig mit einander überein.

*Triton taeniatus* und *Siredon pisciformis* schliessen sich ebenfalls an den geschilderten Entwicklungstypus an, nur möchte ich hierbei noch einmal auf die bereits erwähnte Thatsache hinweisen, dass der Eintritt der Geburt bei ihnen auf einer etwas späteren Entwicklungsstufe erfolgt; die Linse der jungen Larve ist bereits vollständig mit mehr oder weniger kreisförmig verlaufenden Fasern erfüllt. Ob die bei den Batrachiern oben beschriebene parallele Lagerung der zunächst sich entwickelnden Fasern hier vorkommt, kann ich nicht entscheiden, da ich frühere Entwicklungsstadien nicht untersucht habe. Nach KESSLER würde bei *Triton* von Anfang an eine concentrische Schichtung vorhanden sein. Was schliesslich die Linsenkapsel anbelangt, so ent-

wickelt sich dieselbe genau so, wie oben von den Batrachiern geschildert. Ich will freilich nicht unerwähnt lassen, dass ich hier keine so instructiven Bilder erhalten habe, was ich aber nur dem Umstande zuschreibe, dass ich eine verhältnissmässig nur geringe Anzahl von Thieren geschnitten habe.

### III. Capitel. Der Glaskörper.

Die Entwicklung des Glaskörpers beginnt zwar bereits während der Embryonalzeit, der allergrösste Theil derselben vollzieht sich indess später, erst dann, wenn die Linse sich abgeschnürt hat und nicht mehr den ganzen Augenbecherraum ausfüllt.

In früherer Zeit, wo von der Einsenkung der primären Augenblase noch nichts bekannt war, erblickte man allgemein in dem Glaskörper weiter nichts als die erstarrte Flüssigkeit, die sowohl die Hirnhöhle als die Augenblase füllt. So C. E. v. BAER und seine Zeitgenossen. Erst später, freilich nicht gleich mit der Entdeckung, dass der Hohlraum des Bulbus eine vollständig neue Erscheinung sei, hervorgebracht durch die Einsenkung der distalen Augenblasenwand, gelang es, einen genügenden Aufschluss über die Bildung des Glaskörpers zu erhalten. SCHOELER war der erste, der zeigte, dass auch der Glaskörper von aussen, ähnlich dem Bildungsvorgange der Linse, in die Augenblase hineinwachse, der also das Vorhandensein einer ventralen Oeffnung des Augenbeckers, der fötalen Augenspalte, zu constatiren im Stande war. Diese Darstellung ist lange Zeit unangetastet geblieben. Alle Forscher, welche sich mit diesen Entwicklungsvorgängen befassten, haben sich auf SCHOELER entweder einfach bezogen oder nach eigenen Untersuchungen seine Angaben als zutreffend bestätigt. Dieser ganz allgemein als richtig angenommenen Auffassung stellt KESSLER eine andere entgegen. Nach dieser ist der Glaskörper weiter nichts als „ein Transsudat mit einzelnen in dasselbe gelangten Blutkörperchen“. Die Blutkörperchen können natürlich nur Gefässen entstammen, welche im Glaskörperraum oder doch in allerunmittelbarster Nähe gelegen sind. So befindet sich denn auch nach KESSLER im Innern des Glaskörperraumes eine Gefässchlinge (beim Hühnchen). Leugnet man nun den bindegewebigen Charakter des Glaskörpers, oder, mit anderen Worten, lässt man denselben nicht aus eingewanderten mesodermatischen Ele-

menten seinen Ursprung nehmen, so kommt man in die Lage, annehmen zu müssen, dass jene Gefässschlinge, zunächst wenigstens, in einem leeren, höchstens mit einer Flüssigkeit gefüllten Raume liege. Ich glaube aber kaum, dass diese Annahme eine grosse Wahrscheinlichkeit für sich hat.

Ehe ich jedoch auf die Entwicklungsgeschichte des Glaskörpers, wie ich sie nach meinen Untersuchungen an Amphibienlarven zu geben habe, näher eingehe, muss ich einen Blick auf die Augenbecherbildung, d. h. die laterale und ventrale Einstülpung der primären Augenblase, werfen, weil beides im engsten Zusammenhange steht.

Wie schon erwähnt, senkt sich gleichzeitig mit dem distalen Pole der primären Augenblase auch die ventrale Fläche ein, es kommt hier zur Bildung der sogenannten fötalen Augenspalte. Soweit diese als ein selbständiges Gebilde betrachtet werden sollte, kann ich dieser Anschauung nicht beipflichten. Sie ist nämlich weiter nichts als die Fortsetzung der lateralen Einsenkung, in welcher die Linse liegt, in Folge dessen sie an der Uebergangsstelle breit ist und in ihrem Verlauf nach der Mündung des Augenblasenstieles immer schmaler wird, bis sie hier bald ganz verschwindet. Auf dem Augenblasenstiel selbst habe ich sie nie verlaufen sehen. KESSLER fasst die gegenseitigen Beziehungen beider Einsenkungen in gleicher Weise auf, und da es schwer hält, diese Verhältnisse vollständig klar darzustellen und sich in dieselben hineinzudenken, giebt er ein allerdings recht instructives Experiment an, durch welches man sich die Vorgänge bequem veranschaulichen kann. Er benützt dazu einen Gummiballon, den er von vorn mit dem Finger in gehöriger Weise einstülpt. Ich möchte ebenfalls hier einen kleinen und zwar recht interessanten Versuch anführen, welcher noch den Vorzug hat, dass sich der ganze Einsenkungsprocess dabei von selbst vollzieht. Lässt man nämlich einen von einem Paraffinstück herabhängenden, geschmolzenen Tropfen rasch abkühlen, so bildet sich beim Erstarren zunächst ein kleines Grübchen, welches immer tiefer und tiefer wird und in der Regel nach einer Seite in eine keilförmige Rinne oder Spalte ausläuft. Man kann, wenn es gerade gelingt, den Tropfen in dem Momente zum Erstarren zu bringen, wo er als an seinem vorderen Ende verdickter Zapfen an dem Paraffinstück hängt, unter Umständen an diesem Gebilde den ganzen Vorgang der secundären Augenblasenbildung vor sich abspielen sehen. Natürlich muss man davon absehen, dass wir es bei der Augenblase mit einem Hohlgebilde, hier mit einer soliden Masse zu thun haben. Uebrigens ist der Unterschied sehr unbedeutend, denn die Augenblase

ist mit einer Flüssigkeit gefüllt, und der eben erstarrende Tropfen hat unter der harten Oberfläche ebenfalls zunächst noch tropfbar flüssige Substanz; in beiden Fällen liegen also im Wesentlichen dieselben Verhältnisse vor.

Wenn ich nun zunächst dieses Experiment auch nur zu dem Zwecke angeführt habe, um jene complicirte Bildung besser zu veranschaulichen, so dürfte doch, schliesslich schon aus dem Grunde, weil sich an dem geschmolzenen Paraffintropfen diese Einsenkung einfach von selbst, der Nothwendigkeit der Naturgesetze folgend, vollzieht, der Gedanke nicht allzu fern liegen, ob sich auch sonst nicht irgendwelche Analogie zwischen der Augenblaseneinsenkung und den beschriebenen Vorgängen finden liesse. Ich kann hierauf nicht näher eingehen. So viel aber steht fest — wenigstens bin ich durch meine Untersuchungen zu der Ueberzeugung gekommen —, dass eine Kraftäusserung von aussen bei der an der lateralen wie an der ventralen Fläche der primären Augenblase in medialer und dorsaler Richtung sich geltend machenden Einsenkung nicht statthat, obwohl man eine solche früher in der sich bildenden Linse und in einer ventralen Kopfplattenwucherung erblicken wollte. An meinen Präparaten zeigt sich am distalen Pole der primären Augenblase durchweg schon zu einem Zeitpunkt die Tendenz zu einer Einsenkung, wo von der Linsenanlage noch keine Rede sein kann, ja in vielen Fällen ist nicht nur eine solche Tendenz, sondern bereits eine vollständig deutliche Einsenkung zu constatiren, ehe noch die ersten Anfänge der Linsenbildung auftreten. Was dann die ventrale Einstülpung anbelangt, so, glaube ich, wird gewiss niemand, der einmal aufmerksam die lockere Structur der an jener Stelle befindlichen Mesodermmassen mit der massiven Constitution der primären Augenblase verglichen hat, die Hypothese als haltbar bezeichnen wollen, dass das vorwuchernde Mesoderm die Linsenblase einstülpe. Füglich ist auch noch als Wahrscheinlichkeitsbeweis für die Behauptung, dass eine Kraftäusserung von aussen bei der Einstülpung der primären Augenblase nicht vorhanden ist, die einfache Frage aufgeworfen worden, wie es komme, dass gerade an den betreffenden Stellen einerseits das Ectoderm, andererseits das Mesoderm Hervortreibungen, welche die Augenblase einstülpen, bildet. Hierauf lässt sich kaum eine Antwort geben, und gewiss ist dieser Umstand maassgebend bei dem Platzgreifen der anderen Auffassung gewesen, dass sowohl die Linsenbildung als die ventrale Mesodermeinwucherung weiter nichts als Folgeerscheinungen der Augenblaseneinsenkungen sind. Es existiren bereits eine Reihe von Darstellungen, welche diese Vorgänge von diesem

Gesichtspunkte aus betrachten und deshalb andere die Einsenkung bedingende Momente anführen. Ich will hier nur kurz die Resultate dreier Autoren, die von GÖTTE, HIS und KESSLER, berücksichtigen.

GÖTTE lässt die primitiven Bildungsvorgänge im Wesentlichen von einer „centrifugalen Zellschiebung“, bedingt durch die fortgesetzte Theilung der Embryonalzellen, verursacht sein, und dieses Causalmoment soll auch die Umbildung der primären zur secundären Augenblase bedingen.

HIS betrachtet die Einstülpung der primären Augenblase als Ausdruck einer Faltung, welche in Folge der Hirnkrümmung vor sich geht.

KESSLER endlich nimmt als „mechanisch wirkende Factoren“ die Spannung der Augenblase durch die darin enthaltene Flüssigkeit und den auf der Aussenfläche des Hornblattes liegenden Druck an. Auf eine detaillirte Darstellung dieser Ansicht kann ich mich nicht einlassen und verweise nur auf die betreffende Literatur. KESSLER unterwirft die Auffassung von GÖTTE und HIS einer eingehenden Kritik und kommt dabei zu dem Resultat, dass beide nicht haltbar seien. Er stellt in Folge dessen seine eigene Hypothese auf. Ich darf jedoch nicht verschweigen, dass die KESSLER'sche Anschauung erst recht wenig wahrscheinlich, ja wohl sogar unmöglich erscheint. Denn die Annahme, dass der atmosphärische Druck nur auf die Körperbedeckungen wirke, und im Innern des Embryos eine andere Spannung vorhanden sei, kann auf keinen Fall einleuchten. Die lockeren, weichen Wandungen werden ganz entschieden der Luft einen so leichten Durchgang gewähren, dass es zu irgend welcher Druckdifferenz gar nicht kommen kann. Was sollte auch werden, wenn die Spannung im Innern dem äusseren Luftdruck nicht fortwährend das Gleichgewicht hielte?! Die gesammte Masse des Embryos wird ganz gewiss durch und durch mit Luft getränkt, also jedes Theilchen desselben von allen Seiten einem gleichen Drucke unterworfen sein. Abgesehen von diesem Einwande, dürfte schliesslich auch nie, wenn KESSLER Recht behalten sollte, der Fall eintreten, dass sich die Augenblase eher einsenkt als die Linsengrube. Dies ist aber zuweilen der Fall. Es wird also einer jener mechanisch wirkenden Factoren hinfällig und mit ihm wohl die ganze Hypothese. Was schliesslich mein Urtheil über die beiden ersten Auffassungen anbelangt, so muss dasselbe nach meinen Beobachtungen dahin lauten, dass ich mich voll und ganz an keine derselben anzuschliessen vermag. Freilich sehe ich mich, nach den bisherigen Un-

tersuchungen und Erfahrungen, noch nicht in die Lage versetzt, eine andere genügende Erklärung geben zu können.

Nach Abhandlung dieser Augenbecherbildung will ich noch Gelegenheit nehmen, auf einen mir bei meinen Untersuchungen begegneten interessanten Befund, eine Abnormität in der Augenbildung bei einer Larve von *Bombinator igneus*, hinzuweisen. Ich wähle deshalb diese Stelle, weil ich sicher glaube, dass die Abnormität dadurch entstanden ist, dass die Einsenkungsvorgänge nicht in normaler, sondern in anormaler Weise verlaufen sind.

Die Larve, um welche es sich handelt, steht auf einer Entwicklungsstufe, auf der das Auge bereits alle seine Haupttheile zeigt, und zwar zum Theil schon bis zu einer ziemlichen Vollkommenheit entwickelt. Die Linse ist im Wesentlichen fertig; die langgestreckten Zellen des hinteren Linsenepithelsegmentes, wenn auch noch nicht vollständig zu Fasern metamorphosirt, erfüllen das Lumen der von Kapsel und Epithel gebildeten Linsenblase. Die Retina zeigt bereits Differenzirung in einzelne Schichten, und die eigentlichen lichtpercipirenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, sind in Bildung begriffen. Die proximale Lamelle der secundären Augenblase repräsentirt sich deutlich als Pigmentum nigrum, und die Sclera sammt ihrem vorderen Theile, der Cornea, haben sich als selbständige Gebilde von den übrigen Mesodermmassen losgelöst.

Während nun das Auge der linken Seite die normale Lage hat, ist das der rechten Seite in der Weise verbildet, dass der vordere Rand der secundären Augenblase, zwischen welchem die Linse gelegen ist, nicht seitwärts nach aussen schaut, sondern ventralwärts. Das Auge erscheint gleichsam um einen Winkel von  $90^{\circ}$  gedreht, so dass der dorsale Theil des Augenbeckers lateralwärts, der ventrale medianwärts und zwar in der Hirnhöhle liegt.

Diese Abnormität scheint dadurch entstanden zu sein, dass sich an der betreffenden Seite nicht das vordere Augenblasensegment eingestülpt, sondern die Einsenkung an einem Punkte der Ventralfläche der Augenanlage stattgefunden hat. Da so aber der nach innen sich einenkenden und stark wuchernden Lamelle sehr bald durch die dorsale Wand der primären Augenblase und des Augenblasenstiels, soweit derselbe vorhanden, ein grosser Widerstand entgegengesetzt worden ist, hat sie sich nach dem Hohlraum des Hirnes gedrängt. Mit anderen Worten, die eingestülpte Wand, aus der später die Retina hervorgeht, hat sich, da das eigentliche Augenblasenlumen für die gehörige Grössenentwicklung zu klein war, durch die Mündung desselben in

den Hirnhohlraum in letzteren hineingedrängt und nun daselbst soweit als möglich in normaler Weise entwickelt. Der abnormen Lage des Augenbeckers entsprechend ist die Linse an einer anderen, und zwar einer etwas weiter nach der Bauchfläche zu gelegenen Stelle entstanden.

Diese Abnormität hat auch Einfluss auf die Bildung der äusseren Körperbedeckungen und die Skeletanlage in der Nähe des Auges ausgeübt.

Es wäre vielleicht zu erwarten gewesen, dass das abnorme Auge in seiner Entwicklung hinter dem normalen der anderen Seite zurückgeblieben wäre, dem ist aber nicht so. Der im Innern des Hirns liegende eigentliche Retinaltheil der distalen Lamelle der secundären Augenblase zeigt bereits die normal angelegten Stäbchen und Zapfen. Im Glaskörperraum finden sich neben bindegewebigen Elementen Blutgefässe. Das Pigmentum nigrum ist vorhanden, wenn es natürlich auch dadurch, dass nur ein Theil der proximalen Augenblasenlamelle besteht, auf diesen beschränkt ist. Die Linse ist bis auf eine kleine Abnormität an dem vorderen Pole des Epithels, die sich als stark gequollenes Bläschen darstellt, gleich entwickelt wie die des anderen Auges. In welchem Sinne diese letztere Erscheinung zu deuten ist, lässt sich schwer entscheiden. Gewiss handelt es sich um eine Zelle, die ausser einer Pigmentanhäufung noch scheinbar in Auflösung begriffene Kernstücke enthält. Vielleicht soll ein überschüssiges Element, das, bei der veränderten Lage der Bildungsstätte der Linse an dem vorderen Pole, abnormer Weise mit in den Verband des Linsenepithels einverleibt worden war, eliminiert werden. Zur Veranschaulichung dieser Missbildung gebe ich drei Abbildungen. Fig. 41, stellt einen ganzen Frontalschnitt durch die Augengegend der Larve dar und soll die Gesamtverhältnisse illustriren, Fig. 43 zeigt das abnorme Auge vergrössert, und Fig. 42 den vorderen Linsenpol mit der Anschwellung im Epithel.

Nach dieser Abschweifung komme ich zu der speciellen Darstellung der Glaskörperbildung der Batrachier. Ungefähr gleichzeitig mit der Linsenbildung wandern durch die eben entstandene fötale Augenspalte, oder vielmehr nur in dieselbe, Mesodermzellen der anliegenden Kopfplatten. Die Verhältnisse gestalten sich zu dieser Zeit in folgender Weise. An der Stelle des späteren Glaskörpers finden wir jetzt, da die Linse fast noch vollständig den Hohlraum des Augenbeckers ausfüllt, im Wesentlichen nur von der Linse eingestülpte Mesodermzellen, welche zum Theil, wie bereits mitgetheilt, die structurlose Linsen kapsel bilden und in der ganzen Circumferenz der Linse in das

ausserhalb des Augenbeckers gelegene Mesoderm übergehen. An der ventralen Seite der Linse, in dem breitesten Theil der fötalen Augenspalte dagegen liegt eine grössere Anzahl eingewanderter Kopfplattenzellen, die natürlich sowohl mit dem innerhalb als mit dem ausserhalb des Augenbeckers gelegenen Mesoderm direct zusammenhängen. Im weiteren Verlauf der Entwicklung, ungefähr zur Zeit der Geburt, kommt es dann zur Bildung des Glaskörperaumes, indem die Wandung des Augenbeckers eine verhältnissmässig grössere Wachstumsintensität entwickelt als die an dem vorderen Augenbecherrande fixirte Linse. Unmittelbar mit dem Auftreten dieses Hohlraumes geht aber auch eine Umwandlung der daselbst befindlichen Mesodermzellen vor sich. Man unterscheidet ganz deutlich zwei Arten dieser Zellen, solche mit Ausläufern und andere protoplasmareichere, unregelmässig gestaltete, die häufig den Anschein gewähren, als ob sie in Auflösung begriffen wären. Ein Theil scheint zur Bildung des Glaskörpers verwandt zu werden, der andere zur Bildung von Gefässen. Ich drücke mich absichtlich hierbei sehr vorsichtig aus, weil dieser Vorgang an mikroskopischen Präparaten nicht direct zu constatiren ist. Es zeigt sich vielmehr nur, dass an Stelle der erst zahlreichen mesodermatischen Elemente auf einmal nur noch wenige und Blutkörperchen enthaltende Gefässe auftreten, welche sowohl durch die fötale Augenspalte als auch zwischen Linse und Augenbecherrand in das Innere des Auges gelangen (Figg. 23, 24). Die Gefässe liegen, wie sich bereits auf diesem jungen Stadium erkennen lässt, in einer dem Mesoderm entstammenden Membran, die in den Präparaten mehr oder weniger gefaltet im Glaskörperaum liegt, im frischen Zustande aber den Glaskörper gegen die distale Augenblasenwand hin begrenzt. Die zunächst noch vorhandenen Mesodermzellen verschwinden später, wenigstens habe ich bei älteren Larven mit absoluter Sicherheit keine mehr nachweisen können, so dass wir es dann mit einem vollständig zellenlosen Gebilde zu thun haben. KESSLER hat sich durch diesen Umstand veranlasst gesehen, den Glaskörper als ein Transsudat zu bezeichnen. Bedenkt man aber, dass sich zunächst an Stelle des Glaskörpers eine Mesoderm-lage befindet, und dass auch anderweitig durch eine eingehende Metamorphose der ursprünglich zellige Charakter verloren geht, wie wir es z. B. beim Kern der Linse gesehen haben, und zieht man dann noch den Umstand in Rechnung, „dass es ja gerade eine Eigenthümlichkeit der embryonalen Bindesubstanz ist, in hohem Grade Intercellularsubstanz zu entwickeln“, so wird man vollständig mit KÖLLIKER u. A. übereinstimmen können, wenn sie den Glaskörper auch

bei späterem Mangel an zelligen Elementen zu den echten Binde-  
substanzen rechnen.

Schliesslich muss ich noch der den Glaskörper begrenzenden Haut, der *Membrana limitans interna* s. *hyaloidea*, gedenken. Schon an ziemlich jungen Exemplaren, bei denen es noch nicht einmal zur Bildung des Glaskörperraumes gekommen ist und sich nur durch Schrumpfung ein Spaltraum gebildet hat, kann man ganz deutlich die ersten Spuren dieser Haut auffinden. Und gerade sind es auch Schnitte solcher jungen Larven, welche uns ihren genetischen Ursprung mit unzweifelhafter Gewissheit darthun. Es handelt sich bei der Bildung dieser Begrenzungsmembran des Glaskörpers um dieselben Vorgänge wie bei der Bildung der structurlosen Linsenkapsel. Die mit der Linse eingestülpten Mesodermzellen geben auch hier die Matrix ab. An älteren Stadien diesen Ursprung nachzuweisen, ist man freilich nicht im Stande. Am deutlichsten sieht man in Präparaten die Membran an der Stelle, wo sie von dem Augenbecherrande auf die hintere Fläche der Linse umbiegt (Fig. 28) und sogar stellenweise mit der Linsenkapsel verschmolzen ist (*Zonula Zinnii*). Dieser letztere Umstand wird durchaus nicht befremden, wenn man bedenkt, dass beide Gebilde gleiche Entstehung haben und die Linse im Wesentlichen durch diese Haut an ihrer Bestimmungsstelle fixirt ist.

Die Entstehung der *Membrana limitans interna* verlangt aber doch ganz entschieden, sie als integrierenden Bestandtheil des Glaskörpers aufzufassen, und es ist deshalb der Name, der auf eine Zusammengehörigkeit mit der *Retina* hinweist, nicht gerade ein glücklicher zu nennen. Besser ist unter Berücksichtigung der Verhältnisse bei den Batrachiern die Bezeichnung *Membrana hyaloidea*, denn sie wird hier von der *Arteria* und *Vena hyaloidea vascularisirt*.

Während ich, was die Linsenentwicklung anlangt, bei sämtlichen untersuchten Vertretern der Amphibien im Wesentlichen dasselbe Resultat zu constatiren hatte, verhält es sich bei der Glaskörperbildung anders. Die Caudaten schliessen sich keineswegs so eng an die für die Batrachier geltigen Verhältnisse an. Jene allgemeinen, wohl allen Vertebraten zukommenden Erscheinungen, wie sie bei der Umbildung der primären Augenblase in die secundäre zu beobachten sind, haben natürlich auch bei ihnen statt. Während aber bei den Batrachiern die fötale Augenspalte insofern noch als etwas Nothwendiges erscheint, als in ihrem vorderen breiten Theile die Bildung von Glaskörper und Gefässen zum Theil mit vor sich geht, müssen wir bei den Caudaten dieselbe rein als nothwendige Folge der lateralen Einsenkung ansehen,

die im Uebrigen aber vollständig zwecklos ist; denn weder Zellen der Kopfplatten noch Gefässe habe ich auf den verschiedensten Altersstufen in derselben gefunden. Nur die bei der Linseneinsenkung eingestülpten wenigen mesodermatischen Elemente geben hier die Anlage des Glaskörpers ab. Für dieses Verhalten wird man vielleicht eine einigermaassen befriedigende Erklärung in dem Umstande finden können, dass zunächst sehr lange Zeit hindurch während der postembryonalen Entwicklungsperiode die Linse die distale Fläche der Retina fast berührt, der Glaskörperraum in der Jugend also als ein ringförmiger, auf dem Querschnitt dreieckiger Canal sich präsentirt und die Capacität desselben in Folge dessen, im Vergleich zu derjenigen der Batrachier, bedeutend geringer ist.

Jene vascularisirte Membran, die wir bei den Batrachiern an der hinteren Fläche des Glaskörpers gefunden haben, fehlt bei *Triton* und *Siredon*. Wir haben es hier nur mit einer structurlosen Haut zu thun, die wie jene vom Bulbusrand zur hinteren Linsenfläche übergeht. Aber nicht nur eine Gefässhaut fehlt, es gelangen bei den Caudaten überhaupt keine Gefässe während der Entwicklung in den Glaskörperraum.

#### IV. Capitel.

##### Die Faserhaut.

Diese Haut entstammt, wie die im nächsten Capitel zu behandelnde Gefässhaut, den das Auge umgebenden Mesodermmassen, so dass beide in ihrer ersten Anlage vollständig zusammenfallen. Wenn man vielleicht auch bereits am Schlusse der embryonalen Entwicklung im Stande ist, die ersten Anfänge der Differenzirung wahrzunehmen, indem sich nämlich um diese Zeit die dem Auge am nächsten liegenden Mesodermzellen als ein geschlossenes Zellenstratum demselben anschmiegen, so fällt doch die eigentliche Bildung in ein späteres Stadium. Unsere Darstellung gliedert sich entsprechend den beiden Theilen der Faserhaut — der Cornea und Sclera — in zwei Abschnitte. Was die Entwicklung der Sclera betrifft, so ist diese von jeher als ein einfacher Differenzirungsprocess, ohne jede weitere Complication, betrachtet worden, während bei der Cornea in der Regel etwas verwickeltere Bildungsvorgänge angenommen wurden, freilich,

wie ich gleich an dieser Stelle voranschicken will, nach meinen Untersuchungen ohne allen Grund.

In geschichtlicher Beziehung dürfte erwähnenswerth sein, dass Notizen aus früherer Zeit sehr spärlich sind, und dass auch in der neueren Literatur nicht gerade sehr zahlreiche diesbezügliche Angaben zu finden sind. Dabei gehen die einzelnen Darstellungen bedenklich auseinander, und vor allem ist es KESSLER, welcher eine vollständig abweichende Auffassung von den Entwicklungsvorgängen bei der Bildung der Cornea vertritt.

Während REMAK in der Cornea eine spätere Bildung erkennt, die durch Verschmelzung des vorderen Endes der Sclera mit dem oberen Blatt (epithelium) entsteht, und BABUCHIN sie als eine mit wenigen Kernen versehene Membran, die die Pupillaröffnung überzieht, betrachtet, fand HENSEN in dieser Beziehung Anderes. KESSLER hat den hierauf sich beziehenden Artikel abgedruckt, da seine Anschauung am meisten mit dem dort charakterisirten Verhalten übereinstimmt. Es heisst daselbst: „Gleich nach der Linseneinstülpung ist die Cornea äusserst dünn, nur eine Basalmembran des Epithels, während die Sclera als Fortsetzung der Muskelsehnen sich bereits dunkler abgrenzt. Es liegt nun, solange die Linse noch hohl ist, zwischen Linse und Cornea nach vorn von der Membrana pupillaris ein Gallertgewebe, genau von derselben Structur wie das des Glaskörpers in diesem Stadium, während zu keiner Zeit etwas Aehnliches an Sclera oder Chorioidea sich findet. Dies Gewebe geht dann sehr bald in der Bildung der Cornea auf, welche vom Rande her sich verdickt.“ Dieser Angabe zollte KESSLER die grösste Anerkennung. Es folgen dann seine eigenen Beobachtungen. Die früheste Anlage der Cornea sieht KESSLER in einer dünnen Lamelle structurloser Substanz, welche, dem Epithel angelagert, dieses von der Linse trennt. Er nennt diese Schicht, die Basalmembran HENSEN's, Cornea propria und betrachtet sie als ein Abscheidungsproduct des Ectoderms. „Hat die structurlose Schicht die Dicke des Hornblattes erreicht, so beginnt die Bildung des innern Epithels der Cornea in folgender Weise: die Kopfplatten drängen sich zwischen dem peripherischen Theil der Anlage der Cornea propria und der aussern Lamelle der secundären Augenblase hindurch bis an die vordere Augenkammer. Von hier aus kriecht dann eine von vornherein einschichtige Zellenlage an der Innenfläche der Anlage der Cornea propria, concentrisch vorrückend, gegen den Mittelpunkt dieser Fläche hin, bis die Zellen von allen Seiten her in demselben zusammentreffen und damit das innere Epithel der Cornea fertig hergestellt ist. Die einzige

unbedeutende Veränderung, die an demselben weiterhin noch stattfindet, besteht darin, dass seine Zellen näher an einander rücken und sich noch etwas mehr abplatten. Nach dieser Bildung beginnt eine Einwanderung von Zellen in die structurlose Schicht, deren Dickendurchmesser unterdess bedeutend zugenommen hat.“ Diese zunächst für das Hühnchen geltende Darstellung dehnt KESSLER auf den von ihm untersuchten Vertreter der Amphibien, den *Triton*, aus. Die an diese Gesamtdarstellung KESSLER's von KOELLIKER geknüpfte Bemerkung, dass eine vom Ectoderm ausgeschiedene Zellenlage, in welche das Mesoderm einwache, für höhere Geschöpfe ein Unicum wäre, veranlasste mich, recht genaue Umschau in dieser Beziehung zu halten. Ich suchte also jene structurlose Basalmembran, die *Cornea propria*, aufzufinden. Das eifrigste Suchen ist aber resultatlos geblieben, da ich kaum anzunehmen wage, dass KESSLER die um die betreffende Zeit allenthalben unter dem Ectoderm auftretende, dem Mesoderm entstammende Cutisanlage als jene structurlose Haut angesehen hat. Ich habe nur diese gefunden, und sie geht auch, wie wir gleich sehen werden, in die Corneabildung mit ein.

Meine Untersuchungen haben mir folgendes, verhältnissmässig einfache und für alle von mir untersuchten Vertreter der Amphibien im Wesentlichen gleiche Verhalten in Bezug auf die Entwicklung der *Cornea* gezeigt. Wie bereits an einer früheren Stelle erwähnt, zeigen die Kopfplatten immer das Bestreben, überall, wo Spalten und leere Stellen sich bilden, einzuwuchern. In dem Augenblick, wo die Linse sich vom Ectoderm abschnürt, muss natürlich an der Ablösungsstelle die eben als geschlossene Blase sich präsentirende Linse direct an das Ectoderm grenzen, allein doch nur für diesen Augenblick. Ich habe kein Präparat erhalten, wo sich nicht bereits wieder der freie Kopfplattenrand vor der Linse zu einer Continuität vereinigt hätte. Die direct an der Linse liegenden Mesodermausläufer geben bekanntlich die Linsenkapsel, die dem Ectoderm zugewandte geschlossene Zellenlage aber liefert die erste *Corneaanlage*. Hierbei verhalten sich Batrachier und Caudaten vollständig gleich. In der Weiterentwicklung tritt bei beiden Familien ein Unterschied auf, der allerdings nur sehr unwesentlicher Natur ist. Während bei *Triton* und *Siredon* die erste *Corneaanlage* ziemlich lange Zeit einschichtig bleibt und im Laufe der Entwicklung immer mehr an die Epidermis herantritt, um hier mit der noch sehr dünnen Cutislamelle zu verschmelzen, bilden sich bei den Batrachiern zunächst mehrere, wenigstens aber zwei Schichten, von denen die äussere sich ganz analog der der Caudaten verhält, nur

dass es sich dabei vielleicht nicht um die Verbindung mit einer bereits existirenden Cutislamelle handelt, sondern um die Bildung derselben. Jene äussere, an der Linse sich hinziehende Zellenlage legt sich an das Ectoderm und geht nach den Seiten hin nicht in das dem Bulbus sich anschmiegende Zellenstratum über, sondern in die ausserhalb desselben gelegenen Mesodermmassen. Ich glaube nicht, dass wir es hier mit einem principiellen Unterschiede zu thun haben, wenn derselbe auch auf späteren Entwicklungsstufen sich dadurch zuweilen geltend macht, dass bei der Conservirung die innere Cornea von der äusseren, d. h. der Cutislamelle, sich löst, ein Umstand, den ich bei *Triton* nicht gefunden habe. Wenn bei letzterem eine Trennung der Cornea von der Epidermis stattfand, so hat sich stets die Mesodermnlag als Ganzes vom Epithel entfernt.

Die Cornea ist also Anfangs eine aus ganz gewöhnlichen Mesodermzellen bestehende Haut, die mit dem Ectoderm in Verbindung tritt und nach hinten in das sich immer mehr aus den Kopfplatten differenzirende, den Bulbus begrenzende Zellenstratum übergeht. Was die Weiterbildung anbelangt, so beruht diese darauf, dass die Zellen, die bereits an Ort und Stelle bestehen, sich stark verlängern, mit anderen Worten zu Fasern auswachsen, und dass von der Seite concentrisch neue Fasern zum Theil zwischen die bereits vorhandenen einwachsen oder sich an dieselben anlegen. Am deutlichsten lässt sich natürlich dieser Vorgang an der Peripherie, d. h. der Uebergangsstelle in die Sclera, beobachten (Fig. 26.) Ich habe an meinen Präparaten Zellen gefunden, welche noch vollständig den Charakter einer Zelle, also Kern und Plasma, zeigen, aber bereits über den vierten Theil der Cornea sich hinwegziehen. Später scheint das Plasma der einen Zellen mit dem der benachbarten zu verschmelzen, und nur die Kerne markiren sich auf Schnitten als starke dunklere Linien. Der ganze Bau erscheint lamellös. Ausser dem enormen Längswachstume tritt auch eine vergrösserte Flächenentwicklung ein, die Zellen platten sich ab. Ob wir es dann noch mit einer Zwischensubstanz zwischen den einzelnen Lamellen zu thun haben, wie meist angenommen wird und wie bei der Eigenschaft des Bindegewebes, solche in grösserer Menge zu entwickeln, wohl auch wahrscheinlich ist, habe ich nicht mit Sicherheit constatiren können. An der Uebergangsstelle von Sclera in Cornea, wo der Process des Auswachsens der Zellen zu Fasern so schön und deutlich zu erkennen ist, habe ich davon absolut nichts entdecken können. Es finden sich hier allem Anscheine nach nur die mehr oder weniger fest an einander gelagerten verlängerten Bindegewebszellen.

Ich erwähnte oben, dass sich bei der Entwicklung der Corneallamellen auch Zellen an die innere Fläche anlegten. In der That finden wir hier in der Regel weniger langgestreckte Zellen, diese aber als Cornealendothel oder inneres Corneaepithel zu deuten, habe ich keinen Grund finden können. Etwas anderes ist es auf der Aussenfläche, wo ein starkes, schönes Epithel, die einfache Fortsetzung desjenigen der gewöhnlichen Haut, über die Cornea hinzieht.

Was die Lamina elastica posterior und anterior anbelangt, die an Schnitten als zwei die Corneallamellen begrenzende helle Säume sich darstellen, so habe ich denselben keine grössere Aufmerksamkeit zugewendet. Wenn sie wirklich als spezifische Laminae vorhanden sein sollten, so könnte uns das durchaus nicht Wunder nehmen, da wir bereits anderweitig ebenfalls structurlose Begrenzungsmembranen als Mesodermderivate kennen gelernt haben.

Die Cornea nimmt das vordere Segment der Augenkugel ein und umfasst höchstens ein Drittel der Oberfläche derselben. Nach dem Aequator zu geht sie unmittelbar in die Sclera, die äussere Begrenzungshaut des Bulbus, über. Die Sclera ist der sich am spätesten entwickelnde Theil des Auges, wenigstens in seiner typischen Beschaffenheit. Wie sich dieser Theil der Faserhaut in seiner ersten Anlage verhält, habe ich bereits hervorgehoben. In Bezug auf die Weiterentwicklung spricht sich KOELLIKER dahin aus, „dass, wie AMMON zuerst angegeben hat, ihr Dickenwachsthum durch äussere Auflagerung zu Stande kommt“. Ich glaube nicht, dass sich die Amphibien anders verhalten als die höheren Vertebraten, von denen zunächst die citirte Angabe gilt, und so kann ich mich mit dieser Darstellung, wenigstens dem Wortlaute nach, nicht einverstanden erklären. Die Sclera gewinnt hauptsächlich dadurch an Umfang, dass an die bestehende Anlage der bindegewebige Theil der Muskeln, die Sehnen, herantreten und, mit ihr verbunden, in gleicher Weise zu Fasern und Lamellen sich gestalten, wie wir es bei der Cornea gesehen haben. Indem die Muskelsehnen von aussen an den Bulbus herantreten, könnte man in gewissem Sinne von einer Auflagerung sprechen. Bedenkt man aber, dass auch später noch im Innern Fibrillenbildung statthat, so erscheint obige Fassung der Darstellung nicht genügend charakteristisch. Die fertige Sclera kann man im Wesentlichen geradezu als die verlängerten Augenmuskelsehnen auffassen (cf. den citirten Passus von HENSEN). Wie nun auch anderweitig Sehnen oder Theile derselben durch Hartgebilde, Knochen resp. Knorpel ersetzt werden, so dass wir an der Stelle, wo in der einen Thierklasse Sehnen angetroffen werden, bei einer anderen

Knochen antreffen, ist auch bei den Amphibien, und zwar der Sclera von *Triton*, ein gleiches Beispiel zu finden. *Triton* hat in der Aequatorgegend, etwas mehr dem distalen Pole des Bulbus zu, einen Knorpelring in die sehnige Sclera eingebettet. Man kann denselben auf den ersten Blick an guten, instructiv gefärbten Präparaten erkennen. Ich habe ihn aus Schnitten, die mit Hämatoxylin und Pikrokarmün tingirt waren, sehr deutlich erhalten. Um die violette Knorpelmasse legt sich das dunkelkarmin gefärbte Perichondrium, welches unmittelbar in die übrigen Bindegewebsfasern übergeht. Die äusseren Enden kann man dann häufig bis dahin verfolgen, wo sie zwischen den gelbgefärbten Muskelbündeln, als Muskelscheiden, verlaufen (Fig. 27).

Der Unterschied, welcher zwischen Cornea und Sclera darin besteht, dass erstere im Gegensatz zur letzteren vollständig durchsichtig ist, macht sich auf Schnittpräparaten in der Weise kenntlich, dass der Process der Faser- oder, wenn man will, Lamellenbildung bei der Cornea als weiter fortgeschritten erscheint. Während in der Sclera noch sehr viel verhältnissmässig wenig gestreckte Zellen anzutreffen sind, hat die Cornea deren bedeutend weniger aufzuweisen. Dieser Unterschied macht sich zwischen der Mitte der Cornea und der Uebergangsstelle in die Sclera sehr bemerkbar (Figg. 25, 26.) Ferner verlaufen die Fasern der Cornea schön gestreckt, die der Sclera mehr oder weniger wellig. Indess ein wesentlicher Unterschied besteht zwischen den beiden Theilen der Faserhaut nicht, beide sind auf gleiche Weise entstanden. Ein und dasselbe Blatt, das Mesoderm, aber auch nur das Mesoderm bildet sie.

---

## V. Capitel.

### Die Gefässhaut.

Bereits am Anfang des vorigen Capitels habe ich Veranlassung gehabt, auf den Ursprung, den dieser Theil des Auges nimmt, hinzuweisen. Man kann die Gefässhaut geradezu als ein Differenzirungsproduct der primären Faserhaut ansehen. Auch sie zerfällt in zwei Theile, in eine hintere Partie, die eigentliche Chorioidea, und eine vordere. Die letztere besteht wieder aus zwei, allerdings sehr eng zusammengehörenden Theilen, aus Iris und Ciliarkörper. Vielleicht lässt sich darüber streiten, ob Iris und Ciliarkörper als Theile der

Gefässhaut aufzufassen sind, da auch die Wandungen der secundären Augenblase ganz wesentlich mit an ihrem Aufbau betheilig sind. Da es aber sehr allgemein üblich ist, Iris und Ciliarkörper mit der Chorioidea abzuhandeln, und der grosse Gefässreichtum auch auf einen innigen Zusammenhang hinweist, habe ich keine Veranlassung gefunden, eine andere Anordnung zu treffen.

Die Chorioidea im engeren Sinne, also den den Augenbecher, bis auf das vordere, kleinere Segment, umhüllenden Theil, habe ich keiner genaueren Untersuchung unterworfen, einestheils weil es weit über die Grenzen dieser Arbeit hinausgegangen wäre, wenn ich das specifische Characteristicum der Chorioidea, die Gefässe, einer eingehenden Betrachtung hätte unterwerfen wollen, anderentheils weil, wie auch eine Notiz KOELLIKER's darthut, „von dem hinteren Theile der Aderhaut überhaupt nicht viel zu sagen ist, höchstens dass sie sich sehr langsam entwickelt“.

Ganz anders verhält es sich mit Iris und Ciliarkörper.

Lange Zeit hindurch, nicht nur während der embryonalen Entwicklung, sondern noch geraume Zeit nach der Geburt liegt bei den Amphibien die Linse zwischen dem freien ringförmigen Rande des Augenbeckers. Derselbe ist Anfangs ziemlich stark abgerundet. Indem sich dann auf einem späteren Entwicklungsstadium allmählich das Bestreben geltend macht, sich zuzuspitzen, ist der Anfang zur Bildung der Iris gegeben. Wenn es schliesslich so weit gekommen ist, dass wir es mit einem Gebilde zu thun haben, welches sich deutlich als etwas Selbständiges abgrenzt, kann man wahrnehmen, wie sich dasselbe etwas nach aussen krümmt, um bei seiner Weiterentwicklung zum Theil vor die Linse zu wachsen. Dieses Sichzuspitzen des freien Augenbeckerrandes beschränkt sich nicht, wie schon zur Genüge bekannt, auf die äussere pigmentirte Lamelle, sondern erstreckt sich auch auf die innere, die eigentliche Retinawand. Wie schon hieraus hervorgeht, entstammt das Irispigment derselben Zellenlage, welcher die Retina dasselbe verdankt. Es bleibt hierbei nur auffällig, dass, nachdem die erste Irisanlage vorhanden ist, das bis dahin nur der äusseren Seite angehörige Pigment an dem freien Rande auch auf die hintere Seite sich fortsetzt.

Dem sich vor die Linse drängenden Pupillarrande des Augenbeckers schliessen sich aber auch die an der Aussenseite desselben gelegenen Mesodermzellen an. Es gestalten sich jetzt die Verhältnisse in der Weise, dass die Kopfplatten einmal eine Zellschicht nach aussen an die Oberhaut entsenden, und dass eine andere, allerdings

bedeutend schwächere an der vorderen Fläche der Iris hin verläuft (Fig. 28, 29). Die eigentliche Kopfplattenmasse beteiligt sich aber nicht an diesem Vorwachsen, sie bleibt an der Uebergangsstelle der Cornea in die Sclera oder der Iris in die Chorioidea zurück. In gleicher Weise hat KESSLER seine Beobachtungen gedeutet. KOELLIKER hingegen fasst, wenn ich, was ich allerdings sicher annehme, ihn recht verstanden habe, diese Vorgänge in anderer Weise auf. Während nach der KESSLER'schen Darstellung, der ich mich nach meinen Befunden voll und ganz anschliesse, der Augenbecherrand die primäre Irisanlage abgibt, und derselben mit dem weiteren concentrischen Vorwachsen das Mesoderm als dünner Zellenbelag folgt, gestalten sich nach KOELLIKER die Dinge gerade umgekehrt. Nach diesem Autor entsteht also die Iris als ein dem Mesoderm zugehöriger Ringwulst. „Im weitem Verlauf wächst nun diese Irisanlage nach vorn und nimmt bald die Form einer Platte an, und zugleich folgt ihr auch der Rand der secundären Augenblase mit seinen beiden Schichten, welche gleichzeitig sich verdünnen und wie einen doppelschichtigen Zellenbelag der Iris darstellen.“ Wenn sich nun diese Darstellung auch nicht auf das Auge der Amphibien bezieht, so muss ich dieselbe doch, da ich glaube, dass bei höher und nieder organisirten Vertebraten wohl kaum ein so ganz entgegengesetztes Verhalten vorkommen dürfte, als nicht ganz zutreffend bezeichnen.

In jenem Winkel, den das von den Kopfplatten entsendete Corneal- und Irisstratum bildet, findet man schon an Präparaten von jungen Larven eine Anzahl zerstreut liegender Zellen, die zumeist mit ihren Ausläufern ein feines, unregelmässiges Netzwerk bilden, das später aber an einigen Stellen genau einem gleichen Faserbildungsprocess unterworfen wird, wie wir ihn bei Cornea und Sclera gefunden haben. Es ist dies das sogenannte Ligamentum pectinatum s. ciliare. An diesen eben erwähnten stärker entwickelten Stellen — es sind dies immer solche, wo an der hinteren Irisseite eine starke Ciliarhervortreibung sich befindet — gewinnt es auf Frontalschnitten den Anschein, als wenn sich von der Cornea ein dieser angehöriger Faserstrang nach der Iris, respective dem Ciliarkörper hinzöge. Anfangs glaubte ich es hier mit einem Muskel zu thun zu haben, der zwar nicht in derselben Richtung wie der bei anderen Thieren in jener Gegend gelegene Ciliarmuskel verläuft, wohl aber demselben entspräche. Zu dieser Annahme, dass das betreffende Gebilde ein Muskel sei, wurde ich hauptsächlich durch den Umstand gebracht, dass nicht in der ganzen Circumferenz das Gewebestratum in jener charakteristischen Weise

entwickelt war. Erst nach vorsichtiger Pikrokarminfärbung, welche auch die schwächsten Muskelbündel ganz typisch gefärbt zeigt, konnte ich mit voller Sicherheit constatiren, dass wir es hier mit keinem zu Muskelgewebe metamorphosirten Mesodermderivate zu thun haben, sondern mit einem rein bindegewebigen Gebilde. Es handelt sich eben einfach um stark entwickelte Stränge des Ligamentum ciliare (Fig. 29).

Ich muss nun im Laufe der Darstellung der Entwicklungsgeschichte der Gefässhaut auf ein Gebilde zu sprechen kommen, welches ich bei meinen Untersuchungen lange Zeit überhaupt vermisst habe. Es ist dies der Ciliarkörper. Da ich einmal bei der grossen Anzahl von Schnitten, die ich angefertigt habe — es sind dies, wie ich beiläufig erwähnen will, weit über 10000 — annehmen musste, dass doch wenigstens auf einem ein instructives Bild des betreffenden Organs, wenn es überhaupt existirt, aufzufinden gewesen sein müsste, und da ich dann ferner bei der Durchmusterung der Literatur bei KESSLER die Angabe fand, dass bei dem von ihm untersuchten Vertreter der Amphibien, dem *Triton*, ein Ciliarkörper nicht vorhanden sei, „dass vielmehr die betreffende Anlage an ihrem Basaltheile keine weitere Differenzirung eingehe, und sie somit als einziges Gebilde, das seiner Function nach als Iris aufzufassen sei, der Iris plus Pars ciliaris des Vogels entspreche“, hatte ich bereits mein Urtheil dahin gebildet, dass die Amphibien überhaupt des betreffenden Theiles des Sehwerkzeuges entbehrten. Ich will hier allerdings nicht unerwähnt lassen, dass meine Präparate sich zum grössten Theile nur auf verhältnissmässig nur junge Thiere erstreckten, und zwar aus dem Grunde, weil ich aus verschiedenen Gründen zur Untersuchung der entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge ein umfangreiches Hinzuziehen der ausgebildeten Thiere für nicht nöthig hielt, da bereits auf jener Entwicklungsstufe das Auge die definitive Gestalt erreicht zu haben schien. Wie ich nach Abschluss meiner Untersuchungen hinzufügen kann, ist auch an jenen verhältnissmässig jungen Thieren der Bulbus in seiner Entwicklung so weit fortgeschritten, dass er sich nicht mehr oder doch nur unwesentlich, so z. B. in der Grösse, von dem des vollständig ausgebildeten Thieres unterscheidet. Da ich dann aber in einer Arbeit von HANS VIRCHOW über die Blutgefässe des Froschauges die Angabe über das Vorhandensein eines Corpus ciliare fand, untersuchte ich schliesslich noch eine Anzahl Augen von ausgebildeten Thieren, an welchen ich dann allerdings ebenfalls einen Ciliarkörper gefunden habe. Hieraus ergab sich natürlich die Nothwendigkeit einer erneuten Durchmusterung der Schnittserien der jüngeren Larven, wobei ich

allerdings an einigen Präparaten von schon in der Entwicklung ziemlich vorgeschrittenen Froschlarven ein vielleicht als Ciliarkörperanlage zu deutendes Gebilde gesehen zu haben glaube, aber auch nur an einigen wenigen Präparaten. In Folge dessen kann ich, was die Entwicklungsgeschichte anbelangt, über diesen Theil des Auges sehr wenig sagen. So viel mag hier hervorgehoben werden, dass die Anlage aller Wahrscheinlichkeit nach sehr spät erfolgt, in manchen Fällen vielleicht sogar erst um die Zeit, wo das Larvenleben abschliesst.

Aus der nun hier folgenden Beschreibung der gröberen anatomischen Verhältnisse, wie sie uns das ausgebildete Organ zeigt, geht hervor, dass sich auf Querschnitten nicht auf jedem ein typisches Bild desselben zu zeigen braucht. Figg. 29 u. 30 zeigen den Ciliarkörper von *Rana esculenta*. Erstere giebt das Bild, wie es sich auf einem Frontalschnitt repräsentirt, letztere auf einem Schnitt, der parallel der Tangentialebene an den vorderen Linsenpol geführt ist. Betrachten wir zunächst den Frontalschnitt etwas genauer. Es ist ganz augenscheinlich, dass wir an der Basis der Iris, dort, wo sie einerseits in die Retina, andererseits in die Chorioidea übergeht, mit einer Faltenbildung, und zwar in diesem Falle sogar mit einer doppelten, zu thun haben, in welche beide Blätter der secundären Augenblase und die derselben angelagerte Chorioidea eingehen. Also gleich der Iris betheiligen sich bei der Bildung des Ciliarkörpers zwei Keimblätter, das Ectoderm und das Mesoderm, und zwar ist nach meiner Ansicht auch hier ersteres, also der Retinaltheil des Bulbus, das *primum movens* bei der Bildung. Was die genauere histologische Beschaffenheit anbelangt, so bin ich nicht im Stande mit voller Sicherheit Genaueres anzugeben, da der ungeheure Pigmentreichthum bei der Untersuchung äusserst störenden Einfluss ausübt und mir zur Zeit kein brauchbares Mittel zur Entfernung desselben bekannt ist. Die Zellen des Retinaltheiles wurden, je weiter sie von der eigentlichen Retina entfernt sind, desto kleiner. An der Grenze zeigen sie sich häufig als grosse Palissadenzellen, die dann immer kürzer und kürzer werden, bis wir es beim Uebergang in die Iris mit verhältnissmässig kleinen, runden Zellen zu thun haben. Was die Derivate des mesodermatischen Theiles betrifft, so habe ich nur bindegewebige Elemente und eine grössere Anzahl von Gefässen auffinden können. Muskeln konnte ich weder im Ciliar- noch Iristheil der Gefässhaut bemerken.

Vor allem ist es der grosse Gefässreichthum, durch welchen das Corpus ciliare sich auszeichnet und welcher die Function desselben genügend illustriert. Ich glaube, dass wir es weniger mit einer Fixi-

ungsvorrichtung der Linse oder einem Accommodationsapparate zu thun haben, als vielmehr mit einem Organ, das hauptsächlich, wie das auch LEUCKART schon hervorgehoben hat, in dem Dienste der Ernährung des Auges oder specieller der Linse und des Glaskörpers steht. Sehr schön lässt sich die umfangreiche Vascularisirung an Tangential-schnitten, wie Fig. 30 zeigt, beobachten. An einem solchen Schnitt lässt sich dann auch die weitere Thatsache constatiren, dass wir es eigentlich nicht mit einem Corpus ciliare, sondern nur mit einer Anzahl von Processus ciliares zu thun haben, welche allerdings in den weitesten Grenzen zu variiren scheint. Während sie z. B. bei den Batrachiern sehr beträchtlich ist, habe ich bei *Triton*, wo die Verhältnisse sonst im Wesentlichen die gleichen sind (Fig. 28), dieselbe sehr gering gefunden. Mit dem Umstande, dass die Processus ciliares nicht aus einem Corpus ciliare strahlen, erklärt sich auch die Thatsache, dass wir auf Frontalschnitten, wenn dieselben gerade zwischen zwei Processus verlaufen, keine Spur von einem solchen Gebilde auffinden. Da nun, wie bereits angedeutet, bei *Triton* sehr wenig Ciliarfortsätze vorhanden sind, kann man leicht in einer Schnittserie das Vorhandensein derselben übersehen. Bei aufmerksamer und ganz genauer Durchmusterung wird man sie aber, wie man sich leicht veranschaulichen kann, immer finden müssen. Wie kommt es nun, dass KESSLER sie nicht bemerkt hat? Ich will noch folgenden mir aufgestossenen Befund mittheilen, vielleicht lässt sich dann eher eine Antwort auf diese Frage geben. Zwei Exemplare von *Bufo vulgaris*, wovon bei dem einen die Schwanzreduction eben begonnen hatte, bei dem anderen fast vollendet war, zeigen mir auf Frontalschnitten, dass bei dem älteren von einem Ciliarkörper, respective von Ciliarfortsätzen keine Rede sein kann, wohl aber bei dem jüngeren. Die Schnittserie von der älteren Larve, also dem im Ganzen weiter entwickelten Thiere, habe ich zu mehreren Malen mit der grössten Aufmerksamkeit einer Durchsicht unterzogen, so dass ich eigentlich auch bei der denkbar ungünstigsten Schnittichtung die Ciliargebilde, wenn dieselben vorhanden wären, hätte auffinden müssen. Ganz Aehnliches habe ich bei *Triton* zu beobachten Gelegenheit gehabt. Wenn man auch bei den Untersuchungen in dieser Richtung sehr bald zu der Ueberzeugung kommen muss, dass wir es hier mit einer sehr unregelmässigen Bildung zu thun haben, die innerhalb sehr weiter Grenzen abändern kann, so wird dies doch immer noch nicht genügen, sich die erwähnte Thatsache vollständig befriedigend zu erklären. Soll man annehmen, dass ein bei dem einen Thiere vorhandenes Organ bei einem anderen

derselben Species nicht existirt? Schon innerhalb einer und derselben Familie, wohl auch bereits innerhalb derselben Ordnung eine solche Verschiedenheit annehmen zu müssen, würde gewiss bei der Beurtheilung des Werthes des betreffenden Organes als sehr beachtenswerth erscheinen müssen. So viel steht fest, in dem Ciliarkörper der Amphibien haben wir ein höchst unregelmässiges, in Folge dessen complicirtes Gebilde zu erblicken. Es würde sich gewiss lohnen, dasselbe einer eingehenden Specialuntersuchung zu unterwerfen, zumal wenn man noch die Beziehung zur Accommodation näher ins Auge fasst. Hierbei würde man aber bei der Beschaffung des Untersuchungsmaterials die grösste Vorsicht beobachten müssen, dass man stets mit absoluter Sicherheit die Art der betreffenden Larven kennt. In Folge dessen würden, da eine Bestimmung von Amphibienlarven, besonders sehr junger Stadien, kaum mit der erforderlichen Sicherheit auszuführen ist, nur Thiere eigener Zucht als zuverlässig zu betrachten sein.

---

## VI. Capitel.

### Die Netzhaut.

Ueberblickt man einmal, wenn auch nur oberflächlich, die bereits über die Retina existirende Literatur, so wird es begreiflich, wenn nicht selbstverständlich erscheinen, dass ich im Folgenden von einer eingehenden Detailschilderung als weit über die Grenzen dieser Arbeit hinausgehend absehe. Ueber die Retina der verschiedenen Wirbelthierclassen, als Ganzes sowohl als auch über die einzelnen sie zusammensetzenden Schichten, giebt es eine so grosse Anzahl von zum Theil sehr umfangreichen Abhandlungen, welche allerdings grösstentheils mehr die anatomischen als die entwicklungsgeschichtlichen Verhältnisse berücksichtigen, dass ich Anfangs sogar Willens war, dieses Gebiet völlig unberücksichtigt zu lassen. Darin bestärkt mich noch der Umstand, dass ich fast alle meine Präparate in Bezug auf die eigentlichen lichtpercipirenden Elemente, die Stäbchen und Zapfen, nach den veröffentlichten Notizen und aus verschiedenen anderen Gründen für nicht ganz zuverlässig halten musste. Ich konnte es mir aber doch nicht versagen, die einmal vorhandenen Präparate auch in dieser Beziehung zu durchmustern. Da sich mir sehr bald äusserst Interessantes darbot, habe ich mich schliesslich veranlasst gefühlt, die

Hauptzüge der Entwicklung der Retina, wie sie sich mir an meinen Präparaten darstellen, hier wiederzugeben. Ich will aber ausdrücklich erwähnen, dass bei weitem nicht alle bereits beschriebenen Elemente Berücksichtigung finden konnten. Dies würde einmal zu weit geführt haben, das andere Mal sind aber dieselben bis jetzt noch keineswegs alle in ihrem Bau, ja sogar mehrere nicht einmal in ihrer Existenz als sichergestellt zu betrachten. Es wird sich also hier nur um die Darstellung der gröberen Entwicklungsvorgänge handeln.

Bei dem Eintritt in das freie Leben ist bekanntlich die Umbildung der primären Augenblase so weit vorgeschritten, dass sich die vordere, sehr dicke Augenblasenwand der hintern sehr dünnen, in der Regel einschichtigen bis zur unmittelbaren Berührung genähert hat. Ob wir es mit einer Schrumpfung oder dergleichen zu thun haben, wenn wir auf Präparaten späterer Stadien wieder eine bedeutende Lücke zwischen beiden Lamellen finden, oder ob dieselbe als für die gehörige Entwicklung der Sinneselemente nothwendig durch Wachstumsdifferenz entsteht, vermag ich nicht zu entscheiden. Aus der distalen starken Wand entstehen im weiteren Entwicklungsverlauf die verschiedenen Retinaschichten; die proximale, die *Lamina fusca*, liefert das *Pigmentum nigrum*. Während bei der Geburt von einer Schichtung der distalen Wand noch keine Spur zu bemerken ist, und die Zellen mit ihren mehr oder weniger unregelmässigen Kernen einen auffälligen Unterschied nicht erkennen lassen, hat sich in der proximalen insofern schon kurze Zeit vor der Geburt eine Veränderung eingestellt, als deutliche Pigmentirung auftritt, welche dann immer mehr und mehr an Umfang und Intensität zunimmt. Die erste Differenzirung in Schichten, die sich geltend macht, liefert die sogenannte innere granulirte oder innere reticuläre Schicht. Es hat bei der Bildung den Anschein, als ob an der betreffenden Stelle, ungefähr ein Viertel der gesammten Dicke der Retina von der inneren Peripherie entfernt, die Zellen auseinanderweichen und sich ein Spaltraum bilde, der, in der Mitte am breitesten, nach den Seiten allmählich sich zuspitzend verläuft. Unmittelbar darauf, oder wohl häufig auch zu gleicher Zeit, geht in etwa derselben Entfernung von der äusseren Peripherie ein gleicher Process vor sich, nur dass hier die Zellen nicht so weit von einander weichen. Es entsteht hier die sogenannte äussere granulöse oder äussere reticuläre Schicht (Fig. 31). In den mikroskopischen Präparaten markiren sich beide *Granulosae* als hellere Partien, äusserst schwach im Vergleich zu der Umgebung tingirt. Wenn man sie bei stärkerer Vergrösserung betrachtet, so bieten sie das Bild eines fein-

maschigen Netzwerkes, einer fein porösen schwammigen Masse dar; sie nehmen sich genau wie die graue Substanz des Hirnes aus. Was die Granulosa interna anbelangt, so, glaube ich, kann es keinem Zweifel unterliegen, dass dieselbe in Entstehung und Beschaffenheit der grauen Hirnsubstanz an die Seite zu setzen ist. Auf dieser Entwicklungsstufe präsentirt sich die Retina als aus fünf Schichten zusammengesetzt, von denen die innere, die mittlere und die äussere aus mehreren Lagen von Zellen bestehen, deren Protoplasma sehr weich ist, so dass man in Folge dessen so gut wie keine Zellgrenzen zu beobachten im Stande ist, und deren Kerne allmählich eine mehr rundliche Form, gegenüber der unregelmässig länglichen, angenommen haben. Die beiden Zwischenschichten werden aber aus einem Abscheidungs- oder Umwandlungsproducte der anliegenden Zellschichten gebildet. Nach der gewöhnlichen Bezeichnung haben wir in der inneren Zellschicht die Ganglienkugeln, in der mittleren die innere Körnerschicht, in der äusseren die äussere Körnerschicht zu erblicken. Mehr als diese fünf Schichten kann ich nach meinen Beobachtungen nicht unterscheiden. Die gewöhnlich zu der Retina gerechnete *Limitans interna* gehört, wie wir bereits früher gesehen haben, zum Glaskörper, die Nervenfaserschicht, den in einzelne Nervenfasern aufgelösten *Opticus*, kann man, streng genommen, so wenig wie jeden anderen Sinnesnerv, mit zu dem percipirenden Organe rechnen. Die *Limitans externa* habe ich in keinem meiner Präparate auffinden können. Ist dieselbe überhaupt schon als eine Membran isolirt worden? Ich glaube es nicht. Die Stäbchen- und Zapfenlage schliesslich hat für mich, wie aus der weiteren Darstellung hervorgehen wird, keinen Anspruch auf die Bezeichnung einer selbständigen Schicht, sie gehört der äusseren Körnerschicht zu. Beide zusammen repräsentiren als ein Ganzes das eigentliche Sinnesepithel. Ich habe zwar die gewöhnlich üblichen Bezeichnungen der einzelnen Retinaschichten des leichten Verständnisses halber beibehalten, will aber nicht unerwähnt lassen, dass mir bei meinen Untersuchungen das diese Namen rechtfertigende Characteristicum, Stäbchen und Zapfen ausgenommen, durchaus nicht zur Anschauung gekommen ist. Man findet deshalb auch in der neueren diesbezüglichen Literatur bereits eine Reihe neuer Namen eingeführt, allein über dieselben herrscht noch lange nicht die erforderliche Einigkeit.

Was das erste Auftreten der specifischen Sinneselemente, der Stäbchen und Zapfen, anbelangt, so kann man die allerersten Spuren bereits am Schlusse der embryonalen Entwicklungsperiode finden. An meinen Präparaten hat sich bei den mittleren Stadien das *Pigmentum*

nigrum von der hinteren Fläche der Retina um ein ganz beträchtliches Stück entfernt, nicht aber bei ganz jungen Larven und beim ausgebildeten Thiere, ein Umstand, den ich schon kurz angedeutet habe, dessen Grund ich aber, da alle Präparate gleich behandelt worden sind, nicht mit Bestimmtheit anzugeben vermag. Es stört also bei der Untersuchung der ersten Anlage der Sinneselemente das Pigment ganz erheblich, dass ich so zu sagen erst auf Umwegen das erste Anfangsstadium als solches constatiren konnte. Von der Thatsache ausgehend, dass wir auch bei allen übrigen Sinnesorganen, den Stäbchen und Zapfen des Auges entsprechend, in ihrem Bau gleich typisch sich auszeichnende Elemente, die Sinneshaare, antreffen, schloss ich, dass vielleicht die primäre Anlage dieser Elemente bei allen Sinnesorganen gleich oder doch wenigstens sehr ähnlich sein könnte. Ich unterwarf dann meine Präparate, welche ja Oberhaut, Nase und Ohr zum Theil mit enthielten, einer näheren Durchsicht, um an diesen Organen, wo das störende Pigment so gut wie fehlt, die ersten Anfänge der spezifischen Sinneselemente aufzufinden. Ich nahm zunächst auf die Oberhaut, als das allgemeinste Sinnesorgan, Rücksicht. Hier fielen mir, besonders an vielen Zellen in unmittelbarer Nähe der Haftorgane und auch an Zellen der letzteren selbst, im Innern gelegene helle Räume auf, welche sich auch an vereinzelt Zellen der übrigen Haut vorfanden. Als ich dieselben schliesslich in Ohr- und Nasenanlage gleichfalls constatiren konnte, kam ich auf die Vermuthung, dass auch in der Retina die Sinneselemente auf gleiche Weise ihren Ursprung nehmen möchten. Ich brauchte jetzt auch nicht lange zu suchen, um an Schnitten eben ausgeschlüpfter Larven an der hinteren Fläche der distalen Augenbecherlamelle unmittelbar am Pigment kleine helle Bläschen wahrzunehmen. Ich habe später schon auf einigen Präparaten von Embryonen solche Gebilde gefunden. Diese erste Anlage der Sinneselemente habe ich bei sämtlichen von mir untersuchten Amphibien als sich vollständig gleich verhaltend gefunden (Fig. 31). Die folgende Darstellung der Weiterentwicklung bezieht sich aber zunächst nur auf *Siredon pisciformis*. Bei den übrigen Amphibien scheinen die Verhältnisse ganz ähnlich zu sein, wenn auch in gar mancher Beziehung kleine Abweichungen vorhanden sind.

Innerhalb des Protoplasmas der einzelnen Zellen der äusseren Schicht, welches, da eine Zellmembran fehlt und auch die Randzone keine festere Consistenz besitzt, an der an das Pigmentum nigrum grenzenden Fläche als ein continuirlicher Saum erscheint (Figg. 32, 35), tritt neben dem Kern nach aussen zu ein in den Präparaten sich

in der Regel als helles rundes Bläschen darstellendes Gebilde auf. Ob nun freilich die Continuität in Wirklichkeit besteht, muss als sehr zweifelhaft angesehen werden, da doch eine gewisse Isolirtheit der lichtpercipirenden Elemente, der Sinnesepithelzellen, kaum erlässlich ist. Durch diese Bläschen- oder Kugelbildung, wie ich vorläufig diesen Entwicklungsvorgang bezeichnen will, tritt eine ausgesprochene Segmentirung jenes protoplasmatischen Saumes ein. Es bilden sich Höcker, die an ihrem freien Pole eine kleine Spitze tragen. Dieses Stadium veranschaulichen die Figg. 33, 39. Trotzdem nun die meisten Präparate in der Hauptsache solche Bilder geben, liegen die Verhältnisse doch etwas anders. Fig. 35 und 36 geben Abbildungen gleicher Altersstufen. Sie illustriren die richtigen Verhältnisse. In Wirklichkeit haben wir es nämlich nicht mit Kugeln oder Bläschen zu thun, sondern mit einer hellen, aufgeklärten Zone innerhalb des Protoplasmas. Da in den seltensten Fällen die Schnittrichtung genau durch den grössten Durchmesser dieser hellen Zonen verlaufen, vielmehr in der Regel dieselben nur anschneiden wird, erhält man bei der abgerundeten Form der Zellen so häufig kreisförmig begrenzte helle Räume, die Anschnittstelle. Gewiss haben in manchen Fällen die hellen Zonen auch annähernd Kugelgestalt. Ein weiteres Entwicklungsstadium geben die Figg. 34, 37 wieder, und zwar ist Fig. 34 das häufigere, aber weniger typische Bild. Jetzt lässt sich deutlich erkennen, welche Bedeutung jenen hellen Zonen zukommt und zu welchen Gebilden sich die bereits weiter oben erwähnten Spitzchen, die sich über denselben erheben, entwickeln. Die ersteren werden zu Innengliedern, die letzteren zu den Aussengliedern der Stäbchen und Zapfen. Auf weiteren Stadien nehmen sie allmählich ihre definitive Gestalt an (Figg. 38, 39). Fig. 40 giebt einen Theil der fast vollständig entwickelten Retina wieder. Hier sieht man zwischen den mächtigen Stäbchen verhältnissmässig sehr kleine Zäpfchen liegen. Wie sich aus den verschiedenen Zeichnungen früherer Stadien ergibt, bestehen wohl an den verschiedenen primitiven Sinneselementen eine Reihe von Verschiedenheiten, aber ich bin nicht im Stande, irgend eine als charakteristisch zu bezeichnen, so dass also Stäbchen und Zapfen in derselben Weise angelegt werden und auch längere Zeit sich annähernd gleich entwickeln. Aller Wahrscheinlichkeit nach wird allerdings schon ziemlich frühzeitig ein geringer Unterschied bestehen, ich habe mich aber nicht darauf einlassen können, in dieser Richtung Untersuchungen anzustellen, da ich eine Detailschilderung der feineren Structur nach Sublimatpräparaten ohne Vergleichung mit solchen, die auf andere Weise

conservirt sind, nicht für unbedingt zuverlässig halten kann. Inwieweit freilich diese Befürchtung sich bewahrheitet, muss noch dahingestellt bleiben. Schliesslich giebt auch in dieser Beziehung die sonst so bewährte Sublimatconservirung die Verhältnisse noch am natürlichsten wieder. Eine zu grosse Differenz zwischen den bereits beobachteten Thatsachen mit meinen weiteren Befunden lassen es mich vorläufig nicht wagen, dieselben jetzt anzugeben. Hoffentlich bietet sich mir bald Gelegenheit, meine Untersuchungen wieder aufzunehmen, um durch umfangreiche Vergleichung ein sicheres Resultat über Einzelheiten in der Entwicklung des Sinnesepithels und, wie ich gleich hier anfügen will, auch der übrigen Retina zu erhalten.

Nach dieser Darstellung dürfte es noch nothwendig sein, der Frage etwas näher zu treten: haben wir in den Sinneselementen Cuticularbildungen zu erblicken oder nicht? Früher wurden sie allgemein für solche gehalten, neuerdings hat sich die Mehrzahl der Autoren dagegen ausgesprochen.

Die Entwicklungsgeschichte lehrt, dass wir in den Stäbchen und Zapfen Theile zu erblicken haben, die durch Wachsthum der Zellen der äusseren Retinaschicht (der sogenannten äusseren Körnerschicht) entstanden sind. Früher, ehe ich noch diese Entstehung der Stäbchen und Zapfen constatirt hatte, konnte ich mich nicht recht mit dem Gedanken vertraut machen, dass die lichtpercipirenden Elemente Cuticularbildungen seien, und zwar weil ich beobachtet hatte, dass dieselben nicht nur an der Basis, wo sie den Matrixzellen aufsitzen, wachsen, sondern in toto. Nach der gewöhnlichen Definition von Cuticularbildungen, wonach sie Abscheidungen von Zellen sind, dürfen sie sich aber nur durch Wachsthum an den Flächen, an denen sie mit den Matrixzellen in Berührung stehen, vergrössern. Man wäre nun wenigstens, um den Cuticularcharakter in diesem Sinne aufrecht zu erhalten, zu der gewiss nicht sehr wahrscheinlichen Annahme gezwungen worden, der z. B. MANZ huldigte, der später aber davon abkam, dass die sich zwischen den einzelnen Stäbchen und Zapfen verzweigenden Pigmentzellen der hinteren Augenblasenwand gleichfalls mit als Matrixzellen der betreffenden Cuticularbildung thätig seien. So viel steht also fest, dass in diesem älteren Sinne Stäbchen und Zapfen nicht als Cuticularbildungen zu betrachten sind. Es fragt sich nun nur, ob, unter Berücksichtigung anderer Cuticulaefunde, diese engere Definition haltbar ist. Diese Frage muss aber ganz bestimmt mit nein beantwortet werden. Es lässt sich die Cuticula im weitesten Sinne unmöglich als Zellenabscheidung erklären. Die Definition muss

eine viel weitere sein. Die Cuticula ist ein den spezifischen Zellcharakter entbehrende Bildung, die ihre Entstehung anderen Zellen verdankt, mit denen sie im Zusammenhange bleibt. So entsteht sie einmal durch Abscheidung, das andere Mal durch Metamorphose, das dritte Mal durch gewöhnliches Wachsthum von Matrixzellen. Man findet häufig die mannigfachsten Uebergänge zwischen den gewöhnlichen Zellen und der Cuticula. Es kann hier nicht meine Aufgabe sein, auf die allerdings sehr interessante Bildungsgeschichte der verschiedenen Cuticulaformen einzugehen. Niemand wird aber in Abrede stellen können, dass nach dieser allein haltbaren Auffassung Stäbchen und Zapfen Cuticularbildungen sind.

Was schliesslich die übrige Retina anbelangt, so will ich kurz noch auf die Radialfasern zu sprechen kommen. Spuren derselben glaube ich schon an sehr jungen Larven gesehen zu haben, vor allem bei *Triton* und *Siredon*, bei welchen Thieren dieselben in vorgeschrittener Entwicklung sehr stark sind. Es existiren ja über Charakter und Function dieser MÜLLER'schen Radialfasern so weitgehende Meinungsverschiedenheiten wie wohl kaum über einen anderen Theil der Retina. Während einerseits in denselben ein einfaches Stützgerüst erblickt wird, deutet man sie andererseits als rein nervöses Gebilde. Sogar eine vermittelnde Auffassung, die beides in ihnen sieht, fehlt nicht. Nach meinen Beobachtungen an Amphibienlarven kann es sich kaum um etwas anders handeln als um die einfache Fortsetzung der Nervenfasern. Der Grund, den man gegen die nervöse Natur geltend gemacht hat, dass zu wenig solcher Radialfasern vorhanden wären, um die grosse Menge von Stäbchen und Zapfen zu innerviren, ist durchaus unhaltbar. Ich habe z. B. an Schnitten von  $\frac{1}{1.50}$  mm Stärke auf den mittleren Augenschnitten bis 150 Radialfaserstränge gezählt. Bedenkt man dann, dass ein solcher Strang nicht eine Nervenfasern, sondern ein ganzes Bündel repräsentirt, so werden gewiss alle Sinneselemente von einer eigenen Nervenfasern versorgt werden können, wenn dies überhaupt nothwendig ist. Dass wir es in Wirklichkeit mit Nervenfasernbündeln zu thun haben, kann keinem Zweifel unterliegen. Ich habe an verschiedenen Stellen, besonders in der Nähe der Opticusmündung, das innere Ende der Radialfasern in ein Büschel einzelner Fasern ausstrahlen sehen, welche letztere ganz unzweifelhaft den Charakter von Nervenfasern zeigten. Leider hat sich an meinen Präparaten fast durchgängig die Nervenfaserschicht von der Retina losgelöst, so dass eine Verfolgung des Verlaufes der Radialfasern auf eine grössere Strecke nicht möglich ist. An einzelnen Stellen habe ich gerade durch

dieses Zerreißen der Nervenfasern so instructive Bilder erhalten, dass die rein nervöse Natur der Radialfasern vollkommen klar dargethan wird (Fig. 40). Am deutlichsten markiren sie sich während des Verlaufs durch die innere granulirte Schicht. Nach Eintritt in die innere Körnerschicht hält es bedeutend schwerer, sich sicheren Aufschluss über den Charakter zu verschaffen. Ich habe aber an verschiedenen Stellen älterer Stadien deutlich genug den Uebergang in langgestreckte Anschwellungen, die zwischen den rundlichen Zellen der Körnerschicht liegen, gesehen, allerdings nur bei *Triton* und *Rana*. Bei *Siredon* verlaufen die Fasern stets, ohne in eine solche Anschwellung überzugehen, wie auch Fig. 40 deutlich zeigt. Ob wir es bei diesen Anschwellungen mit Zellen zu thun haben, habe ich nicht entscheiden können. Am äusseren Ende, also an der Grenze der äusseren granulösen Schicht, strahlt das Faserbündel wieder in einzelne Fasern aus. Mir hat es bei genauer Betrachtung der Auflösung der Radialfasern in der äusseren Granulosa häufig den Anschein geboten, als ob diese Schicht überhaupt weiter nichts wäre als eine zweite Nervenfaserschicht. Ich enthalte mich aber in dieser Beziehung jedes bestimmten Urtheiles. Den genaueren Zusammenhang mit den Stäbchen und Zapfen habe ich nicht auffinden können.

Zum Schluss habe ich noch des Opticus und der Nervenfaserschicht zu gedenken. Schon bei der Geburt kann man deutlich Nervenfasern am Augengrunde sehen und ebenso im Augenblasenstiel. Ich habe dann die embryonale Entwicklung zu verfolgen gesucht, um vielleicht etwas Sicheres über den Ort der Entstehung zu erfahren, ob die Nervenfasern im Gehirn ihren Ursprung nehmen und in der präformirten Bahn, dem Augenblasenstiel, centrifugal, oder ob sie, in der Retina entstehend, von dieser centripetal wüchsen, oder ob sie schliesslich an allen Stellen der Augenanlage, vor allem dem Augenblasenstiel gleichzeitig entständen. Ich habe aber keine sichere Entscheidung gewinnen können. Vielleicht lässt sich unter verschiedenen Combinationen ein Schluss aus dem an der geschilderten Augenmissbildung gemachten Befunde machen, dass in dem normalen Auge Nervenfasern existiren, in dem abnormen, das während seiner Entwicklung einen eigentlichen Augenblasenstiel entbehrt hat, aber fehlen. Freilich etwas absolut Sicheres dürfte auch hieraus kaum zu erschliessen sein.

---

### Schluss.

Aus der vorstehenden entwicklungsgeschichtlichen Darstellung geht hervor, dass der grösste Theil der Augenentwicklung bei den Amphibien in das Larvenleben fällt, also eine postembryonale ist. Beim Eintritt in das Leben ist zwar das Auge in seiner Anlage vorhanden, aber doch noch ganz erheblich von der definitiven Gestalt verschieden. Bei einer oberflächlichen Betrachtung des Auges einer eben ausgeschlüpften Amphibienlarve dürfte vielleicht jeder zu der Annahme neigen, dass mit einem so wenig entwickelten Organ wohl kaum schon die Verrichtung einer Function verknüpft sein könne. Wie sich aber bei einer genaueren Untersuchung ergibt, zeigt das Auge der jungen Larven bereits das Wesentliche, was eine Sinneswahrnehmung ermöglicht. Wir haben gesehen, dass bereits zur Zeit der Geburt die Anlage eines specifischen Sinnesepithels vorhanden ist, und dass dasselbe durch eine Nervenleitung mit dem Centralnervensystem in Verbindung steht. Es musste sich mir natürlich die Frage aufdrängen, ob diese primitive Anlage schon befähigt sei, irgend welche Lichtperception auszuüben. Es kann sich bei Beantwortung dieser Frage natürlich nur um das „Ob“, nicht um das „Wie“ handeln.

Ich habe einige Versuche angestellt, die ich hier noch kurz mittheilen will. Wie man leicht beobachten kann, tritt mit Beginn der Dunkelheit auch in dem belebtesten Aquarium Ruhe ein. Ich brachte nun ein grosses Glasgefäss mit jungen Froschlarven, von denen die einen vor wenigen Stunden, die anderen vor einigen Tagen ausgeschlüpft waren, und eine Anzahl von Eiern, die in allernächster Zeit auskommen mussten, in ein Zimmer, das so weit abgedunkelt war, dass nur aus unmittelbarer Nähe noch das Verhalten der Larven beobachtet werden konnte. Wie nicht anders zu erwarten, trat sehr bald allgemeine Ruhe ein. Ich brachte dann plötzlich eine intensiv brennende Lampe in die Nähe des Gefässes. Der Effect war ein ganz evidenter. Es trat augenblicklich bei den freien und sogar auch bei den noch in den Eihüllen sich befindlichen Larven eine lebhafte Bewegung ein. Nach diesem Experimente konnte zwar kein Zweifel darüber obwalten, dass die Annäherung der Lampe von den Thieren wahrgenommen worden war, wohl aber darüber, ob die Ausstrahlung des Lichtes oder der Wärme das die Reaction verursachende Moment gewesen sei. Man hätte vielleicht auch aus diesem Versuche bereits

schliessen können, dass die Lichtstrahlen jene lebhaftige Bewegung verursacht haben müssten, da doch ganz bestimmt das Wasser die geringe Wärmemenge absorbirt hatte. Um indess ganz sicher zu gehen, stellte ich noch folgenden Versuch an. An Stelle der Lampe näherte ich ein bis zur schwachen Rothgluth erhitztes Stück Metall, welches gewiss eine noch grössere Wärme ausstrahlte als die Lampe, wie auch ein in der Nähe aufgestelltes Thermometer constatiren liess. Während die Lampe an dem Thermometer, bei der verhältnissmässig kurzen Annäherungszeit, keine merkliche Temperaturerhöhung zeigte, war dies bei dem erhitzten Metallstück der Fall. Wäre nun bei dem ersten Versuch nicht das Licht, sondern die Wärme das von den Thieren Wahrgenommene gewesen, so hätte bei dem zweiten Versuche doch erst recht eine lebhaftige Bewegung auftreten müssen. Indessen es war nicht das Geringste von einem Einfluss der angenäherten Wärmequelle zu beobachten. Hieraus folgt mit absoluter Sicherheit, dass die Larven trotz ihrer noch auf einer niederen Entwicklungsstufe stehenden Augen bereits Licht zu percipiren im Stande sind. Welcher Art freilich ein solcher Schact sein muss, lässt sich experimentell nicht entscheiden. So viel, glaube ich, wird man aber mit Sicherheit annehmen dürfen, dass es sich um ein sehr specificirtes Bildersehen nicht handelt. Jene primitive Augenlage wird zunächst nur Helligkeitsunterschiede, oder wenigstens nicht viel mehr, wahrnehmen können. Erst im Laufe der Entwicklung, also während des freien Lebens, wird sich das Sehvermögen der Amphibien bis zu der späteren Vollkommenheit entfalten.

## Erklärungen zu den Tafeln XIX—XXI.

Bei sämtlichen Abbildungen beider Tafeln bezeichnen die hier alphabetisch geordneten Buchstaben:

<i>a b</i>	Augenblase.	<i>i k s</i>	Innere Körnerschicht.
<i>a e</i>	Aeussere Ectodermschicht.	<i>k</i>	Kuorpel.
<i>a g s</i>	Aeussere granulirte Schicht.	<i>l</i>	Linse.
<i>a k s</i>	Aeussere Körnerschicht.	<i>l e</i>	Linsenepithel.
<i>a s p</i>	Fötale Augenspalte.	<i>l f</i>	Linsenfasern.
<i>a s t</i>	Augenblasenstiel.	<i>l i</i>	Limitans interna.
<i>c</i>	Cornea.	<i>l k</i>	Linsenkapsel.
<i>c c</i>	Ciliarkörper.	<i>l p</i>	Ligamentum pectinatum.
<i>c e</i>	Cornea-Epithel.	<i>m</i>	Mesoderm.
<i>c h</i>	Chorioidea.	<i>m k</i>	Muskel.
<i>c v</i>	Glaskörper.	<i>n s</i>	Nervenfaserschicht.
<i>d w</i>	Distale Augenblasenwand.	<i>p c</i>	Processus ciliaris.
<i>g</i>	Blutgefäss.	<i>p n</i>	Pigmentum nigrum.
<i>g s</i>	Ganglienzellenschicht.	<i>p w</i>	Proximale Augenblasenwand.
<i>h</i>	Hirn.	<i>r</i>	Retina.
<i>h l</i>	Hirnlumen.	<i>r f</i>	Radialfaser.
<i>i</i>	Iris.	<i>s</i>	Sclera.
<i>i c</i>	Innere Ectodermschicht.	<i>s s</i>	Stäbchenschicht.
<i>i g s</i>	Innere granulirte Schicht.		

## Tafel XIX—XXI.

- Figg. 1—5. Horizontalschnitte durch verschiedene auf einander folgende Alterstufen von Embryonen von *Hyla arborea*. — Augenanlage und embryonale Entwicklung.
- Figg. 6—10. Frontalschnitte durch gleiche Stadien. — Augenanlage und embryonale Entwicklung.
- Fig. 11. Frontalschnitt durch eine eben ausgeschlüpfte *Hyla*-Larve. — Anfangszustand der postembryonalen Entwicklung.

- Fig. 12. Sagittalschnitt durch einen Embryo von *Hyla arborea*, gleichartig wie der von Figg. 3 u. 8. — Augenspalte.
- Figg. 13, 14. Schnitt durch das Auge eines *Bombinator*-Embryos. — Linsenanlage. — Fig. 14 ist das typisch richtige Bild.
- Figg. 15—18. Frontalschnitte durch die Augengegend von verschiedenen *Hyla*-Larven. — Linsenentwicklung.
- Figg. 19, 20. Theil eines Schnittes durch die Linse von einer Larve von *Bombinator igneus*. — Linsenkapsel.
- Fig. 21. Schnitt durch die Linse von *Triton taeniatus*. — Linsenfasergestalt.
- Fig. 22. Schnitt durch die Linse von *Triton taeniatus*. — Gegenseitige Linsenfaseranfügung.
- Figg. 23, 24. Frontalschnitte durch die Augengegend von *Hyla*-Larven. — Glaskörperbildung.
- Figg. 25, 26. Frontalschnitte von *Triton taeniatus*. — Cornea.
- Fig. 27. Frontalschnitt von *Triton taeniatus*. — Sclera.
- Fig. 28. Frontalschnitt durch das Auge von *Triton taeniatus*. — Iris. Ciliarkörper.
- Fig. 29. Frontalschnitt durch die Augengegend von einem fast ausgebildeten Thiere von *Rana esculenta*. — Iris und Ciliarkörper.
- Fig. 30. Schnitt parallel der Tangentialebene an den vorderen Linsenpol von *Rana esculenta*. — Ciliarkörper.
- Fig. 31. Schnitt durch einen Theil der Retina von einer jungen *Hyla*-Larve. — Schichtenbildung der Retina.
- Figg. 32—39. Schnitt durch einen Theil der Retina von *Siredon pisciformis*. — Entwicklung der Sinneselemente.
- Fig. 40. Schnitt durch einen Theil der Retina von *Siredon pisciformis*. — Gesamtbild. — Radialfaser.
- Fig. 41. Frontalschnitt durch die Augengegend einer *Bombinator*-Larve. — Augenmissbildung.
- Fig. 42. Schnitt durch das verbildete Auge.
- Fig. 43. Vorderer Linsenpol des verbildeten Auges.

## Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Vorwort . . . . .	297
Literatur . . . . .	301
I. Cap.: Die erste Anlage und die embryonale Entwicklung des Auges der Amphibien . . . . .	303
Die postembryonale Entwicklungsperiode.	
Allgemeines . . . . .	309
II. Cap.: Die Linse . . . . .	311
III. Cap.: Der Glaskörper . . . . .	317
IV. Cap.: Die Faserhaut . . . . .	325
V. Cap.: Die Gefässhaut . . . . .	330
VI. Cap.: Die Netzhaut . . . . .	336
Schluss . . . . .	344
Erklärungen zu den Tafeln . . . . .	346

---

# Zur Kenntniss der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma*

nebst allgemeinen Bemerkungen über Theilung und Knospung im  
Thierreich.

Von

**Dr. Franz von Wagner,**

Assistenten am zoologischen Institut der Universität Strassburg.

---

Hierzu Tafel XXII—XXV.

Am 23. October des Jahres 1888 fand ich in Grundproben, welche zu Unterrichtszwecken dem Teiche des botanischen Gartens der hiesigen Universität entnommen waren, in grosser Zahl *Microstoma lineare* OERST. und, minder häufig, eine zweite grössere Form, welche sich auf den ersten Blick als von der genannten Species verschieden erwies. Sämmtliche Thiere waren in ungeschlechtlicher Fortpflanzung begriffen oder schickten sich eben zu derselben an. Geschlechtlich differenzirte Individuen fehlten.

Obwohl der Prolificationsprocess der Microstomeen durch die schönen Untersuchungen P. HALLEZ's (No. 1) und v. GRAFF's (No. 2 und 3) näher bekannt gemacht worden ist, blieben doch, zumal in Hinsicht der Entstehung gewisser Organe, wesentliche Lücken bestehen. Das sich mir hier zu Gebote stellende Material gestattete die Hoffnung, durch eingehende Untersuchung desselben jene Lücken wenigstens theilweise ausfüllen zu können.

So entschloss ich mich rasch, andere bereits begonnene Arbeiten zurückzulegen und mich zunächst den Microstomeen zuzuwenden.

Im Folgenden lege ich nun den Fachgenossen die Resultate meiner Untersuchungen vor. Die im Zusammenhange mit denselben gewonnenen systematischen Ergebnisse stelle ich kurz voran. Indem es mir vornehmlich darauf ankam, das Allgemeinbild der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma* festzustellen, insbesondere aber die dabei stattfindende Neubildung bestimmter Organe (Nervensystem und Pharynx) zu verfolgen, bin ich auf anatomisch-histologisches Detail nur dort eingegangen, wo das Verständniss gewisser Vorgänge eine solche Rücksichtnahme gebot. Somit lag eine eingehendere anatomisch-histologische Bearbeitung des Gegenstandes ausserhalb meiner Absicht und will die vorliegende Abhandlung in dem Sinne als eine entwicklungsgeschichtliche gelten, dass für sie das genetische Moment maassgebend war.

Die theoretischen Ausführungen dieser Arbeit, welche einen von mir nicht gewünschten Umfang angenommen haben, sind, soweit möglich, der Schilderung des Thatsächlichen fern gehalten worden; sie finden sich in einem besonderen Abschnitte am Schlusse zusammengefasst. Obgleich mein Sinn nicht darnach stand, machte doch die Schritt für Schritt sich mir aufdrängende Ueberzeugung von der Unhaltbarkeit der von v. GRAFF entwickelten Knospungstheorie der Microstomeen ein Eingehen auf die Lehre von der Theilung und Knospung unabweislich. Dass ich damit in ein Wespennest stechen musste, gibt mir wenigstens den Trost des Anrechts auf eine milde Beurtheilung.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, an dieser Stelle meinem hochverehrten Chef, Prof. Dr. GOETTE, für das lebhafteste Interesse, welches er jederzeit meinen Studien entgegenbrachte, herzlichsten Dank zu sagen. Ich kann es dabei nicht unterlassen, der vielseitigen Anregung besonders dankbar zu gedenken, welche mir aus dem Verkehr mit diesem Forscher über die in vorliegender Arbeit behandelten Fragen zu Theil wurde.

Schliesslich möchte ich — si parva licet componere magnis — für das Folgende die Worte EIMER'S in Anspruch nehmen: „Besonderer Zufall will es, dass meine Ansichten in vorliegender Frage denjenigen werther Freunde und verehrter Lehrer von mir nicht entsprechen und dass ich, will ich meine Ueberzeugung vertreten, werde versuchen müssen, dieselben zu widerlegen. So wenig dieser Zufall mir selbst an sich angenehm ist, so sehr bin ich überzeugt, dass meine freimüthige Vertretung wissenschaftlicher Meinung von denen,

welche jenes persönliche Verhältniss kennen, so wenig wie von den unmittelbar Betheiligten selbst als unfreundschaftlich und undankbar wird gedeutet werden.“

### Systematisches.

Im Jahre 1879 beschrieb HALLEZ (No. 1, p. 148 u. ff.) aus den Gräben und Tümpeln des Süsswassers der Umgebung von Lille eine neue Art rhabdocoeler Strudelwürmer, welche er *Microstoma giganteum* nannte. Er charakterisirte dieselbe folgendermaassen (No. 1, p. 148): „Corps cylindrique, long de 10—15 mm. Organes urticants extrêmement nombreux, très-rapprochés les uns des autres. Points oculiformes très-peu développés. Extrémité caudale toujours obtuse, ne présentant jamais de papilles pour l'adhésion.“ Weiterhin bemerkt HALLEZ noch bezüglich der Augen (No. 1, p. 151): „Les grandes tâches oculiformes, triangulaires, rouges, si apparentes dans *Microst. lineare*, font complètement défaut dans notre espèce; c'est à peine si, dans quelques individus, on peut voir deux très-petites tâches légèrement rougeâtres à l'extrémité antérieure de la région céphalique.“

Dieser neuen Art sollte aber keine lange Lebensdauer beschieden sein, denn v. GRAFF vereinigte dieselbe in seiner klassischen Monographie der Turbellarien (No. 3, p. 248) mit *Microstoma lineare*, indem er dabei äussert: „Ebenso scheint mir *Microst. giganteum* HALL. eingehen zu müssen. Dass die Grösse und die schwache Entwicklung der Augenpunkte nichts ausmachen, wird man aus der folgenden Beschreibung ersehen; die Haftpapillen des Hinterendes müssen aber deshalb, weil HALLEZ sie nicht gesehen, keineswegs fehlen. Man kann Tage lang das *Microst. lineare* untersuchen, ohne dass einem diese nur während des Anheftens deutlichen Organe auffallen — ein glücklicher Moment hat mich dieselben auffinden lassen und habe ich vor und nach diesem oft genug gleich HALLEZ vergebens mich darnach umgesehen.“

In demselben weiten Sinne fasste auch BRAUN (No. 4, p. 13) späterhin den Artcharakter von *Microst. lineare* auf.

Die vergleichende Untersuchung meines Materials ergibt, dass in meiner grösseren Form höchstwahrscheinlich HALLEZ's *Microst. giganteum*, jedenfalls aber eine von *Microst. lineare* verschiedene Species vorliegt. Ich halte sonach *Microst. giganteum* HALL. als selbständige Art neben *Microst. lineare* aufrecht. Die etwas mangelhafte Diagnose HALLEZ's, namentlich aber die mit den

Haftpapillen von *Microst. lineare* gemachten Erfahrungen, welche ich freilich in keiner Weise bestätigen kann, machen v. GRAFF'S Reductionsverfahren verständlich.

*Microst. giganteum* unterscheidet sich von *Microst. lineare* vornehmlich durch den Mangel von Haftpapillen an dem abgestumpften Hinterende und den Besitz eines mächtigen, bis fast unmittelbar an das Vorderende des Thieres reichenden präösophagealen Darmabschnitts.

In ersterer Beziehung kann ich v. GRAFF'S obenerwähntem, gegen HALLEZ'S Angabe gerichteten Einwurf eine Beweiskraft nicht zuerkennen, denn ich konnte bei *Microst. lineare* fast immer ohne Schwierigkeit das Vorhandensein der Haftpapillen constatiren und zwar nicht bloss, wie v. GRAFF behauptet, im Augenblicke der Anheftung, sondern meist auch im freischwimmenden Zustande.

Dieser Befund steht im Zusammenhang mit der besonderen Bildungsweise des Hinterendes unserer Thiere, auf welche bisher freilich wenig Gewicht gelegt worden ist. Ich fand nämlich bei allen von mir untersuchten Exemplaren von *Microst. lineare* das Hinterende so constant in einen schwanzartigen Anhang ausgezogen, dass ich hierin eine für diese Art typische Bildung erblicken muss (vergl. Taf. XXII, Fig. 1 und 2 ca).

Während die älteren Autoren, OERSTEDT (No. 5), M. SCHULTZE (No. 6), O. SCHMIDT (No. 7), nichts hiervon erwähnen, gibt v. GRAFF an (No. 3, p. 249): „ . . . das Hinterende bildet ein kleines, stumpfes Schwänzchen, . . .“. Auch BRAUN (No. 4, p. 13) gedenkt dieser Bildung, legt aber „dem Vorhandensein oder Fehlen eines schwanzartigen Anhangs“ keine Bedeutung bei.

Dieses Schwänzchen, welches ich Caudalanhang nennen will, ist bald mehr, bald weniger deutlich entwickelt und geht stets in eine stumpfe Spitze aus. Niemals erstreckt sich der Darm in den Caudalanhang hinein, sondern endet eine Strecke vorher blind. Ich habe in den Figuren 1 und 2 auf Taf. XXII halbschematische Ansichten des Caudalanhangs abgebildet, aus welchen ersichtlich ist, dass es der ventrale Theil des Hinterendes ist, welcher sich in das Schwänzchen auszieht. Zu ihm senkt sich die convexe Rückenseite unmittelbar hinter dem Darmende herab, um so steiler natürlich, je mehr der reich mit Nahrung erfüllte Darm die Rückenfläche aufgetrieben hat.

Ich möchte hier einschalten, dass jüngst v. KENNEL (No. 8, p. 480) aus den Süßwassern Trinidads eine neue *Stenostoma*-Art beschrieben

und abgebildet hat, bei welcher das Hinterende „in zwei über einander liegende Spitzen ausgezogen“ ist, weshalb sie v. KENNEL *Stenost. bicaudatum* taufte. Es scheint mir sicher, dass hier dieselbe Bildung wie bei *Microst. lineare* vorliegt, zumal aus v. KENNEL'S Angaben hervorgeht, dass der Darm von *Stenost. bicaudatum* sich genau so verhält wie bei *Microst. lineare*: er „endet vorher blind“.

Der Caudalanhang nun ist der Träger der in ihrer Zahl individuell sehr wechselnden Haftpapillen (vergl. Taf. XXII, Fig. 1—3 *h*); er verschwindet bei lebhafter Contraction des Thieres dadurch, dass er, allmählich sich verbreiternd, schliesslich mit der allgemeinen Körperoberfläche zusammenfliesst, wodurch die Haftpapillen dem Auge des Beobachters zu entschwinden scheinen, thatsächlich gelingt es aber in solchem Falle dennoch nicht selten, dieselben bei günstiger Lage des Thieres als kleine, warzenförmige Vorragungen zu erkennen (vergl. Taf. XXII, Fig. 3 *h*).

Bei Thieren, welche eben den Stockverband verlassen haben, fehlt selbstverständlich zunächst auch der Caudalanhang mit den Haftpapillen. Bald aber zieht sich das Hinterende solcher Thiere leicht kegelförmig aus und leitet so die Bildung eines neuen Schwänzchens ein, an welchem auch rasch Haftpapillen auftreten.

*Microst. giganteum* entbehrt der geschilderten Bildungen völlig. Das Hinterende dieser Thiere, bis zu welchem auch der Darm dicht heranreicht, ist stets mehr oder weniger abgestumpft (vergl. Taf. XXII, Fig. 4 und 5), so dass selbst im ausgestreckten, schwimmenden Zustande dasselbe niemals schwanzartig ausgezogen erscheint (vergl. Taf. XXII, Fig. 6).

Das zweite, *Microst. giganteum* von *Microst. lineare* sondernde Merkmal liegt in dem differenten Verhalten des präesophagealen Darmabschnitts.

Bei *Microst. giganteum* zieht sich derselbe, mächtig entwickelt, bis nahe an das Vorderende des Thieres heran, bei *Microst. lineare* stellt er mehr ein Rudiment eines solchen dar, welches meist nur bis zur Höhe der Wimpergrübchen, seltener als ein kurzes und schmales Stück über diese hinaus sich erstreckt (vergl. Taf. XXII, Fig. 7 und 8 *kd*). Dadurch sondert sich bei *Microst. lineare* ein vorderer Abschnitt des Körpers, welchem der folgende als Rumpf gegenüber gestellt werden kann. In jenem liegen die Augen, das Hirn und eventuell ein kurzer Darmschenkel, die Wimpergrübchen aber bringen die Grenze von Vordertheil und Rumpf zum Ausdruck. Dazu kommt noch, dass der vordere Abschnitt durch Fortfall eines präesopha-

gealen Darmschenkels meist schön durchscheinend ist (vergl. Taf. XXII, Fig. 9).

Eine solche sich äusserlich darstellende Gliederung fehlt *Microst. giganteum*, da hier der mächtig entwickelte, präösophageale Darmtheil den grössten Raum im Kopfabchnitt einnimmt. Daher ist bei *Microst. giganteum* nichts vom Hirn zu sehen, welches, ventral gelegen, vollständig vom Kopfdarm überdeckt wird (vergl. Taf. XXII, Fig. 7 *kd*), bei *Microst. lineare* dagegen ist es, auch der Bauchseite genähert, vor dem präösophagealen Darmrudiment meist deutlich sichtbar (vergl. Taf. XXII, Fig. 9).

Die geschilderten Verschiedenheiten sind an den lebenden Thieren überaus augenfällig, viel weniger, zum Theil gar nicht, an conservirten. Nur das differente Verhalten des Hinterendes beider Thierformen pflegt sich auch beim Conserviren zu erhalten, so dass dasselbe bei *Microst. giganteum* ganz stumpf, bei *Microst. lineare* fast immer zugespitzt erscheint.

Was die weiterhin von HALLEZ zur Artdiagnose von *Microst. giganteum* herangezogenen Charaktere — die Nesselkapseln und die Augen — betrifft, so ist mit dem Hinweis, dass gerade hierin sehr bedeutende individuelle Variationen bestehen, die Verwendung derselben zur Artbestimmung unzulässig.

Wenn auch bezüglich der Augen mit HALLEZ für *Microst. giganteum* im Allgemeinen eine geringere Ausbildung derselben behauptet werden darf, dieselben sogar, wie ich eine Angabe HALLEZ's bestätigend anfügen kann, vollständig fehlen können, ein Befund, welcher mir bei *Microst. lineare* niemals begegnete, so hat doch bereits v. GRAFF ausgeführt, — und ich muss ihm darin beipflichten — wie sehr die Ausbildung der Augen bei *Microst. lineare* graduellen Schwankungen unterworfen ist. Ich fand z. B. an drei Exemplaren dieser Art statt eines zwei Augenpaare in paralleler Anordnung ausgebildet. Das innere Augenpaar war in Form überaus dichter, streifenförmig gruppirter Häufchen ziegelrothen Pigments entwickelt, in derselben Art, aber bedeutend schwächer das äussere (vergl. Taf. XXII, Fig. 10).

Wenn auch, wie schon v. GRAFF angegeben hat, das Augenpigment aus unregelmässig gestalteten Körnchen besteht, so präsentieren sich dieselben doch — bei *Microst. lineare* fast ausnahmslos, bei *Microst. giganteum* minder häufig — in der Anordnung, dass die einzelnen Pigmentkörner hinter einander liegen und zwar von vorn nach hinten an Grösse abnehmend (vergl. Taf. XXII, Fig. 11). Aus dieser

Lagerung resultirt ein charakteristisches Bild der Augen, welches etwa mit einem geraden Komma verglichen werden könnte. Deshalb ist es auch nicht passend, bei diesen Thieren von „Augenpunkten“ zu sprechen.

Ein einziges Mal beobachtete ich an einem *Microst. lineare*, bei welchem die typischen Streifenaugen fast nur rudimentär entwickelt waren, dass über das Integument des Vorderendes ein deutlich erkennbarer rother Schimmer gebreitet war, welcher von zahlreichen, überaus kleinen, zerstreut umherliegenden Pigmentkörnchen<sup>2</sup> herrührte. Bei *Microst. giganteum* gehört eine derartige diffuse Verbreitung der Pigmentkörperchen in freilich beschränkterem Maasse nicht gerade zu den Seltenheiten (vergl. Taf. XXII, Fig. 12).

Bezüglich der Grösse unserer Thiere ergeben meine Ermittlungen zunächst ohne Rücksicht auf Solitärthier und Kettenform für *Microst. giganteum* ca. 2—15 mm Länge<sup>1</sup>), für *Microst. lineare* ungefähr 1—8 mm Länge. Im Verhältniss ist der Querschnittsdurchmesser von *Microst. giganteum* stets der grössere, da die allgemeine Körperform dieser Art eine stark gedrungene ist. Im Gegensatz zu *Microst. lineare*, welches selbst in langen Ketten rasch, leicht und zierlich kriecht und schwimmt, ist denn auch *Microst. giganteum* ein plumpes und träges, nur langsam sich bewegendes Wesen.

Im Uebrigen sind Lebensweise und Organisation sowie die Art der ungeschlechtlichen Fortpflanzung für beide Arten im Wesentlichen dieselben. Immerhin sei aber hervorgehoben, dass die einzelnen Organe, insbesondere das Nervensystem von *Microst. giganteum* nicht in dem Maasse stärker entwickelt sind, wie es der Grössenunterschied erwarten liess.

Ueber die Geschlechtsverhältnisse meiner Thiere kann ich nichts angeben, da mir geschlechtlich differenzirte Individuen niemals zu Gesichte gekommen sind.

Die mitgetheilten Thatsachen dürften genügen, die Berechtigung, *Microst. giganteum* HALL. als selbständige Art aufzufassen, ausreichend zu begründen. Beide Arten wären demnach etwa folgendermaassen zu charakterisiren:

Körper mehr oder weniger elliptisch, schlank, Hinterende in einen schwanzartigen Fortsatz (Caudal-anhang) ausgezogen, welcher Haftpapillen trägt, der

1) Die Maasse beziehen sich stets auf den frei schwimmenden Zustand.

vor den Wimperorganen liegende Körperabschnitt durchscheinend, präösophagealer Darmschenkel rudimentär oder kurz und schmal

*Microst. lineare* OERST.

Körper mehr oder weniger wurstförmig, plump, Hinterende abgestumpft und ohne Haftpapillen, der vor den Wimperorganen liegende Körpertheil nicht durchscheinend, präösophagealer Darmabschnitt breit und lang, bis nahezu an das Vorderende des Thieres sich erstreckend

*Microst. giganteum* HALL.

### Die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomeen.

Die Grundlagen unserer Kenntniss des Prolificationsprocesses der Gattung *Microstoma* bilden die eingehenden Untersuchungen v. GRAFF'S (No. 2 und 3) und HALLEZ'S (No. 1) und die mehr gelegentlichen Angaben SEMPER'S (No. 9, p. 372). Da v. GRAFF (No. 3, p. 172 u. ff.) eine zusammenfassende Darstellung des Gegenstandes, auch unter entsprechender Berücksichtigung der Arbeiten seiner Vorgänger, gegeben hat, kann hier von einem historischen Ueberblick abgesehen werden. Ich werde daher der Angaben früherer Untersucher lediglich an den bezüglichen Stellen gedenken.

Innerhalb der ungeschlechtlichen Fortpflanzung des *Microstoma* lassen sich passender Weise zweierlei Prozesse scharf von einander sondern: der eine bezieht sich auf das äussere Bild und den Rhythmus der successive vor sich gehenden Prolificationsacte, durch welche aus einem ursprünglich einfachen Thier eine Anzahl Theilthiere (Zooide) gebildet werden, welche einige Zeit unter einander im Verbande bleibend die kettenförmigen Thierstöcke entstehen lassen, der andere betrifft die inneren Vorgänge, unter welchen sich bei jedem einzelnen Fortpflanzungsact die Anlage und Ausbildung des Theilthieres vollzieht und sein endlicher Austritt aus dem Stockverbande erfolgt.

Ich beginne mit Ersterem.

#### I.

v. GRAFF hat auf Grund seiner eigenen und der HALLEZ'schen Untersuchungen hierüber folgende Darstellung gegeben (No. 3, p. 174 u. ff.):

Den Ausgangspunkt bilden die sog. Solitärthiere, für welche eine

Durchschnittsgrösse von 0,8 mm unveränderlich<sup>1)</sup> feststeht. Ein solches Solitärindividuum wächst nach hinten in seiner Längsachse bis zu 1,2 mm Länge aus und isolirt nun durch Bildung einer Querwand (Septum) sein hinteres Körperdrittel, womit bereits zwei Individuen gegeben sind, ein vorderes von 0,8 mm und ein hinteres von 0,4 mm Länge. Letzteres erreicht alsbald durch beschleunigtes Wachstum unter gleichzeitiger Neubildung bestimmter Organe die Grösse und Organisation des vorderen Thieres, und es ergibt sich ein aus zwei völlig gleichen, hinter einander liegenden Individuen bestehender Stock. Nun wachsen beide Thiere von je 0,8 mm zu je 1,2 mm Länge heran und gliedern wieder je ihr hinteres Körperdrittel durch Septenbildung ab, so dass jetzt vier Individuen vorhanden sind, zwei (I. und III.) von 0,8 mm und zwei (II. und IV.) von 0,4 mm Länge. Letztere regeneriren wieder bestimmte Organe und wachsen gleichzeitig rasch zu der Grösse der Ersteren aus. Das Ergebniss ist ein in Kettenform sich präsentirender Thierstock von vier gleichen Individuen. Indem dieser Process in der geschilderten Weise weiter geht, erhalten wir Thierketten von 8, 16 und 32 Individuen.

Hieraus ergibt sich, dass erstens immer das hintere Körperdrittel zur Anlage des neuen Individuums verwendet wird, dass zweitens der sich durch Bildung einer Querwand manifestirenden Anlage eines Theilthieres eine Periode beschleunigten, mit Regenerationserscheinungen verbundenen Wachstums desselben folgt, dessen Ziel die Egalisirung des Zooids mit dem Rest des ursprünglichen Thieres darstellt — HALLEZ hat diese beiden Perioden als „temps de formation“ und „temps de régularisation“ unterschieden — endlich drittens, dass die Grösse des vordersten Thieres stets eine constante bleibt (in unserem Beispiel 0,8 mm Länge).

Sieht man davon ab, dass bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Microstomeen, nachdem es eine bestimmte Ausbildung erlangt hat, jedes Theilthier seinerseits den gleichen Prolificationsvorgängen unterworfen wird, d. h. nimmt man an, jedes fertig gebildete Zooid vermehre sich zunächst nicht weiter, so zeigen unsere Thiere dasselbe Bild, welches für die Entstehung der Ephyren aus dem Scyphostoma und die Bildung der Proglottiden aus dem Scolex bekannt und als »Strobilation« bezeichnet worden ist, freilich mit der Maassgabe, dass

---

1) Dieses Maass habe ich der Einfachheit des Beispiels wegen gewählt — die thatsächliche Grösse schwankt bei *Microst. lineare* zwischen 0,6 bis etwa 1,8 mm.

bei der Quallen- und Täniestrobila Ausbildung und Wachsthum der successive entstehenden Individuen gleichmässig fortschreiten, während sie bei den Microstomeen periodisch vor sich gehen.

Soweit v. GRAFF.

Meine eigenen Untersuchungen lehren Folgendes:

Entgegen v. GRAFF's Angabe, dass das Durchschnittsmaass der zur Prolification sich anschickenden Thiere 0.7—1.5 mm Länge betrage<sup>1)</sup>, fand ich Exemplare von *Microst. lineare* von ca. 1.2 mm Länge, welche bereits kleine Ketten darstellten, wogegen andere von nahezu 2 mm Länge noch jeder Andeutung beginnender Fortpflanzung entbehrten. Ebenso verhält sich *Mier. giganteum*, von welcher Art mir wiederholt Thiere von 2 mm Länge begegneten, welche bereits Stöcke von 3, 4, ja selbst 5 Individuen gebildet hatten, indess Thiere von beinahe 4 mm Länge sich noch als Solitärthiere präsentirten. Dass innerhalb dieser Grenzen zahlreiche Uebergänge vorkommen, bedarf keiner ausdrücklichen Erwähnung.

Die auf HALLEZ sich zurückführende Aufstellung, dass es immer das hintere Körperdrittel (oder -viertel) sei, welches als Anlage des neuen Theilthieres isolirt werde, hat durchaus keine allgemeine Giltigkeit.

Bei der Anlage des ersten Zooids einer Kette trifft sie wohl häufig zu; dort indess, wo das Solitärthier bereits eine bedeutende Grösse erreicht hat, ehe es das erste Theilthier anlegt, pflegt die abgrenzende Querwand der Körpermitte sehr genähert zu sein (vergl. Taf. XXII, Fig. 13). In solchen Fällen können aber auch geradezu gleichzeitig zwei Septen auftreten, wodurch die Grösse des vordersten Individuums nahezu auf einen Kopftheil reducirt wird (vergl. Taf. XXII, Fig. 14). Bei der Anlage der Theilthiere höherer Ordnung legt sich aber das trennende Dissepiment vorwiegend nahe der Körpermitte oder in dieser selbst an; ja ich habe nicht selten gesehen, dass am letzten Individuum einer Kette die Querwand in der vorderen Körperhälfte auftrat, so dass das vordere Zooid kleiner war als die Anlage des hinteren (vergl. Taf. XXII, Fig. 15).

Was nun den Rhythmus der insexuellen Propagation betrifft, so begegnet man, wenn eine grosse Anzahl von Ketten untersucht wird, mannigfaltigen Verschiedenheiten in der Ausbildung derselben.

1) Auf p. 174 seiner Monographie giebt v. GRAFF ca. 0.7—1 mm, auf p. 249 dagegen 1—1.5 mm als Durchschnittsmaass für die Solitärthiere an — ich habe im Text beide Angaben zusammengezogen.

Bei der Schwierigkeit, *Microstomeen* dauernd und ohne Störung des Prolificationsprocesses in kleinen, leicht zu übersehenden und der Untersuchung jederzeit zugänglichen Aquarien zu züchten<sup>1)</sup>, sind alle Beobachtungen in dieser Richtung lückenhaft; nur glückliche Zufälle gestatten da und dort einen Einblick in die bezüglichen Vorgänge. Diese Fehlerquelle konnte ich wenigstens einigermaassen durch die grosse Fülle von Ketten aller Art, welche mir zu Gebote standen, ausgleichen.

Ich muss nun bekennen, dass ich den von HALLEZ und v. GRAFF angegebenen Rhythmus der auf einander folgenden Prolificationsacte niemals thatsächlich beobachten konnte. Wenn auch nicht selten Thierketten vorkommen, welche auf das Bestehen eines solchen zu schliessen gestatten, so lässt doch in der Mehrzahl der Fälle der Aufbau der Stöcke eine derartige Schlussfolge nicht zu. Alle Ketten, welche nicht entsprechend den Zahlen 2, 4, 8 u. s. w. gebildet sind, repräsentiren schon ebenso viele Ausnahmen von jener Regel. Dazu kommt noch, dass selbst anscheinend gesetzmässig gebaute Stöcke gelegentlich anders entstanden sind, als es v. GRAFF'S Schema bedingt. So sah ich einen aus 3 schon recht weit gebildeten Individuen bestehenden Stock, bei welchem lediglich das mittlere Zooid ein isolirendes Septum angelegt hatte. Im weiteren Verlaufe entwickelte sich die dreigliedrige zu einer völlig normal gebauten vierzähligen Kette (vergl. Taf. XXII, Fig. 16 a und b).

Diese Erfahrungen lassen v. GRAFF'S Formel mehr als eine theoretische Verallgemeinerung specieller Fälle denn als das übereinstimmende Resultat vergleichender Beobachtung erscheinen. Der Umstand, dass HALLEZ den nachmals von v. GRAFF generalisirten Bildungsmodus von *Microstomeen*-Ketten thatsächlich beobachtet hat, gebietet selbstredend die Anerkennung der v. GRAFF'schen Formel als einer Entstehungsweise von *Microstomeen*-Stöcken, die Allgemeingiltigkeit derselben muss aber entschieden verneint werden, denn unter mehreren Hunderten von mir untersuchten Thierstöcken zeigten höchstens 20 bis 30% jenen von v. GRAFF'S Schema geforderten regelmässigen Bau. Die an dieses geknüpften, mathematisch entwickelten Folgerungen, wie z. B. die Gruppierung der einzelnen Individuen einer Kette nach Altersklassen und Aehnliches, sind demnach von keinem Belang.

Trotzdem mag es aus Gründen der Zweckmässigkeit am Platze sein, den v. GRAFF'schen Bildungsmodus als eine Norm zu betrachten,

1) cf. Anhang: Methodologisches.

aus welcher durch modificirende Einflüsse in dieser oder jener Richtung die abweichende Gestaltung anderer Ketten dem Verständniss näher gebracht werden kann. Dass derselbe auch phyletisch einen ursprünglichen Typus vorstelle, scheint mir allerdings mehr als zweifelhaft.

Die Beobachtung lehrt, dass die Schnelligkeit, mit welcher die einzelnen ungeschlechtlichen Fortpflanzungsacte auf einander folgen, also die Intensität der Prolification, der Wachstumsenergie des sich vermehrenden Thieres im Allgemeinen proportional ist, d. h. rasch wachsende Thiere vermehren sich schneller als langsam wachsende. Das Maass des Wachstums aber ist wesentlich abhängig von den Ernährungsverhältnissen; reichliche Nahrung beschleunigt es und fördert damit die insexuelle Propagation, Nahrungsmangel dagegen retardirt das Wachstum und vermindert so die Intensität der Prolification bis zu völligem Stillstande, welchem dann das Absterben des Thieres auf dem Fusse zu folgen pflegt.

Diese physiologischen Relationen, welche, abgesehen von *Hydra* auch anderweitig, z. B. für die sich theilende *Planaria subtentaculata*, constatirt sind (Nr. 10, p. 274), wirken wohl mit, dass die Anlage von Theilthieren höherer Ordnung an einem Stock oft schon zu einer Zeit erfolgt, in welcher die bezüglichen Stammthiere sich selbst noch als in Ausbildung begriffene Zooide darstellen, so dass die ganze Folge solcher Theilthiere den äusserlichen Charakter einer einfachen Segmentreihe darbietet, der ganze Stock mithin den Anblick eines gegliederten, in Metameren getheilten Wurmes gewährt (vergl. Taf. XXII, Fig. 17).

Auch die Besonderheit der unseren Thieren zukommenden intracellulären Verdauung mag manchmal einen modificirenden Einfluss auf das äussere Bild der ungeschlechtlichen Fortpflanzung ausüben. Bekanntlich besteht dieselbe darin, dass die Nahrung von den Darmzellen direct aufgenommen wird, deren Leiber die Assimilationsherde darstellen. Die durch die Muscularis des Darmes bewirkten und von der Thätigkeit des Hautmuskelschlauches mit unterstützten Contractionen des Darmes besorgen eine möglichst allseitige und gleichmässige Ernährung. Trotzdem mögen gelegentlich da oder dort Wachstumsdifferenzen auftreten, verursacht durch eben solche Differenzen in der Ernährung, welche ein rascheres Gedeihen eines Theilthieres gegenüber einem anderen mit sich bringen. Dadurch vermag ein jüngeres Zooid ein älteres zu überflügeln und so früher als dieses seine volle Ausgestaltung zu gewinnen (vergl. Taf. XXII, Fig. 16 a und b). Um so leichter kann dies dort möglich sein, wo bestimmte Regenerations-

processe bereits das Darmlumen in der Ebene des queren Dissepiments so eingengt haben, dass umfangreichere Nahrungsbissen, wie grössere Daphniden, normaler Weise nicht mehr zu passiren vermögen.

Es ist auch zu berücksichtigen, dass jedem Theilthier, sobald es eine gewisse Organisationshöhe erreicht hat, auch eine besondere Individualität und damit eine dieser eigenthümliche Wachstumsenergie zukommt. Indem nun das Maass dieser letzteren bei den einzelnen Individuen eines Stockes ein verschiedenes sein kann, wird das eine schneller, das andere langsamer seinerseits in weitere Zooide sich zerlegen (vergl. Taf. XXII, Fig. 18).

Dass endlich auch der Temperatur des Wassers auf die Intensität der Prolification von *Microstoma* in dem Sinne ein beachtenswerther Einfluss zusteht, dass grössere Wärme diese Fortpflanzungsart begünstigt, scheint mir ausser Zweifel zu liegen, wenn ich auch unvermögend bin, dermalen specielle Daten darüber mitzutheilen. †

Ich bin nicht der Meinung, mit den angeführten Factoren die oben bezeichneten Abweichungen von der regelmässigen Kettenbildung abschliessend erklärt zu haben, es kam mir dabei vielmehr bloss darauf an, soweit wie möglich die Richtung anzudeuten, in welcher für dieselben befriedigendes Verständniss zu gewinnen wäre.

HALLEZ und ihm folgend v. GRAFF theilen, wie schon kurz erwähnt wurde, die Entwicklung der Zooide in 2 Perioden, den „temps de formation“ und den „temps de régularisation“. Dieser Eintheilung liegt die Annahme zu Grunde, dass mit dem Auftreten eines Septums das durch dieses isolirte hintere Stück des ganzen Thieres bereits ein neues Individuum vorstelle, mithin das weitere Wachstum ausschliesslich ein Wachstum dieses Stückes bedeute.

Diese Annahme ist eine irrige.

Beobachtet man nämlich einige Zeit hindurch die Schicksale einer sich entwickelnden Microstomeenkette, so wird man bald erkennen<sup>1)</sup>, dass das Wachstum eines mit der ersten Anlage eines Theilthieres versehenen Individuums ein wohl in der Richtung der Längsaxe beschränktes, aber sonst allgemeines und gleichmässiges ist, denn es wächst nicht bloss das isolirte hintere Stück, sondern auch der vordere Theil, wie denn überhaupt das Wachstum hier vornehmlich, vielleicht ausschliesslich, in einer Längsstreckung besteht. Diese Wachstumsform kann somit in keiner Weise mit dem segmentalen Wachstum der gegliederten

1) cf. Anhang: Methodologisches.

Würmer verglichen werden: bei *Microstoma* wächst eben das ganze Thier als solches. Dies äussert sich auch darin, dass das Septum seine ursprüngliche Lage nicht fest beibehält, sondern — in manchen Fällen sehr merklich — nach hinten rückt (vergl. Taf. XXII, Fig. 19a und b). Man ist daher nicht befugt, den nach Abzug des abgegrenzten hinteren Stückes restirenden Theil des ganzen Thieres als Mutterthier ersterem Stück gegenüber zu stellen, dieses als ein Wachstumsproduct von jenem betrachtend.

Der angegebene Zustand dauert so lange, bis das hintere Stück einen bestimmten Ausbildungsgrad gewonnen hat, wodurch es befähigt erscheint, als selbständige Individualität den Zusammenhang mit dem vorderen Thiere wenigstens innerlich zu lösen. Dem Auge des Beobachters giebt sich der Erfolg jenes Vorganges dadurch zu erkennen, dass das hintere Zooid nunmehr eigenwillige, von dem Thun des vorderen Thieres unabhängige Bewegungen ausführt.

Aus dem Gesagten ist zu ersehen: erstlich, dass HALLEZ's „temps de formation“ nicht so sehr ein bestimmtes Entwicklungsstadium des sich anlegenden Theilthieres fixirt, als vielmehr einen besonderen Zustand des noch völlig einheitlichen Mutterthieres repräsentirt, zweitens aber, dass das isolirte hintere Stück in keiner Weise ein localisirtes Wachstumsproduct des als mütterliches Individuum bezeichneten Thieres, sondern einfach einen Theil dieses letzteren darstellt, endlich drittens, dass die von v. GRAFF für die ganze Dauer der insexuellen Propagation behauptete Grössenconstanz des vordersten Thieres einer Kette als sogenannten Mutterthieres derselben thatsächlich nicht besteht.

Wenn daher v. GRAFF dem HAECKEL'schen Gedanken, dass die Fortpflanzung ein Wachstum über das individuelle Maass hinaus sei, zustimmend den Solitärthieren eine constante Grösse supponirt und das jeweilig sich abgliedernde, über jene Grösse hinausgehende Stück eines Thieres als ein Wachstumsproduct über das individuelle Maass desselben hinaus, also als Fortpflanzungsproduct — Knospe — bezeichnet, so lassen die eben mitgetheilten Beobachtungen für eine derartige Auffassung keinen Raum mehr. Aber es ist auch an sich bedenklich, das ‚individuelle Maass‘ im Sinne HAECKEL's mit der individuellen Grösse eines Thieres schlechthin zu identificiren, da doch von vorn herein gewiss ist, dass nicht die individuelle Grösse die Individualität, sondern umgekehrt die letztere die erstere bedingt. Auf den Grössenfactor hin, auch wenn er constant wäre, kann demnach

der Individualitätsbegriff des *Microstoma* nicht bestimmt werden. Doch davon im theoretischen Theil.

Die spontane Loslösung der einzelnen Individuen aus dem Kettenverbande erfolgt gewöhnlich dann, wenn der Stock 3 oder 4 fertige Zooide enthält. v. GRAFF'S Annahme, dass sie normal stattfindet, wenn die Kette aus 16 Theilthieren, also aus 8 reifen Individuen bestehe, kann ich daher nicht theilen. Fast ausnahmslos zeigen die zur Abtrennung reifen Individuen bereits die Anlagen neuer Zooide.

Sehr oft bedeutet die Zerlegung einer Kette in ihre Theilthiere im freien Leben die Auslösung äusserer Reize. Ich konnte wenigstens häufig beobachten, dass unsanftes Anrennen irgend eines rasch im Wasser dahineilenden Thieres im Gefolge plötzlicher und heftiger Contraction des betroffenen Stockes den Zerfall desselben nach sich zog. In meinen Zuchtaquarien hielt meine Fürsorge unliebsame Zufälle fern, trotzdem konnte ich Ketten von mehr als 4 ausgebildeten Zoiden nur selten erzielen.

Sehr selten — ich konnte es nur 2 Mal bei *Microst. giganteum* beobachten — findet nur ein Prolificationsact statt und alsdann erfolgt die Trennung (vergl. Taf. XXII, Fig. 20). Als die bezüglichen Theilthiere von einander schwammen, konnte an keinem derselben eine Spur einer Septenbildung wahrgenommen werden.

Ich habe früher (Nr. 11, p. 193) schon angegeben, dass ich zweierlei Formen der Ablösung constatiren konnte. Die eine hat bereits v. GRAFF beschrieben, und es kann auf seine Schilderung hier verwiesen werden (Nr. 2, p. 411). Wenn freilich dieser Forscher dabei bemerkt, „die rechte und linke Seite des Integumentes an der Theilstelle näherten sich mit einem Rucke, wie dem plötzlichen Zuge einer bis dahin gespannten elastischen Membran folgend“, so muss ich bemerken, dass ich ein derartiges Phänomen niemals zu sehen bekam.

Die andere Ablösungsart betrifft drei Ketten aus meinen Zuchtaquarien. Bei diesen schnürte sich der Darm offenbar in der Weise durch, dass jedes Individuum seinen eigenen gesonderten Darmcanal besass. In Folge dessen wurde hier der Zusammenhang zwischen beiden Thieren nicht wie bei der ersteren Trennungsweise durch den Darm, sondern von einem schmalen Parenchymfaden vermittelt, in welchem einige Zellen flottirten; diese traten aber bald theils in das vordere, theils in das hintere Zoid zurück, der Faden selbst zog sich fein aus und riss endlich, ohne dass die Thiere dabei sich besonders contrahirten, und beide Theile waren frei (vergl. Taf. XXII, Fig. 20 a und b)

Der normale Zerfall der Microstomeenketten ist nicht so vorzustellen, dass ein Stock auf einmal in so viele Individuen sich auflöst, wie fertige Thiere denselben zusammensetzen, vielmehr sind es fortgesetzte Zweitheilungen. So zerfiel die auf Taf. XXII, Fig. 21 schematisch wiedergegebene dreigliedrige Kette zuerst in der Ebene  $\alpha$  und dann erst, allerdings bald darauf, in der Ebene  $\beta$ . Nur abnorme Bedingungen, wie andauernde Quälerei, heftige Wasserströme und Behandlung mit gewissen Reagentien und Aehnliches, bewirken einen wirklichen Zerfall in viele Theile.

Bezüglich der zeitlichen Vertheilung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung des *Microstoma* habe ich die interessante Thatsache zu verzeichnen, dass ich dieselbe den ganzen Winter 1888 auf 1889 hindurch bis in den beginnenden Sommer hinein gleichzeitig mit der von *Chaetogaster* und *Nais* beobachten konnte. Während die Thiere bis etwa Ende Februar massenhaft sich vorfanden, wurden sie von da ab zunehmend seltener, ja seit Ende Mai 1889 bis zum Eintritt des eben verflossenen Spätherbstes und Winters, zu welcher Zeit sie wieder zahlreicher erschienen, sind mir nur am 15. Juni 1889 noch 2 Ketten von *Microst. giganteum* zu Gesichte gekommen, die grössten freilich, welche ich überhaupt gesehen habe, von nahezu 2 cm Länge im freischwimmenden Zustande. Auf die letzteren, negativen Befunde möchte ich indess kein besonderes Gewicht legen, weil Arbeiten anderer Art und längere Abwesenheit von hier mich behinderten, den Gegenstand mit jener Aufmerksamkeit dauernd im Auge zu behalten, welche ihm während des Winters und im Frühjahr zu Theil werden konnte.

Irgendwie geschlechtlich differenzirte Microstomeen sind mir niemals begegnet. Wenn ich an a. O. (Nr. 11, p. 193) angab, dass die Oberfläche des Fundortes nie ganz zufriert, so wird dieser Umstand mit Rücksicht darauf, dass unsere Thiere im Schlamm, also in der Tiefe leben, kaum sehr ins Gewicht fallen können, abgesehen davon, dass, wenn die Wärme allein entscheidend wäre, die Geschlechtsgeneration hier überhaupt ausfallen müsste.

Diese Thatsachen sind um so merkwürdiger, als gerade in der Zeit, welcher nach den bisherigen Erfahrungen die Production der Geschlechtsthiere vorbehalten zu sein schien, in unserem Falle ausschliesslich die insexuelle Propagation vor sich ging. Jedenfalls dürften daher meine Erfahrungen die bislang giltige Anschauung, wonach „auf eine Reihe sich bloss ungeschlechtlich fortpflanzender Frühlings- und Sommergenerationen eine abschliessende Herbstgeneration folgt, deren Sprösslinge sich insgesamt geschlechtlich entwickeln, die Begattung

vollziehen und dann absterben, um aus ihren Eiern im nächsten Jahr eine ungeschlechtliche Generation hervorgehen zu lassen“ (No. 3, p. 177), einer Correctur bedürftig erscheinen lassen.

Auf die Frage, ob in diesen Verhältnissen ein Generationswechsel vorliege, wie v. GRAFF vermuthete und RYWOSCH (No. 12, p. 68) es bestätigen zu können glaubt, soll hier nicht eingegangen werden. Vielleicht finde ich Gelegenheit, über diese und so manche andere Frage allgemeineren Interesses, welche sich bei der Beschäftigung mit den verschiedenen Prolificationsweisen der Thiere ungerufen aufdrängen, in einem anderen Zusammenhange mich zu äussern.

## II.

Die inneren Vorgänge bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung der Microstomeen umfassen, wie schon Eingangs angeführt wurde, die Anlage und Ausgestaltung der Theilthiere sowie die thatsächliche Loslösung derselben aus dem Kettenverbande. Es entspricht dem natürlichen Zusammenhang der hier zu schildernden Vorgänge, wenn ich zunächst die Septenbildung, mit welcher jeder einzelne Prolificationsact anhebt, im Verein mit der den Fortpflanzungsact abschliessenden Ablösung aus dem Stockverbande und alsdann die zwischen diesen beiden Processen sich abspielenden Neubildungen gewisser Organe gesondert betrachte.

### A. Septenbildung und Ablösung.

Die ungeschlechtliche Fortpflanzung unserer Thiere wird durch die Bildung einer ringförmigen, quer zur Längsaxe des Körpers gestellten Wand (Septum, Dissepiment) eingeleitet, welche den Charakter einer Anfangs zarten, aber sehr bald kräftiger entwickelten Bindegewebmembran besitzt. Wie schon v. GRAFF erkannte (No. 3, p. 173), ist dieselbe einerseits mit dem Hautmuskelschlauch, andererseits mit der Muscularis des Darmes fest verbunden, wodurch eine Kammerung des zwischen Integument und Darm gelegenen, bald mehr, bald weniger dicht von Parenchym erfüllten Leibesraumes bedingt ist (verg. Taf. XXIII, Fig. 22 und 23 s).

Wenn v. GRAFF in Correctur früher gemachter Angaben in seinem grossen Turbellarienwerk erklärt, dass die „Septa von Anfang an doppelt sind, dass jedoch beide Lamellen anfangs an einander dicht anliegen“ (No. 3, p. 173), so kann ich auf Grund meiner Befunde dieser Darstellung beipflichten. Kerne und ähnliche Differenzirungen

vermochte ich in den Septen nicht aufzufinden, dagegen scheint es mir sicher, dass dieselben von Muskelfasern durchzogen werden, welche freilich mehr als Gerüste der parenchymatösen Ringwände denn als contractile Elemente dienen dürften, wenigstens sind die am lebenden Thier gelegentlich wahrzunehmenden Contractionen der ausgespannten Dissepimente so undeutlich, dass eine Täuschung nicht auszuschliessen ist.

Wie die Septen entstehen, vermag ich nicht anzugeben, vermüthe aber aus dem Zusammenhange der gleich mitzutheilenden Darmfaltung, dass die Bildung der Scheidewände von der Muscularis des Darmes ausgeht.

Im Zusammenhange mit der Dissepimentbildung erfolgt nämlich gleichzeitig die Ausziehung des Darmes in der Ebene des Septums, indem dieses sich verkürzt, wodurch eine Falte des Darmes gebildet wird, welche ebenfalls ringförmig durch das Dissepiment in ihrer Lage fixirt erscheint (vergl. Taf. XXIII, Fig. 23 *df*).

Diese Faltenbildung des Darmes sowie die ferneren Schicksale derselben stehen im engsten Zusammenhange sowohl mit den vornehmlich auf der ventralen Seite vor sich gehenden Neubildungen als auch ganz besonders mit der Ablösung. Diese Beziehungen scheint v. GRAFF durchaus verkannt zu haben. Er sagt (No. 3, p. 173): „Die Abtrennung der Knospe beginnt mit einer Verdickung der Darmwand, die sich allmählich als den Darm umgebender Ringwulst kundgibt. Gleichzeitig mit der Bildung dieses Darmwulstes geht die Ausbildung eines von der Höhe des Wulstes zum Integumente verlaufenden Septums vor sich. Im weiteren Verlaufe sieht man, dass der Darmwulst sich als eine Falte des Darmepithels ausbildet, die mit zunehmendem Wachsthum immer näher an das Integument heranrückt. Eine Folge des raschen Wachsthums der Darmwand an der Theilungsstelle ist ferner, dass sich vor und hinter der nach aussen vorspringenden Falte eine nach innen vorspringende Verdickung bildet, wodurch das Lumen an dieser Stelle verengt und zuletzt ganz unwegsam wird“.

So v. GRAFF.

Dieser Darstellung gegenüber finde ich, dass die Darmfalten von Anfang an als Ringfalten ihren Ursprung nehmen und daher zu keiner Zeit Verdickungen der Darmwand im Sinne v. GRAFF's darstellen. Das Darmepithel bewahrt während des ganzen Fortpflanzungsvorgangs in jeder Hinsicht seinen normalen Charakter. Dass „vor und hinter der nach aussen vorspringenden Falte eine nach innen vorspringende

Verdickung“ entsteht, ist einmal ein durchaus nicht allgemeines Vorkommen, ferner aber entstehen jene einspringenden Wülste, wie solche in verschiedenem Ausbildungsgrade in Fig. 23 auf Taf. XXIII (*dw*) wiedergegeben sind, wohl nur im Gefolge secundär durch die Ausspannung des Darmes hervorgerufener localer Wachsthumdifferenzen oder von Fältelungen innerhalb der Circumferenz der Septalebene.

Der den Darm angeblich umgebende „Ringwulst“ ist sonach nichts anderes als der optische Ausdruck der einfachen Darmfalte am lebenden Thier. Wenn daher v. GRAFF weiterhin den Darmwulst „als eine Falte des Darmepithels sich ausbilden“ sieht, so erkennt er damit nunmehr richtig denselben Zustand, welchen er vorher irrig gedeutet hatte.

Dass ferner die Darmfalte „mit zunehmendem Wachsthum immer näher an das Integument heranrückt“, kann ich gleichfalls nicht als zutreffend anerkennen. Zunächst kommt der Darmwand an der Theilungsstelle gar kein besonderes Wachsthum zu, dieses bewegt sich vielmehr im Rahmen des allgemein sich vollziehenden, dann aber habe ich schon früher darauf hingewiesen, dass das Längenwachsthum des *Microstoma*, indem es mit einer Verkürzung des Querschnittsdurchmessers einhergeht, im Wesentlichen eine Streckung bedeutet. Dadurch würde aber das Integument eher der Darmfalte genähert, als umgekehrt letztere ersterem. Indess muss auch der Darm die Längendehnung mitmachen, so dass er ausgezogen und die Darmfalte dementsprechend verkürzt wird.

Wenn auch v. GRAFF anzunehmen scheint, dass die Theilung thatsächlich in der Ebene des Dissepiments erfolge, so gibt seine Darstellung doch kein klares Bild des Vorgangs selbst.

Meine Befunde stellen diesen so dar, dass sowohl durch das fortschreitende Längenwachsthum, als insbesondere durch die umfangreichen Regenerationen auf der Bauchseite die Darmfalte, welche als solche sehr lange bestehen bleibt, mehr und mehr eingeengt wird, so dass von einem bestimmten Zeitpunkt ab eine Passage durch dieselbe unmöglich wird. Dass die nach innen vorspringenden Verdickungen dies nicht bewerkstelligen können, lehrt die Beobachtung des lebenden Thieres. Die Erweiterungsfähigkeit des Darmes ist in seinem ganzen Verlaufe eine überaus grosse, in der Septalebene aber findet sie schliesslich ihre unverrückbare Grenze, indem die hier neu gebildeten Theile das Lumen des Darmes so einschränken, dass der sonstige Expansionsgrad des letzteren nicht mehr erreicht werden kann. Man kann am lebenden Thier oft sehen, in welchem Maasse die Muskel-

contractionen des ganzen Thieres immer kräftiger werden müssen, um grössere Daphniden z. B. durch die Kette hindurch zu befördern, bis endlich auch die stärksten Zusammenziehungen ein solches Durchpressen nicht mehr zu bewirken vermögen.

Erst wenn die Regenerationsvorgänge beendet sind, senkt sich das Integument in der Septalebene, eine ringförmige Furche bildend, ein. Den sich jetzt, wie v. GRAFF schon sah, trennenden beiden Lamellen des Dissepiments folgend, schiebt sich die flimmernde Ringfurche des Integuments immer weiter nach innen vor, ventral meist, aber nicht immer, tiefer und rascher einschneidend als dorsal, bis sie so allmählich den Darm erreicht. Jetzt erst verschwindet die Darmfalte völlig und „der leiseste Anstoss genügt zur Loslösung“. So dient das Septum gleichsam als die Bahn, auf welcher das Integument gegen die Medianebene hingleitend die Trennung vollzieht (vergl. Taf. XXIII, Fig. 22).

Ich kann nicht zugeben, dass, wie v. GRAFF will, die Ringfurchenbildung des Integuments auf einer Neubildung von Epithelzellen beruhe, denn am lebenden Thier kann man, wenn ein glücklicher Zufall die Beobachtung dieses Vorgangs gestattet, an der Flimmerung sehr deutlich das allmähliche Vorrücken nach innen seitens des vorhandenen Integuments constatiren. In den 7 Abbildungen der Fig. 24 a—g, (Taf. XXIII) ist der schrittweise Verlauf der Ablösung schematisch dargestellt; nach dem Gesagten bedürfen dieselben keiner weiteren Erläuterung.

Die Einschnürung des Darmes stellt sich also als eine rein mechanische, durch die sich verändernde Umgebung bedingte dar und ist so zu sagen eine erzwungene. Dass dem wirklich so ist, beweist das Verhalten der eingeengten Darmstelle. Die Figuren 2, 3 und 6 auf Tafel XV der Turbellarienmonographie v. GRAFF's illustriren dies vorzüglich. Sie beziehen sich sämtlich auf „ein Tochterindividuum 1. Ordnung, das sich beim Abtöden von einem aus 4 Individuen bestehenden Stocke getrennt hatte“.

Tödtet man nämlich Microstomeenketten mittels gewisser Reagentien wie Pikrinschwefelsäure, MERKEL'scher Lösung u. a. oder bringt man sie in ungünstige Lebensbedingungen, so kommt es häufig vor, dass die Kette an Theilungsstellen gewaltsam zerbricht, welche vorher äusserlich zu baldiger Ablösung vorbereitet schienen. Untersucht man nun derartige Theilstücke auf Schnitten, so findet man den Darm an der Rissstelle sehr oft in Y-form klaffend. Macht man das Experiment bei schwacher Vergrösserung unter dem Mikroskop, so zeigt

sich, dass der in der Ebene des Dissepiments eingeeugte Darm im Momente der Einwirkung des Reagens mit einem Ruck wie eine plötzlich befreite gespannte Feder aus einander klappt. So bekommt man die Befunde von Zuständen, welche den angeführten Bildern v. GRAFF'S entsprechen.

In anderen Fällen tritt nun ein solches Auseinanderschnellen des Darmes nicht ein, vielmehr entsteht lediglich eine meist unbedeutende Wundstelle, welche mit staunenswerther Geschwindigkeit vernarbt, respective durch das Integument verschlossen wird.

Aus diesen Thatsachen folgt zweierlei: einmal bestätigen sie, dass der Darmtractus in der Septalebene thatsächlich eingeeugt wird und sich daher in einem latenten Spannungszustand hohen Grades befindet, zweitens aber erweisen sie, dass für den Ablösungsvorgang jedenfalls ein bestimmter Zeitpunkt als der normal die Abtrennung bedingende vorhanden sein muss, charakterisirt dadurch, dass die Wachstumsenergie der epithelialen Ringfurche einmal eine Stufe erreicht, in welcher sie die Spannkraft des eingezwängten Darmes übertrifft und so ein Auseinanderschnellen des Darmes bei der thatsächlichen Lösung unmöglich macht.

Man wird kaum fehlgehen, wenn man den gekennzeichneten Zeitpunkt in dem Moment gegeben sieht, in welchem die Darmfalte als solche vollkommen verschwindet. Jede vor Eintritt dieses Vorgangs erfolgende Trennung wäre demnach eine vorzeitige.

### B. Regenerationen.

Ehe ich zur Darstellung der Neubildungen schreite, habe ich die allgemeine Bemerkung vorauszuschicken, dass die hier in Betracht zu ziehenden Verhältnisse zum Theil so unbestimmte Bilder liefern, dass es — für mich wenigstens — unmöglich war, überall eine sichere Entscheidung zu treffen. Schon SEMPER — und ich muss ihm darin vollkommen beipflichten — erkannte in den *Microstomeen* für histologische Zwecke „ein ungemein ungünstiges Material“ (No. 9, p. 372). Bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung unserer Thiere sind die Schwierigkeiten für eine intensive Untersuchung aus naheliegenden Gründen noch weit erheblicher. Die zwar localisirte, aber dafür massenhafte Ansammlung und Wucherung von Zellen erschwert eben eine klare Einsicht ausserordentlich.

Diese Sachlage schien mir zu besonderer Vorsicht zu mahnen, deren Ausdruck, wie ich hoffe, an den bezüglichen Orten nicht vermisst werden wird.

## I.

Sobald ein Dissepiment gebildet ist, finden sich unmittelbar hinter demselben und zwar fast ausschliesslich auf der Bauchseite dicht gedrängt zahlreiche Zellen. Dieselben sind vorwiegend von ovoider oder runder Form, mit ansehnlichen Kernen und stark mit Carmin sich tingirenden grossen Kernkörperchen versehen und von einem fein granulirten, sich leicht färbenden Protoplasma erfüllt. Ihre Grösse entspricht entweder derjenigen der freien Bindegewebszellen oder bleibt hinter derselben zurück (vergl. Taf. XXV, Fig. 42 a).

Diese Zellenmasse lässt zwei seitliche von einem unpaaren, grossen, in der Mitte der Bauchfläche gelegenen Zellenhaufen unterscheiden, eine Sonderung, welche indess keineswegs scharf ausgeprägt ist (vergl. Taf. XXIII, Fig. 25). Die seitlichen Zellenlager erheben sich zu beiden Seiten des Darmes zwischen diesem und dem Integumente etwas in die Höhe, während das mediale Zellenpolster an der ventralen Darmwand, von welcher es immer deutlich getrennt ist, seine Begrenzung findet.

Ich darf nicht unerwähnt lassen, dass auch unmittelbar vor dem Dissepiment eine freilich im Verhältniss weit geringfügigere Anhäufung gleichgearteter Zellen zu finden ist, welche nachmals vornehmlich zu Drüsen umgewandelt werden, wie solche am Hinterende unserer Thiere constant zu treffen sind.

Woher stammen nun alle diese Zellen?

Während v. GRAFF 1875 angab, dass die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Microstoma* „durch eine intensive Zellvermehrung sowohl im Integumente als in der Darmwandung, wodurch wir zunächst das Bild eines quer über den Körper hinlaufenden dunklen Streifens erhalten“ (No. 2, p. 410), eingeleitet werde, liessen ihn spätere Untersuchungen hiervon, wie ich glaube, mit Recht, stillschweigend zurückkommen und sowohl das Gehirn als auch die Adnexa des Pharynx (Schlundring und Drüsen), ja sogar das angeblich neu entstehende Integument in der Theilungsebene als Neubildungen des Parenchyms ansehen (No. 3, p. 173).

Meine eigenen Befunde führten mich zu den gleichen Ergebnissen.

Schon die anatomische Untersuchung des *Microstoma* hatte einen eigenthümlichen Thatbestand festgestellt; v. GRAFF sagt nämlich: „Bei keiner anderen Rhabdocoelide sind die Bindegewebszellen — hier mit Kern, Kernkörperchen und sehr grossem Protoplasmaleib versehen — in so grosser Zahl und Selbständigkeit vorhanden“ (No. 3,

p. 70). Den Schlüssel zum richtigen Verständniss dieser bedeutungsvollen Auffindung geben die Thatsachen der Regeneration während der ungeschlechtlichen Fortpflanzung.

Es kann in der That kein Zweifel bestehen, dass es Elemente der genannten Art von Bindegewebszellen sind, welche sich in der geschilderten Weise dicht hinter dem Septum ansammeln und so das gesammte bauchständige Zellenlager hervorgehen lassen. Diese Elemente von parenchymatöser Abstammung, welche weiterhin einfach als „Bildungszellen“ bezeichnet werden sollen, bilden entweder durch unmittelbare Umwandlung (einzellige Drüsen z. B.) oder nach vorausgegangener Vermehrung den Ausgangspunkt für die Regenerationsprocesse.

Demnach besitzen die zwischen den Trabekeln der Gerüstsubstanz zahlreich in der Perivisceralflüssigkeit suspendirten Bindegewebszellen nicht nur eine gewisse Selbständigkeit, sondern auch zum grossen Theile wenigstens eine Indifferenz ihrer besonderen Organisation und Leistung, welche sie befähigen, zu jeglicher Art von Organbildung benützt zu werden. Darf man im Hinblick darauf in diesen Elementen vielleicht auf embryonaler Stufe stehen gebliebene Zellen erblicken, so stellen sie doch sicherlich Bildungszellen vor, welche dem Thiere bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zur freiesten Verwendung zu Gebote stehen.

Dieser Umstand sowie die Thatsache, dass sich eine Neubildung von Zellen vom Integumente her nicht nachweisen lässt, dieses letztere vielmehr während der ganzen Prolification seinen Charakter eines einfachen, flimmernden Epithels unverändert erhält, setzen es ausser Zweifel, dass die Regenerationsvorgänge bei der insexuellen Propagation des *Microstoma* auf der Bildungsfähigkeit von Elementen des Parenchyms beruhen.

Zwischen O. SCHMIDT und v. GRAFF bestand eine Differenz darüber, ob die Augen oder der Pharynx per regenerationem zuerst entständen. Ich erwähne dieses Umstandes, um daran anzuknüpfen, dass die einzelnen Regenerationen theils in einander greifen, theils neben einander verlaufen, so dass ein Streit, welches Organ früher oder später gebildet werde, müssig erscheint. Und dies um so mehr, als die Zeitfolge der Neubildungen mannigfachen Schwankungen unterworfen ist, weshalb ein Schluss von dem Ausbildungsgrade eines Organs auf eine entsprechende Entwicklungsstufe eines anderen gelegentlich nicht zutrifft. Nur bezüglich des Nervensystems muss zugestanden

werden, dass die unten zu beschreibende Commissurenbildung der Seitennerven bereits im Gange ist, ehe sonstwo deutliche Differenzierungen in der bauchständigen Zellenmasse kenntlich werden.

## II.

Es ist nothwendig, ehe ich die Regeneration des Gehirnganglions schildere, den Bau des Nervensystems unserer Thiere kurz zu betrachten, da die Ergebnisse meiner bezüglichen Untersuchungen von den bisher gewonnenen nicht unwesentlich abweichen.

Eine zusammenfassende Darstellung der Anatomie des Nervensystems von *Microstoma* auf Grund der zuerst von SEMPER gemachten Angaben sowie eigener Untersuchungen hat v. GRAFF gegeben. Er sagt: „Darnach (sc. nach SEMPER) besteht dasselbe aus einem zweilappigen Gehirne, das vor dem Schlunde und unter dem vorderen Darmblindsack gelegen ist. Von dem Gehirne geht ausser den beiden Längsnervenstämmen noch jederseits ein Nerv nach unten und hinten, welche beiden Nerven sich hinter dem Pharynx zu einem Schlundring vereinigen. HALLEZ hat später das Gehirn ebenfalls gesehen, jedoch bloss zwei nach vorn und zwei nach hinten abgehende Nerven constatirt, ohne von einem Schlundring zu sprechen. Ich kann SEMPER'S Beobachtungen insoweit bestätigen, als auch ich in der von ihm angegebenen Lage das Gehirn vorfand. Ein Querschnitt oder Horizontalschnitt zeigt dasselbe als eine compacte, längliche Masse, mit einer aus dicht gelagerten runden Ganglienkernen bestehenden Rinde und einer feinkörnigen, schwach querstreifigen centralen Masse. Auch habe ich auf Querschnitten durch die Schlundregion die beiden Nervenstämmen jederseits, den Längsnervenstamm und den der Schlundwand anliegenden Nerven vorgefunden. Der erstere verliert sich alsbald in der Haut, der letztere ist jedoch nicht weiter nach hinten über den Pharynx hinaus zu verfolgen, sondern bildet einen Schlundring, wie SEMPER ganz richtig beschrieben hat. Wenn dagegen SEMPER angibt, dass „die beiden seitlich liegenden Nervenstränge ohne alle Anschwellungen den ganzen Körper bis an das nächste schon ausgebildete Zooid durchziehen, wo sie mit den Ganglienhälften des sogenannten Gehirns ebenso zusammenhängen, wie dies die Nerven des Bauchmarks einer Naidenkette thun“, so kann ich im Hinblick auf das eben Gesagte, sowie die bei Besprechung der ungeschlechtlichen Fortpflanzung zu schildernde Neubildung des Gehirns in den Knospen einer solchen Darstellung nicht beitreten“ (No. 3, p. 111).

Untersucht man gut conservirte Exemplare von *Microstoma lineare*

oder *giganteum* auf Längs-, Quer- und Horizontalschnitten, so findet man, dass sich das Gehirn (Hirnganglion = dorsales Schlundganglion) als ein seine Duplicität bald mehr, bald weniger deutlich ausprägender Ballen von Fasersubstanz präsentirt, welcher bei *Microst. lineare* zu meist vor, bei *Microst. giganteum* unter dem präösophagealen Darm-schenkel, der Bauchseite genähert, gelegen ist. Diesem Faserkern dicht angeschmiegt befindet sich ein individuell verschieden stark entwickelter Belag von Ganglienzellen als Rindenschicht. Wie bereits v. GRAFF angegeben hat, ist das Gehirn in das Körperparenchym eingelagert (No. 3, p. 109), es will mir aber scheinen, dass seine Peripherie durch eine feine bindegewebige Hülle vom umgebenden Parenchym gesondert ist, obgleich eine solche Abgrenzung, zumal von genügender Deutlichkeit, nicht immer wahrzunehmen ist.

Aus dem Gehirn entspringt nach vorn und nach hinten je ein Nervenpaar. Das vordere ist minder stark entwickelt und löst sich nach sehr kurzem Verlaufe pinselförmig in feinste Fibrillen auf, welche jedenfalls die Thätigkeit der zahlreichen Drüsen des Vorderendes (Kopfdrüsen) reguliren, die Augen versorgen, überhaupt die hochgradige Sensibilität dieses Körpertheiles bedingen. Das hintere Nervenpaar nimmt aus der ventralen Basis des Hirns seinen Ursprung in Form zweier mächtigen Stränge: es sind die Längsnerven (Seiten-nerven).

Mit Unrecht bestreitet v. GRAFF die Angaben SEMPER's über den Verlauf dieser Nerven, um sie seinerseits sich alsbald in der Haut verlieren zu lassen. SEMPER ist vollkommen im Recht, wenn er „die beiden seitlich liegenden Nervenstränge ohne alle Anschwellungen den ganzen Körper bis an das nächste, schon ausgebildete Zooid durchziehen“ sieht. In der That durchlaufen diese beiden Nerven zu beiden Seiten des Thieres, etwas der Bauchfläche genähert und dem Integument innig angelegt, die volle Leibeslänge<sup>1)</sup>.

Vorne, gleich hinter ihrem Ursprung, ziehen sie an der Innenseite der Wimpergrübchen und unter denselben hin, an dieselben Fibrillen abgehend. Am Hinterende convergiren sie und lösen sich in ähnlicher Weise pinselförmig auf, wie ich das vom vorderen Nervenpaar angegeben habe. Einander überaus nahe anastomosiren nun ihre feinen Fibrillen vielfach unter einander, wodurch eine hintere Verbindung der beiden Längsnerven hergestellt wird. Bei *Microst. lineare*

---

1) Ich merke hier an, dass ich das gleiche Verhalten des Längsnervenpaares auch für *Macrostoma hystric* constatiren konnte.

erfolgt die Aufpinselung des Lateralnervenpaares nach schwachen Anschwellungen ihrer Endstücke, Bildungen, welche wohl mit der Function der Haftpapillen in Zusammenhang stehen. Solche »Caudalganglien« konnte ich bei *Microst. giganteum* nicht finden (vergl. das Schema (Fig. 29) auf Taf. XXIV).

Aus der bisherigen Darstellung ist zu ersehen, dass für den angeblichen „Schlundring“ der Microstomeen kein Platz bleibt, wenigstens nicht in der Form, in welcher er beschrieben worden ist.

Der Schlundring von *Microstoma* ist eine in sich abgeschlossene, selbständige Bildung, ein Pharyngealnervensystem, welches keine erkennbare Beziehung zum Centralnervensystem aufweist und, wie ich vorwegnehmend gleich hinzufügen will, per regenerationem unabhängig vom übrigen Nervensystem in loco entsteht.

In völlig gleicher, durch keine Anschwellung unterbrochener Mächtigkeit stellt es einen in sich geschlossenen, den Pharynx umgreifenden, horizontal gestellten Ring parallel angeordneter Fasern vor, dessen Peripherie mit Ganglienzellen in wechselnder Anzahl belegt erscheint. Seine Lage ist etwa bestimmt durch die Ebene, welche von der Bauchseite gerechnet das erste Drittel des Schlundes von dem übrigen Theile desselben scheidet, seine Stärke durchschnittlich gleich der der Längsnerven.

Diesen merkwürdigen Befund fand ich an ungefähr hundert Schnittserien bestätigt. Alle Bemühungen, einen Zusammenhang zwischen dem Hirn oder den Lateralnerven und dem Pharyngealring nachzuweisen, führten zu negativen Resultaten. Selbst dort, wo ein hoher Contractionszustand im Augenblick der Abtödtung das Gehirn und den vorderen Abschnitt des Schlundnervenrings einander sehr genähert hatte, musste eine deutliche Trennung beider Bildungen zugegeben werden. Dies gilt ebenso von Solitärindividuen wie vom sich heranzubildenden Theilthier. Wenn mich demnach die Thatsachen zwingen, den Schlundring der Microstomeen als ein Organ sui generis aufzufassen, so muss ich doch aus theoretischen Ueberlegungen die Möglichkeit offen lassen, dass secundär eine Verbindung zwischen Gehirn und Pharyngealring etwa durch überaus feine, der Beobachtung nur schwer zugängliche Fibrillen stattfindet. Eine solche Möglichkeit gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man bedenkt, dass einerseits bei der Besonderheit der hier in Frage kommenden, überaus ungünstigen Sachlage das Auffinden einer derartigen Verknüpfung nahezu unmöglich ist, andererseits ein Abgehen feinsten Fibrillen aus dem Central-

organ sowohl wie aus den Längsnervenstämmen anderweitig gelegentlich thatsächlich beobachtet werden kann.

Sollten fernere Untersuchungen diese Annahme durch die Beobachtung ausser Zweifel setzen, so würde doch, meine ich, dadurch dem Pharyngealnervensystem von *Microstoma* eine gewisse Selbständigkeit nicht abgesprochen werden können.

### III.

Da die seitlichen Nervenstämmе vom Mutterthier direct in das Theilthier übergehen, handelt es sich für das letztere bei der Regeneration des Nervensystems vornehmlich um die Neubildung des Gehirns.

Die ersten Angaben darüber rühren von SEMPER her. Nach ihm entsteht das Hirn (sein dorsales Schlundganglion) „durch Verschmelzung zweier seitlich auftretenden Zellgruppen, die sich in der Mittellinie vereinigen“ (No. 9, p. 372). v. GRAFF fand dann, dass aus der in der Mitte des Bauches auftretenden Anhäufung von Bindegewebszellen „jederseits sich eine Zellgruppe sondere, die vorne und hinten verwachsend das Gehirn mit dem Schlundring herstellt“ (No. 3, p. 173).

Meine Untersuchungen ergaben eine wesentlich differente Bildungsweise des nervösen Centralorgans.

Dasselbe nimmt nämlich seinen Ursprung aus den beiden Lateralnerven, indem aus jedem derselben hinter dem Septum nach innen und etwas nach oben Faserzüge hervorwachsen. Indem diese einander entgegenstrebenden Stränge sich in der Medianlinie vereinigen, stellen sie eine zunächst fadendünne Commissur her (vergl. Taf. XXIII, Fig. 26 a und b — c). An den Ursprungsstellen der Commissurenschenkel entsteht gleichzeitig eine leichte Verdickung der Fasermasse (Punktsubstanz), welche rings von Zellen umlagert ist. Unter Verkürzung und damit natürlich einhergehender Verdickung des Verbindungsstranges rücken die seitlichen Faserkerne mit ihren freilich nicht continuirlich bleibenden Zellenbelagen gegen die Mittellinie zu vor und verschmelzen schliesslich in derselben, womit das neue Hirnganglion im Wesentlichen fertig ist (vergl. Taf. XXIII, Fig. 27 und Taf. XXIII, Fig. 28 a — d).

Demnach tritt nicht die gesammte Fasermasse der Längsnerven in die Commissurenbildung ein; ein kleiner Rest hält die Verbindung mit den Seitennerven des vorausgehenden Individuums aufrecht. Dieser Zusammenhang wird aber durch die Umbildung und das Wachs-

thum der vor den Commissurenursprungsstellen liegenden Zellmassen früher oder später gelöst (vergl. die Schemata Fig. 30 a—f auf Taf. XXIV).

Was nun die Zellen betrifft, welche sich an der Hervorbringung des Gehirns betheiligen, so schliesst sich nach früheren Angaben eine Herleitung derselben aus dem Integumente aus. Man könnte daher zunächst an diejenigen Elemente denken, welche die Faserstränge der Lateralnerven begleiten. In der That schieben sich auch mit den vorwachsenden Faserzügen einzelne Zellen in innigster Verbindung mit jenen vor. Aber von einer Vermehrung dieser Elemente ist Nichts wahrzunehmen, und ihre geringe Zahl lässt den mehr oder weniger reichlichen Zellenbelag des fertigen Hirns nicht verstehen. Ich zweifle daher nicht, dass Elemente der seitlichen Zellenpolster, also Bindegewebszellen, sich in Ganglienzellen umbilden, beziehungsweise durch Umwandlung in Fasersubstanz die paarigen Gehirnanlagen mitbilden helfen, umsomehr, als auch v. KENNEL für seine *Planaria fissipara* eine derartige Entstehungsweise für wahrscheinlich erklärt.

Hierin nun komme ich theilweise mit den Angaben von SEMPER und v. GRAFF überein, aber mit dem Unterschiede, dass die genannten Forscher die beiden lateralen Zellenlager in toto und allein das neue Hirn bilden lassen, während ich den Anstoss zur Regeneration des Gehirns in den Längsnerven finde und überdies die weitaus überwiegende Mehrheit der Elemente der angezogenen Zellenhaufen sich in Drüsen umwandeln sehe, wovon später die Rede sein wird.

Das Mitgetheilte erweist das regenerirte Centralorgan des Nervensystems als eine bilateral-symmetrische Bildung, deren Ursprung auf die Längsnerven zurückgeht, aus deren Commissurenbildung dicht hinter dem Septum unter Mitbetheiligung bindegewebiger Bildungszellen es hervorgeht.

Mit der Entwicklung des Hirnganglions steht die Entstehung des Pharyngealnervensystems in keinem directen Zusammenhang; dieses letztere wird daher im Anschluss an die Pharynxbildung abzuhandeln sein.

#### IV.

Die Entstehung der neuen Communication zwischen dem Darm und der Aussenwelt am angelegten Zooid stellt v. GRAFF in folgender Weise dar: „Zugleich mit dem Auftreten des Septums gewahrt man unmittelbar hinter demselben eine dichtere Anhäufung von Bindegewebszellen auf der Mitte des Bauches, und aus diesem Zellhaufen entwickeln sich die Pharyngealzellen. Während der Haufen zugleich

mit der Grössenzunahme der einzelnen Zellen wächst, bildet sich eine kleine Grube an der Hautoberfläche, die tiefer und tiefer werdend in diesen Pharyngealzellenhaufen hineinwächst.“

Auch ich glaubte lange Zeit, dass die Regeneration des Pharynx auf einer einfachen Integumenteinstülpung beruhe. Wenn man eben nach aussen durchgebrochene Schlundbildungen untersucht, möchte man auch leicht geneigt sein, eine derartige Entstehungsweise anzunehmen. Dass dem indess nicht so ist, davon hat mich das Studium meiner zahlreichen Schnittserien überzeugt.

Ich stimme mit v. GRAFF überein, dass es das mittlere bauchständige Zellenpolster ist, welches sich an der Regeneration des Pharynx betheiligt, aber nicht in der von v. GRAFF angegebenen Weise, dass in die Elemente desselben sich das Integument einsenkt, sondern vielmehr ein Theil dieser Elemente selbst den Pharynx constituirt, indess der andere Theil die Adnexa desselben (Pharyngealdrüsen, Schlundring) entstehen lässt.

Die Pharynxbildung leitet eine Umwandlung der indifferenten Bildungszellen ein. Dieselben nehmen an Grösse zu, ziehen sich in die Länge und nehmen eine cylindrische Form an, indem gleichzeitig ihre Protoplasmaleiber feinkörnig granulirt und für Farbstoffe imbibitionsfähiger werden. Die so umgewandelten Zellen legen sich an einander und bilden zwischen sich zuerst nahe dem Darm und meist senkrecht zu diesem einen feinen Spalt: sie schicken sich an, ein Epithel zu constituiren (vergl. Taf. XXIV, Fig. 31).

Dieser Process schreitet sehr rasch vom Innern gegen die Peripherie hin fort, ist also ein centrifugaler. Erst wenn der Längsspalt, in dessen Umkreise sich nun ein echtes Epithel entwickelt hat (vergl. Taf. 24, Fig. 32 *a* — *d*), bis nahe an das Integument herangekommen ist, senkt sich das letztere an der bezüglichen Stelle leicht grubenförmig ein und bildet so eine seichte Mundbucht. Alsbald verschmilzt aber das Epithel der Mundbucht mit dem des Längsspaltens und der Durchbruch ist erfolgt (vergl. Taf. XXIV, Fig. 33).

In den Fällen, in welchen eine starke Ausdehnung des Darmes den Raum zwischen diesem und dem Integumente sehr reducirt, pflegt die Anlage des Pharynx von vorn herein eine flaschenförmige zu sein, wobei das weite Lumen dem Darne anliegt und nur der Hals als feiner Spalt der Epidermis zustrebt (vergl. Taf. XXIV, Fig. 34).

Die Communication des regenerirten Schlundes mit dem Darm erfolgt erst sehr spät; es ist das letzte Moment, dessen Erfolg den Egalisirungsprocess des Theilthieres abschliesst. Schon ziemlich lange,

ehe dieser letzte Schritt geschieht, zeigt der Pharynx die charakteristischen Contractionen und Expansionen, aus welchen daher auf einen Vollzug des Durchbruchs desselben in den Darmcanal nicht geschlossen werden kann.

Die geschilderte Regeneration des Pharynx geht, soweit die erste Epithel- und die Mundbuchtbildung in Betracht kommt, jedenfalls überaus rasch vor sich. Unter fast hundert Schnittserien habe ich nur einige wenige (vergl. Taf. XXIII, Fig. 32 *a—d*), in welchen der richtige Zeitpunkt der Conservirung getroffen erscheint. Da am lebenden Thier im unverletzten Zustande die in Rede stehenden Vorgänge wohl nicht leicht beobachtet werden können, muss ihre Erkenntniss der Gunst des Zufalls überlassen bleiben. Es ist daher auch leicht zu begreifen, dass gerade Quetschpräparate, an welchen v. GRAFF vielfach untersucht hat, geeignet sind, zu irrthümlichen Anschauungen führende Bilder zu liefern. Wenn daher v. GRAFF in seinen Mittheilungen vom Jahre 1875 die erste Anlage des zukünftigen Schlundes in Form eines „runden, wasserhellen Bläschens“ (No. 2, p. 411) erkennen will, so kann vielleicht damit das birnförmige Lumen des eben nach aussen durchgebrochenen Pharynx gemeint sein. Wenn dagegen SEMPER erklärt: „Auch glaube ich gesehen zu haben, dass anfänglich der junge, mit dem Rumpfdarm noch nicht in Verbindung getretene Kopfdarm aus zwei deutlich geschiedenen Hälften besteht“ (No. 9, p. 372), so muss ich gestehen, dass ich keine verständigende Beziehung dieser Angabe zu den thatsächlichen Befunden aufzufinden vermag. Gleich v. GRAFF lässt auch SEMPER den Schlund irrthümlich aus einer Einsenkung des Integuments hervorgehen.

Die angegebene Genese des Pharynx bringt es mit sich, dass derselbe zunächst einer Flimmerung entbehrt (vergl. Taf. XXIV, Fig. 35). Erst späterhin entwickeln die Epithelzellen Wimpern; frühzeitig dagegen erscheint das epidermoidale Epithel der Mundbucht dem eigentlichen, dem Parenchym entnommenen Schlundepithel gleichgebildet (vergl. Taf. XXIV, Fig. 33). Die weitere Ausgestaltung des Pharynx bedingen neben dem Wachsthum, also der Grössenzunahme desselben, die in seinem Umkreise sich vollziehenden Neubildungen, vornehmlich der überaus zahlreichen Schlunddrüsen und des Pharyngealnervengerös.

Letzterer entwickelt sich, wie schon oben bemerkt wurde, selbständig in loco aus Elementen eben jener bauchständigen medialen Zellenmasse, von welcher auch die Regeneration des Pharynx ihren Ausgang nimmt.

Die erste Anlage des Pharyngealnerven wird meist zu einer Zeit kenntlich, in welcher die Epithelzellen des Schlundes bereits mit Wimpern ausgestattet sind. Sie gibt sich als ein continuirlicher, ringförmiger, dünner Strang feinsten Fasern kund, welcher den neu angelegten Pharynx etwa in der Höhe seines ersten Drittels von der Ventralfläche her umgreift (vergl. Taf. XXIV, Fig. 36). Die Mächtigkeit des Schlundnervenringes nimmt im weiteren Verlaufe seiner Ausbildung mehr und mehr zu, um schliesslich die Stärke der Längsnerven zu erreichen. An der Peripherie dieses nervösen Stranges kann man an günstigen Schnitten Zellen wahrnehmen, deren Ausläufer in die Faser-masse hinein sich verlieren, also wohl Ganglienzellen vorstellen (vergl. Taf. XXV, Fig. 37 *a* und *b*).

Wenn es mir auch nicht gelang, das thatsächliche Entstehen des Nervenringes zu beobachten, so kann es doch in keiner Weise zweifelhaft sein, dass das ganze Pharyngealnervensystem durch tiefgreifende Umwandlungen von Bildungszellen des Parenchyms seinen Ursprung nimmt.

Im Umkreise des Schlundes sondern sich die zahlreichen einzelnen Drüsen, welche als „Pharyngealdrüsen“ bekannt sind. Sie sind es, welche den weitaus grössten Theil der Elemente des medialen ventralen Zellenpolsters in Anspruch nehmen. Ihre allmähliche Umwandlung aus indifferenten Bindegewebeelementen in typische Drüsen lässt sich unschwer verfolgen.

Derartige Zellen nehmen durch starkes Wachstum rasch an Grösse zu, runden sich dabei ab, und ihr Protoplasma bekommt einen sehr granulirten Charakter. Haben sie eine gewisse Grösse erreicht, so ziehen sich die dem Pharynx zugekehrten Pole derselben zu Fortsätzen aus, wodurch sie Flaschenform gewinnen, während die Kerne an die entgegengesetzten Pole rücken. Indem nun die halsartigen Fortsätze der Flaschenzellen noch weiter sich verlängern, gelangen sie schliesslich in das Pharyngealepithel, an dessen Aussenseite sie mittelst feiner Poren münden. So stellen sich diese ausgezogenen Fortsätze als feine Ausführungsgänge der im Uebrigen zu Drüsen umgewandelten Zelleiber dar. Nicht selten sieht man diese zarten Drüsen-canäle die Faserzüge des pharyngealen Nervenringes durchsetzen (vergl. Taf. XXV, Fig. 38).

Aus dem Gesagten ergibt sich, dass, abgesehen von dem der Epidermis entstammenden Mundbuchttepithel, der gesammte Pharynx sowie sein Nervenring und Drüsenapparat parenchymatischen Ursprungs sind.

## V.

Ich bin nicht im Stande, über die Genese der Augen Anderes mitzutheilen, als was sich am lebenden Thier feststellen lässt, denn das Augenpigment wird, wie ich zu meinem Leidwesen wahrnehmen musste, durch die unumgehbare Behandlung mit Alkohol ausgezogen, wenigstens vermochte ich auf Schnitten keine Spur von demselben aufzufinden.

Dass die Augenflecke so wenig wie der Pharynx, sondern das Gehirn zuerst erscheint, wurde schon oben gesagt. Immerhin treten die Augen sehr frühzeitig, zunächst als punktförmige Flecke auf. Diese Flecke werden von kleinen, unregelmässigen Pigmentkörnchen gebildet, an welche sich mit der fortschreitenden Differenzirung der Organe neue Körnchen anlagern. Indem so das Auge an Grösse zunimmt, ordnen sich die Pigmentkörner von vorn herein in der bereits geschilderten Streifenform an. So wenigstens bei *Microstoma lineare*; bei der grösseren Art pflegt auch in der Regeneration eine mehr diffuse Vertheilung der sich allmählich einstellenden Pigmentkörnchen vorzuwalten. Diese Körner liegen von Anfang an so völlig oberflächlich am lebenden Organismus, dass ich der Angabe HALLEZ'S (No. 1, p. 10), sie entstanden im Integument, auch ohne Beleg durch Schnitte beipflichten zu dürfen glaube.

## VI.

Ueber die Neubildung der wimpernden Sinnesgruben haben die bisherigen Untersucher keine Angaben gemacht. Meine Befunde brachten mir auch keinen vollkommen befriedigenden Aufschluss.

Die Wimpergrübchen entstehen frühe, sobald die Seitennerven in die Commissurenbildung eingetreten sind, dadurch, dass an gegenüber liegenden, symmetrischen Stellen der Körperoberfläche in der Höhe des sich entwickelnden Gehirns und eine kurze Strecke hinter dem Dissepiment das Integument sich einsenkt und zunächst eine seichte, flimmernde Grube bildet. War bis dahin die Richtung des sich einstülpenden Integuments nahezu senkrecht zur Längsaxe des Thieres gewesen, so vollzieht sich die weitere Vertiefung der Grube nunmehr etwas schief nach innen und hinten.

Die sich regenerirenden Flimmergrübchen dürften kaum eines einheitlichen Ursprungs sein, wie ich ursprünglich meinte (No. 11, p. 194). Wenn ich auch aus meinen Schnittserien nicht zu völliger Sicherheit darüber gelangen konnte, so scheint es mir doch in hohem Grade wahrscheinlich, dass die am Grunde der Wimpergrübchen in

Form einer Rosette angeordneten grossen Zellen, welche zweifellos drüsiger Natur sind, durch Wachstum und Differenzirung aus indifferenten Bildungszellen der beiden seitlichen Zellenpolster hervorgehen. In diese Rosette würden dann die epidermoidalen Wimpergruben durchbrechen (vergl. Taf. XXV, Fig. 39 a — c).

Das Epithel dieser letzteren behält seinen ursprünglichen Charakter nicht bei; vielmehr verlängern sich seine Elemente und nehmen cylindrische Form an, indess das Protoplasma derselben körnig wird und die Kerne an die dem Grubenlumen entgegengesetzten Zellenden zurücktreten; nur die Bewimperung bleibt bestehen. So wird der Uebergang des normalen Integuments in das Cylinderepithel der Sinnesgruben am Umschlagsrand ein ziemlich plötzlicher (vergl. Taf. XXV, Fig. 40 a — c).

Schon die anatomischen Befunde ergaben einen Zusammenhang der Wimpergrübchen mit dem Nervensystem, wie insbesondere VEJDovsky für zwei Arten der *Microstoma* nahe verwandten Gattung *Stenostoma* behauptet hat (No. 13, p. 501). Bei *Microst. lineare* und *giganteum* besteht gleichfalls eine enge Verbindung, hier aber zwischen den Sinnesgruben und den aus dem Hirn schon herausgetretenen Anfangstheilen der Längsnerven, worauf übrigens schon hingewiesen wurde. Auch bei der Regeneration bedingen die Lagebeziehungen eine dichte Aneinanderlagerung des inneren und ventralen Theils derselben an die Lateralstämme des Nervensystems. Daneben können gelegentlich auch kleine Anschwellungen der Längsfaserstränge dort, wo dieselben sich der Innenseite der Flimmergruben anschmiegen, beobachtet werden. Darin liegen vielleicht die ersten Ansätze zu den Bildungen vor, welche, für *Stenostoma* angegeben, weiterhin bei den Nemertinen ihre volle Ausgestaltung erfahren.

## VII.

Ich habe schliesslich noch der einzelligen Drüsen zu gedenken, welche in grosser Zahl dem Vorderende unserer Thiere angehören und als Kopfdrüsen den Pharyngealdrüsen gegenüber gestellt seien. Thatsächlich sind auch beide Formen verschieden, insofern die grobkörnige Beschaffenheit des Plasmas der in den Schlund mündenden Drüsen den hier zu besprechenden Bildungen durchaus fehlt. Ihr Protoplasmaeib ist meist völlig homogen und nimmt Tinctionsmittel nur in geringem Maasse auf, während der Kern mit einem stets in besonderer, typischer Weise angeordneten Plasmahof sich stark färbt (vergl. Taf. XXIV, Fig. 42 f). Derartige Drüsen ähneln sehr den bei *Microstoma*

weitverbreiteten homogenen Hautdrüsen, welche zwischen den Epithelzellen des Integuments nach aussen münden (vergl. Taf. XXV, Fig. 41).

Unter den Kopfdrüsen finden sich nicht selten auch solche, deren Zelleiber eine den Schlunddrüsen ähnliche Beschaffenheit besitzen, nur von viel zarterer und feinerer Ausführung (vergl. Taf. XXV, Fig. 43). Diese Verschiedenheit glaube ich bei dem Umstande, dass sich Kern und Plasmahof solcher Zellen ganz gleich wie bei den zuerst beschriebenen Drüsen verhalten, lediglich auf einen differenten physiologischen Functionszustand dieser Bildung beziehen zu sollen, wofür auch noch andere Belege beigebracht werden könnten. Ich muss aber v. GRAFF zustimmen, dass „bei Neubildung des Pharynx in den Theilsprösslingen zuerst und in grösserer Menge die Drüsen homogenen Inhaltes auftreten“ (No. 3, p. 250), wobei freilich zwischen v. GRAFF'S und meinen Befunden die Differenz besteht, dass jener Forscher die von mir als Kopfdrüsen bezeichneten Elemente, wie es scheint, auch zu den Adnexen des Pharynx rechnet, während ich dieselben als besondere Ausbildungen betrachte, weil sie durch ihre Grösse und ihre localisirte Anhäufung einmal von den gewöhnlichen Hautdrüsen verschieden sind, in Folge ihrer Ausmündung zwischen den Epithelzellen der Epidermis aber jeder Beziehung zum Schlunde entrückt sind und somit nicht den Pharyngealdrüsen beigezählt werden können. Dass aber gelegentlich unter den letzteren auch solche von der Art der Kopfdrüsen angetroffen werden, kann ich nicht in Abrede stellen.

Die Neubildung der Kopfdrüsen nimmt ihren Ausgang von Elementen der beiden seitlichen Zellenlager, und zwar den vordersten, dem Septum am nächsten gelegenen, indem dieselben ähnlich den Schlunddrüsenzellen durch Wachsthum rasch sich vergrössern und dabei abrunden. Das Protoplasma dieser Gebilde wird aber nicht granulös, sondern völlig homogen und tingirt sich nur schwach. Die spindelförmigen Kerne färben sich überaus stark und lagern sich an einem Pole der Zellen, von einem mehr als das übrige Plasma Farbstoffe aufnehmenden Plasmahofe umgeben, indess die gegenüber liegenden, dem Integumente zugekehrten Pole sich ausziehen und in zarte, hohle Fortsätze auswachsen, welche sich verlängernd ebenso mit feinen Poren zwischen den Zellen des Integuments sich nach aussen öffnen wie die Pharyngealdrüsen in das Lumen des Schlundes (vergl. Taf. XXV, Fig. 42).

Auch die Kopfdrüsen sind per regenerationem parenchymatische Bildungen.

## VIII.

Die im Vorstehenden beschriebenen Regenerationen bei der Prolifcation der *Microstomeen* zeigen, dass dieselben in Umbildungen und Differenzirungen vorwiegend der dem Parenchym zugehörigen Bildungszellen bestehen.

Vergleichen wir nun diese Vorgänge mit denjenigen bei ähnlichen Processen anderer Würmer, so kann dabei von den Anneliden abgesehen werden, da die dort bei der ungeschlechtlichen Fortpflanzung auftretenden Regenerationszonen das Bild der in denselben vor sich gehenden Neubildungen von dem bei *Microstoma* gewonnenen so beträchtlich unterscheiden, dass ein Vergleich nicht ohne weiteres durchführbar ist.

Ich beschränke mich daher an dieser Stelle auf die Turbellarien.

Die einzigen innerhalb dieser Thiergruppe zum Vergleich geeigneten Angaben sind die freilich sehr lückenhaften Mittheilungen von ZACHARIAS über die Quertheilung von *Planaria subtentaculata* (No. 10, p. 271 u. ff.) und die neuesten Untersuchungen v. KENNEL'S über die Prolifcation der von ihm auf Trinidad entdeckten *Planaria fissipara* (No. 8, p. 468 u. ff.).

Aus den ersteren scheint so viel mit Sicherheit hervorzugehen, dass wie bei *Microstoma* auch bei *Plan. subtentaculata* die Regenerationen an das Parenchym, also mesodermale Elemente gebunden sind, indem sowohl das Epithel der Rüsselhöhle als auch der ganze Pharynx mit Einschluss seines Epithels aus Parenchymzellen sich aufbaut (No. 10, p. 273).

Weit genauer sind die präzisen Angaben v. KENNEL'S; ich freue mich, constatiren zu können, dass unsere beiderseitigen Befunde im Wesentlichen eine seltene Uebereinstimmung ergeben.

v. KENNEL hat in erster Linie die Neubildung des Gehirns und des Schlundapparates studirt.

Erstere nimmt ihren Ausgangspunkt von einer der bei *Plan. fissipara* schon von vornherein vorhandenen Quercommissuren der Längsnerven, indem sich jederseits ungefähr am Ursprung derselben Massen von Ganglienzellen ansammeln. Diese sind „zunächst noch durch die ganze Breite des Körpers von einander getrennt, später rücken sie unter Verstärkung der Commissur näher zusammen und vereinigen sich zum neuen Gehirn in der Mittellinie. Wahrscheinlich tritt eine Verkürzung der Commissur dabei nicht ein, sondern die Ganglienzellen

bedecken unter starker Vermehrung auch die mittleren Theile der immer stärker werdenden Commissur“ (No. 8, p. 471).

Bezüglich der Herkunft dieser Ganglienzellenmassen äussert v. KENNEL: „Woher diese Ganglienzellen kommen, weiss ich nicht; ob sie durch Vermehrung schon vorhandener, die Längsnerven begleitender Ganglienzellen entstanden sind, oder ob sie als Neubildungen aus indifferenten Mesoderm-Elementen hervorgehen, muss ich dahingestellt sein lassen, obwohl mir das letztere wahrscheinlicher ist, weil es dem Vorgang bei Neubildung des Schlundes entsprechen würde“ (No. 8, p. 471).

Die Regeneration dieses letzteren stellt einen so eclatanten Parallellfall zu der von *Microstoma* dar, dass ich es mir nicht versagen kann, die treffliche Darstellung v. KENNEL's hier wörtlich anzuführen: „In dem Mesodermgewebe, das die beiden hinteren Darmschenkel von einander trennt, tritt eine starke Entwicklung indifferenter Zellen auf, wodurch die Darmäste selbst aneinandergedrängt werden. In dieser Wucherung bildet sich dann ein quer und senkrecht stehender Spalt, welcher sich zu einer Höhle erweitert, deren hintere Wand von einer einzigen Zellenlage gebildet wird, während an der vorderen ein Zellpfropf von vorn nach hinten ins Lumen vorspringt. Die Höhle ist die neue Schlundtasche, der Pfropf die Anlage des Schlundes. Letztere ist direct von vorn nach hinten gerichtet und nicht schräg nach unten geneigt, wie beim Embryo von *Dendrocoelum lacteum* nach IJIMA. Nun differenzieren sich die Zellen des Schlundpfropfes in Bindegewebe und Muskellagen, von hinten nach vorn tritt ein Canal im Innern auf, der schon mit einem Epithel ausgekleidet ist, bevor er sich nach vorn in den Darm öffnet, woraus mit Sicherheit hervorgeht, dass auch das Epithel der Schlundröhre wie der ganze Schlund und die Schlundtasche Mesodermgebilde ist, was IJIMA bei *Dendrocoelum* unentschieden liess. Noch ist keine äussere Mundöffnung durchgebrochen. Diese entsteht zugleich mit dem Durchbruch der Schlundröhre nach dem Darm zu, wobei sich das Körperepithel ein wenig einsenkt, so dass die Auskleidung des ungemein kurzen Mundtrichters der Epidermis entstammt“ (No. 8, p. 472).

Auch „die Augen treten zuerst als kleine Pigmentansammlungen auf“ (No. 8, p. 472).

Das Angeführte genügt, um die principielle Uebereinstimmung der Regenerationen von *Plan. fissipara* und *Microstoma* klar zu stellen; speciell die Pharynxbildung ist selbst in den Einzelheiten, abgesehen von den aus der Verschiedenheit der Organisation sich ergebenden

Differenzen untergeordneter Bedeutung, bei den Dendrocoeliden und Rhabdocoeliden geradezu identisch. Hier wie dort sind es endlich auch Zellen des Parenchyms, i. e. mesodermale Elemente, welche den Schlund und seine Adnexa aufbauen und sich auch an der Regeneration nervöser Theile betheiligen. Diese übereinstimmenden Ergebnisse gestatten wohl die Aufstellung des allgemeinen Gesichtspunktes, dass bei den Turbellarien die Regenerationen vom Parenchym (Mesoderm) ihren Ausgang nehmen, das Regenerationsvermögen dieser Thiere somit an die Bildungsfähigkeit dieses letzteren gebunden erscheint.

Zum Schlusse erübrigte noch eine kurze Untersuchung der Frage, ob die bei der insexuellen Propagation des *Microstoma* festgestellten Regenerationen der einzelnen Organe mit der embryonalen Entwicklung dieser letzteren in dem Sinne übereinkommen, dass bei beiden Processen jedes Organ aus Elementen oder Derivaten der gleichen Embryonalschicht hervorgeht.

ZACHARIAS und v. KENNEL sind, gestützt auf die embryologischen Angaben ISAO IJIMA'S (No. 14, p. 438 u. ff.), welche jüngst durch HALLEZ'S Untersuchungen im Wesentlichen Bestätigung (No. 15) erfuhren, geneigt, für die Dendrocoeliden, speciell die Süßwassertricliden, die Regeneration des Pharyngealapparates als eine Parallelbildung zur Embryonalentwicklung dieser Thiere aufzufassen<sup>1)</sup>. Auch HALLEZ äussert auf Grund seiner Beobachtungen der regenerativen Vorgänge an verstümmelten Exemplaren von *Plan. polychroa* und *Polycelis nigra* (No. 15, p. 82): „En résumé les phénomènes de la régénération sont essentiellement les mêmes que ceux que nous avons vus dans l'embryogénie.“

In der That scheint der Pharynx der bezeichneten Turbellarien vollkommen mesodermalen Ursprungs zu sein, während dieselbe Bildung nach den übereinstimmenden Befunden von SELENKA (No. 16,

1) Für ZACHARIAS ist es ohne weiteres sicher, dass die Thatsachen der Regeneration zur Ergänzung ontogenetischer Lücken verwendet werden können. Er sagt: „ISAO IJIMA ist auf Grund seiner sorgfältigen Studien zwar ebenfalls dazu gelangt, das Epithel der Rüsselhöhle als dem Mesoderm entstammend anzusehen, aber er lässt trotzdem noch die Möglichkeit offen, dass es auch aus gewissen entodermalen Zellen hervorgegangen sein könnte, die beim Embryo am inneren Ende des primären Pharynx liegen. Diese Möglichkeit wird nun durch eine Betrachtung der sich neu bildenden Pharyngealhöhle vollkommen ausgeschlossen, da hier auf Quer- und Flächenschnitten nichts von einer Betheiligung entodermaler Elemente an der Regeneration zu sehen ist“ (No. 10, p. 273).

p. 14), GÖTTE (No. 17, p. 34) und LANG (No. 18, p. 368) bei den Polycladen, soweit das Schlund und Schlundtasche auskleidende Epithel in Frage kommt, vom Ectoderm abstammt.

Für die Rhabdocoeliden, welche uns hier in erster Linie angehen, ist leider die Entwicklung bislang nicht bekannt; die von HALLEZ darüber gemachten Angaben sind nach des Autors eigenem Urtheil „fort incomplètes“ (No. 1, p. 135).

Diese Sachlage lässt eine Beantwortung der gestellten Frage dermalen nicht zu: ein Vergleich der bei der Theilung der Rhabdocoeliden auftretenden Regenerationen mit der Ontogenese dieser Thiere wird erst dann mit Erfolg durchgeführt werden können, wenn die letztere in möglichst lückenlosem Zusammenhange erkannt sein wird. Und vielleicht gilt dies unter den Strudelwürmern nicht bloss für die Stabdärmler?

## Allgemeine Bemerkungen über Theilung und Knospung im Thierreich.

### I.

Die im Voranstehenden geschilderte ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomeen ist in theoretischer Beziehung von den verschiedenen Forschern bis heute bald als Knospung, bald als Theilung angesprochen worden.

Sieht man von ÖRSTEDT ab (No. 5, p. 73), welcher bloss die mit der Septenbildung zusammenhängende Darmfältelung beobachtet haben dürfte, so ist OSC. SCHMIDT der Erste gewesen, welcher die Prolifcation der Microstomeen untersucht hat.

Seine Familiendiagnose der „*Microstomeae*“ gibt an, (No. 7, p. 22): „Fortpflanzung durch Quertheilung.“ In der Darstellung derselben qualificirt sie SCHMIDT denn auch ausschliesslich als Theilung. Aber noch im selben Jahre (1848) äussert dieser Forscher (No. 19, p. 36): „Ich habe die bekannte Prolifcation der Naiden und Microstomeen schlechthin eine Quertheilung genannt, obgleich ein Blick auf meine Abbildungen lehrt, dass mit dieser Quertheilung ein Wachstum der abzuschnürenden Theile nach der Längsaxe verbunden ist. Dass aber wirklich ein Stück des Mutterthieres jener Turbellarien

in das neue Thier übergeht, scheint mir ausser Zweifel.“ Gleich darauf aber, die Prolification der *Filograna* besprechend, erklärt derselbe Forscher nun (No. 19, p. 37): „Wenn nämlich irgendwo, so tritt es hier, bei der von mir untersuchten *Filograna* wenigstens, überaus klar hervor, dass die eigentliche Quertheilung das geringste Moment bei der Entwicklung der neuen Thieres ist, dass vielmehr dieses als wahre Knospe oder Sprosse an dem Mutterthier wächst und mit diesem den Darmcanal gemeinsam hat, wie die noch nicht getrennten alten und jungen Hydren.“

In der letzten, 1882 erschienenen Auflage seiner „vergl. Anatomie“ (No. 20, p. 107) bezeichnet SCHMIDT die ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Microstoma* (wie auch die der Naiden) wieder einfach als Theilung.

1849 hat sich M. SCHULTZE sehr nachdrücklich dahin ausgesprochen, dass die Prolification der Microstomeen ebenso wie die von *Nais* „nicht in einer reinen Knospenbildung, sondern einer nach ganz bestimmten Gesetzen fortschreitenden Abschnürung eines einzigen Thieres in mehrere beruhe“ (No. 6, p. 294). Gleich SCHMIDT legte hierbei auch SCHULTZE das Hauptgewicht darauf, dass „eine wirkliche Abschnürung eines vorher dem Mutterthier angehörigen Stückes zu einem neuen Individuum dabei stattfände“ (No. 6, p. 294).

In seinen „Neuen Mittheilungen über Turbellarien“, in welchen die erste genauere Darstellung der insexuellen Propagation von *Microstoma* gegeben wurde (1875), betrachtet v. GRAFF dieselbe, ohne weitere Erörterungen daran zu knüpfen, als Theilung (No. 2, p. 409 u. ff.).

Die Resultate v. GRAFF's ergänzte, beziehungsweise berichtigte P. HALLEZ mit wichtigen Untersuchungen, in Sonderheit mit der Entdeckung, dass immer das hintere Körperdrittel des sich vermehrenden Thieres die Anlage des neuen Zooids darstelle (No. 1, p. 153 u. ff.).

Diese Auffindung konnte späterhin v. GRAFF bestätigen, sie veranlasste ihn aber auch, die Prolification der Microstomeen 1882 in seiner grossen Monographie für eine Knospung zu erklären. Das Wesentliche seiner Anschauung geben folgende Sätze (No. 3, p. 174): „Die . . . ungeschlechtliche Fortpflanzung des *Microstoma lineare* ist ohne Zweifel als Knospung aufzufassen, und zwar als Endknospenbildung, bei welcher das Hinterende des Mutterindividuum's „wächst und sich als kindliches Individuum vom elterlichen abgliedert“, so dass

also „„die jüngere Endknospe dem älteren elterlichen Individuum subordinirt““ ist.“

„Erst durch die von HALLEZ entdeckte Thatsache, dass es immer nur das hintere Drittel oder Viertel des Mutterthieres ist, also der Theil, den wir gleichsam als die Wachsthumszunahme über das individuelle Maass hinaus betrachten können, der sich von demselben abtrennt, ist der Charakter dieser Fortpflanzung als Terminalknospung klargestellt worden. Dieselbe wird noch bestimmter dadurch präcisirt, dass die Stammutter, sie mag so viele Knospen erzeugen als sie will, niemals ihre Grösse verringert. Dieselbe ist vielmehr stets gleich der Grösse, welche ich für solitäre Individuen vor Beginn jeglicher Knospung oder im ersten Anfange derselben gefunden habe . . .“

Diese Auffassung hat seither vielfach Zustimmung gefunden.

Aber auch an, freilich mehr gelegentlichem, Widerspruch hat es v. GRAFF's Knospungslehre gegenüber nicht gefehlt.

So bemerkte Graf ZEPPELIN in seiner Arbeit über *Otenodrilus monostylos* (1883) (No. 21, p. 645): „Die frühere irrigte Anuahme, dass die Fortpflanzung durch Theilung bei den Würmern auf einer reinen Knospung beruhe, hat O. SCHMIDT für die zu den rhabdocölen Strudelwürmern gehörenden Microstomeen widerlegt, da bei diesen eine wirkliche Abschnürung eines vorher dem Mutterthier angehörenden Stückes stattfindet. Ebenso beweisen das Irrige dieser Ansicht die Theilungsvorgänge von *Nais*, *Chaetogaster* und *Otenodrilus* u. a., bei welchen das hinterste Leibesstück unverändert in das neue Wesen übergeht. Bei diesen Thieren findet eine eigentliche Theilung statt, während bei *Autolytus*, *Filograna implexa* und *schleideni*, bei *Myrianida* u. a. die jungen Individuen als Knospen am Stammindividuum hervorsprossen, ohne integrirende Bestandtheile des Mutterthieres in sich aufzunehmen. Hier findet daher eine wahre Knospung statt.“

Graf ZEPPELIN stimmt also mit O. SCHMIDT und M. SCHULTZE überein, in dem directen Uebergange eines Theiles des Mutterthieres in das Tochterindividuum das entscheidende Kriterium der Theilung zu erblicken.

Im Wesentlichen von demselben Gesichtspunkte hat dann GÖTTE gelegentlich seiner Untersuchungen über die Ontogenie der Ohrenqualle die Prolification unserer Thiere für einen Process „successiver Theilungen“ erklärt (No. 22, p. 48).

Auch CLAUS hat in den verschiedenen Ausgaben seines bekannten Lehrbuches die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Microstoma* im Wesentlichen stets als Theilung (Quertheilung) behandelt, worauf indess

freilich kein grosses Gewicht gelegt werden kann, da dieser Forscher zwischen Theilung und Knospung durchaus nicht streng unterscheidet (vergl. unten Anm. 1).

Aus dieser durchaus nicht vollständigen historischen Skizze hebt sich schon mit genügender Klarheit die Unsicherheit ab, welche einer einheitlichen Beurtheilung der *Microstomeen*-Prolification im Wege steht, so dass trotz der wesentlichen Fortschritte, welche seit SCHMIDT'S Untersuchungen unsere Kenntniss derselben erfahren hat, die theoretische Auffassung dieses Gegenstandes (gleich der mancher ähnlicher Processe bei anderen Thieren, zumal Würmern) in keiner Weise gefördert erscheinen.

Diese befremdliche Sachlage begründet sich nicht so sehr in den besonderen Erscheinungen der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Microstoma* als vielmehr in dem allgemeinen Thatbestande einer überkommenen Unbestimmtheit darüber, was als Theilung und was als Knospung zu betrachten sei. Diese Unbestimmtheit schien freilich in neuerer Zeit dadurch beseitigt zu werden, dass sich mehr und mehr die Anschauung geltend machte, Theilung und Knospung seien auf's innigste verwandte Processe. Die Frage, ob gegebenen Falles diese oder jene Beurtheilung am Platze sei, verlor damit naturgemäss ihre Bedeutung <sup>1</sup>).

Indess besagt die Auffassung, der zufolge Theilung und Knospung im Grunde nur zwei verschiedene Bilder einer einheitlichen Propagationsform sein sollen, wenig mehr als die alte Unbestimmtheit in einem neuen Gewande. Dem will man Beziehungen irgend welcher Art zwischen Theilung und Knospung aufdecken, so muss man sich vorerst über die wesentlichen Merkmale beider Vermehrungsweisen verständigt haben. Wie wenig aber diese Bedingung dermalen erfüllt ist, weiss jeder Kundige. In den Lehrbüchern fehlen präcise Angaben <sup>2</sup>); im Einzelnen hilft man sich, indem man z. B. bei den Sylli-

1) So „scheint“ CLAUS die Frage, ob die Strobilation der Quallen als einfache Quertheilung oder als Terminalknospung aufzufassen sei, „an und für sich ein Streit um des Kaisers Bart zu sein“ (No. 23, p. 17).

2) Die vorliegende Arbeit war im Wesentlichen fertig, als mir das 2. Heft der Zoologie von HATSCHKE zu Gesichte kam. Ich möchte nicht versäumen, auf die an zutreffenden Gesichtspunkten reichen Ausführungen über Theilung und Knospung seitens dieses Forschers wenigstens zum Vergleiche hinzuweisen, da ein näheres Eingehen auf dieselben bei der Verschiedenheit unserer Grundvorstellungen von Theilung und Knospung an dieser Stelle viel zu weit führen würde (No. 39, p. 216 u. ff.).

deen und Verwandten eine „fissipare“ Fortpflanzung von einer „gemmiparen“ unterscheidet oder die sog. „Terminalknospung“ als „ein Wachsthum in der Längsaxe mit nachfolgender Quertheilung“ umschreibt (No. 23, p. 17) u. s. w.

Zu allgemeinen Aufstellungen emporzusteigen, solange man über die Grundbegriffe nicht volle Klarheit gewonnen hat, ist immer ein bedenkliches Unternehmen. Ich erachte es daher, was andere Forscher vielleicht von vornherein für überflüssig halten möchten, gerade für unerlässlich: zu untersuchen, was als Theilung und was als Knospung zu bezeichnen sei.

Indem sich mir so die specielle Beurtheilung der Prolification des *Microstoma* zu einer allgemeinen Untersuchung der Lehre von der Theilung und Knospung im Thierreich überhaupt mit Nothwendigkeit erweiterte, war der Weg, welchen ich für diese letztere einzuschlagen hatte, durch eine einfache Ueberlegung vorgezeichnet. Es handelte sich selbstredend nicht darum, irgendwie Theilung und Knospung von einander zu scheiden, sondern die natürlichen Merkmale beider Propagationsformen oder wenigstens einer derselben aufzuzeigen. „Natürliche“ Kennzeichen sind aber diejenigen, welche unter den begrifflichen Inhalt des betreffenden Ausdrucks, welcher auch sonst damit verbunden wird, zwangslos eingeordnet werden können.

Das Wort „Knospung“ bezeichnet ausschliesslich biologische Prozesse, welchen ausserhalb der organischen Natur nichts entspricht. Was indess Knospung im Bereich der Thiere bedeutet, ist bei der vielseitigen und dadurch vieldeutigen Verwendung dieses Ausdrucks geradezu unmöglich anzugeben. Bald „knospen“ Tentakel an einem Polypen, bald Proglottiden aus einem Scolex, bald Segmente am wachsenden Hinterende eines Anneliden, bald wieder „knospen“ ganze Individuen oder Theile von solchen aus und an einem Mutterthier, und in der Ontogenie der Vertebraten begegnen wir sogar einer „Schwanzknospe“. Gemeinsam dürfte all diesen verschiedenartigen Processen bloss das sein, dass an einem Thier irgendwo irgend wie irgend was hervorwächst.

Ich recurrirte daher auf die „Theilung“, mit welchem Wort Jedermann einen bestimmten Begriff verbindet, welcher zuerst ausserhalb der Lebensvorgänge gewonnen ist. Damit ist eine objective Grundlage für weitere Entwicklungen gegeben.

So gehen die folgenden Darlegungen von der Theilung aus. Wenn ich dieselben möglichst kurz gefasst habe, so geschah es, um den Umfang vorliegender Arbeit nicht ungebührlich zu vergrössern.

Ob der von mir gemachte Versuch, in der Lehre von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch Theilung und Knospung an Stelle der bisherigen Verschwommenheit und Willkür eine naturgemässe Auffassung zu begründen, sich einiger Zustimmung bei den Fachgenossen zu erfreuen haben wird, wird die Zukunft entscheiden; mir wäre es schon genug, wenn dadurch eine Anregung gegeben wäre, dass bessere Einsicht und umfassendere Kenntnisse, als mir zu Gebote stehen, die Erkenntniss der Wahrheit gewänne.

## II.

Dem Wortsinne nach bedeutet „Theilung“ die einfache Abtrennung eines (oder mehrerer) Stücke von einem einheitlichen Ganzen, also die Zerlegung eines ursprünglich zusammenhängenden Ganzen in zwei oder mehrere Theile. Zerhaut man einen Steinblock in drei Stücke, so vollzieht man eine Theilung: der Trennungsvorgang selbst ist die Theilung. Dabei ist es gleichgiltig, ob die nun vorhandenen Theilstücke von gleicher Grösse sind oder nicht, und ob eventuell dieselben auf ein Mal oder nach einander entstanden sind. Setze ich an Stelle des Steinblocks einen Krystall, welcher sich in statu nascendi befindet, also fortgesetzt an Grösse zunimmt, wächst, so ist die Zerlegung desselben in drei Stücke gleichfalls eine Theilung. Die zwischenher miterfolgende Grössenzunahme, das Wachsthum, berührt den Vorgang nicht: sie kommt dem Krystall gesetzmässig zu, ist eine normale Erscheinung.

Somit erschöpft sich der begriffliche Inhalt der Theilung beim anorganischen Körper — und so halten wir es auch im täglichen Leben — mit dem Zerlegungsvorgang selbst und erweist sich unabhängig:

- 1) von der Grösse der Theilproducte,
- 2) von der Zeit ihres Entstehens und
- 3) vom Vorhandensein oder Fehlen einer normalen Grössenzunahme (Wachsthum).

Um den gewonnenen Theilungsbegriff auf die Organismen übertragen zu dürfen, könnte darauf Berufung eingelegt werden, dass man gewisse Proliferationsformen der Thiere eben deshalb als Theilungen zu bezeichnen veranlasst wurde, weil sie dem gewöhnlichen Verstande dieses Ausdrucks entsprachen. Gelänge es aber, unter den ungeschlechtlichen Fortpflanzungsarten der Thiere eine (oder mehrere) zu finden, welche sich zwanglos unter den gekennzeichneten Theilungsbegriff subsumiren liessen, so würde damit nicht nur die beabsichtigte

Uebertragung gerechtfertigt, sondern auch ein Ausgangspunkt im Bereich der Thiere selbst gewonnen sein, auf welchen andere Prolificationsweisen bezogen werden könnten, indem das Wesentliche an ihnen vom Unwesentlichen, das etwa neu Hinzugekommene vom Ursprünglichen zu sondern bliebe.

Unter den Metazoen ist ein derartiges Versuchen aussichtslos, denn die einfachste Art ungeschlechtlicher Fortpflanzung, welche bei diesen Thieren vorkommt, der simple Zerfall von *Lumbriculus*, zeigt bereits mit der Vermehrung verknüpfte Erscheinungen (die Regenerationen), welche eine Identificirung des Vorgangs mit der Theilung von Anorganen vorerst ausschliessen.

Anders steht es bei den Protozoen; hier bietet sich uns in der That die gewünschte Anknüpfung. Die Theilung einer Amöbe deckt sich im äusseren Geschehen und im Erfolge desselben genau mit der des Steinblocks oder Krystals: hier wie dort Gleichheit des Vorgangs und der Beziehungen zum Grössenmoment, Zeitfactor und Wachstum. Die einzige, für unsere Betrachtung irrelevante Verschiedenheit liegt in den Objecten, so dass, was beim Steinblock die Hand des Menschen von aussen her bewirkt, sich bei der Amöbe, dem Organismus, aus inneren, in ihr begründeten Ursachen vollzieht.

Indem daher beide Theilungen gleichartige Prozesse sind, besteht auch die Theilung der Amöbe in dem Zerlegungsvorgange selbst. Ich will diese einfachste Form der Theilung — man darf sie auch für die ursprünglichste halten — ‚Architomie‘ (‚primäre Theilungsform‘) nennen.

Unter den Vermehrungsweisen der Protozoen gibt es aber auch scheinbar wesentlich vom Typus der Architomie abweichende, und doch werden sie von Alters her ohne Widerspruch für Theilungen erklärt. Zwei derselben seien hier kurz betrachtet.

Einige Infusorien pflanzen sich in der Weise fort, dass sie eine Hülle, Cyste, ausscheiden, innerhalb welcher sie die Theilungen ausführen. Diese letzteren, für sich betrachtet, stellen Architomien vor; zu ihnen gesellt sich aber die weitere Erscheinung der erwähnten Hüllenbildung. Es ist ohne Bedenken einzusehen, dass die richtige Fragestellung hier zu lauten hat: Ist die Cystenbildung ein principiell Neues, der gegenüber die Theilung in den Hintergrund tritt, oder vermag man sie als eine der Theilung sich ein- und unterordnende Anpassungsthatsache aus den sonst bei diesen Thieren uns bekannten Lebenserscheinungen zu verstehen? Es hat niemals ein Zweifel darüber bestanden, dass das erstere abzuweisen und das letztere anzu-

nehmen ist. Mit Recht betrachten wir die Absonderung einer Cyste als eine im Gefolge der Theilung secundär erworbene Schutzbildung.

Die meisten Infusorien, wie z. B. *Stentor*, erhalten ihre Art durch eine Theilungsform, bei welcher an einem der beiden im Entstehen begriffenen Theilthiere die Neubildung eines Peristoms und eines Schlundes wahrzunehmen ist. Derartige Erscheinungen, welchen wir bei den Theilungen höherer Thiere aller Orten begegnen werden, fasst man seit Langem als »Regenerationen« zusammen. Die im vorhergehenden Beispiel geübte Fragestellung, auf die Vermehrungsform des *Stentor* angewandt, führt zu einer ähnlichen Antwort wie für die Cystentheilung. Die bezeichneten Regenerationen bedeuten nicht etwas grundsätzlich Neues, sie sind aus der Organisation des sich theilenden Thieres mit Nothwendigkeit resultirende Folgeerscheinungen, deren Effect erst dem einen, hinteren Zooid die Befähigung zu einem selbständigen Leben verbürgt. Dass das vordere Theilthier, vom Anfang an im Besitze der ursprünglichen Bildungen und damit der Bedingungen freier Lebensführung, keiner oder genauer nahezu keiner Regenerationen bedarf, begreift sich leicht aus dem gleichen Zusammenhang.

Die angezogenen Beispiele zeigen, dass gewisse Theilungsformen der Protozoën accessorische Processe in sich schliessen, von welchen die Regenerationsvorgänge wenigstens nothwendig sich einstellen und für viele Theilungen die Bedeutung einer *conditio sine qua non* erlangen mussten. Dadurch wurde aber das, was die Theilung bei der Amöbe ausmacht, der Zerlegungsvorgang selbst — ursprünglich eine Prolificationsform für sich — beim *Stentor* zu einem Gliede innerhalb der auch durch Regenerationen charakterisirten Theilung dieses Infusors. Diese letztere bedeutet daher gegenüber der Amöbentheilung eine fortgeschrittene, höhere Theilungsart und mag als ‚Paratomie‘ (‚secundäre Theilungsform‘) der Architomie gegenüber gestellt sein. Innerhalb der Paratomie erscheint der Inhalt der Architomie — der Zerlegungsvorgang — als ein Glied derselben, als ‚Dissection‘ oder ‚Ablösung‘.

Ich wende mich nun zur Betrachtung einer anderen Vermehrungsweise unter den Protozoën, der Knospung. Als Beispiel mag die Prolification der Podophryen dienen.

Hier tritt uns eine, aus dem Zusammenhange der für die Theilung erhaltenen Gesichtspunkte nicht zu verstehende, also principiell neue Erscheinung entgegen: ein eigenartiges Wachstum. Während bei der Amöbe und dem *Stentor*, was ich vorher der Ein-

fachheit wegen unberücksichtigt liess, die mit der Theilung gelegentlich einhergehende Grössenzunahme keine Besonderheit darbietet, ist das zur Bildung der Podophryenknospen führende Wachstum vom Anfang an von der normalen Grössenzunahme dieser Acinete verschieden. Das Wachstum der Acinetenknospen ist local beschränkt auf einzelne Stellen der Leibesoberfläche des knospenden Mutterindividuums: es ist nicht das Wachstum der *Podophrya*, sondern ein Wachstum an derselben, neben welchem das erstere fortbesteht oder fortbestehen kann.

Es empfiehlt sich im Interesse einfacherer Verständigung, dieses Knospungswachstum als ‚differentielles‘ von dem normalen als ‚individuellem‘ Wachstum scharf zu unterscheiden.

Das differentielle Wachstum stellt sich als ein gewissermaassen über die Organisation und Lebenseinheit des knospenden Mutterthieres hinausgehendes dar, bedeutet also keine Grössenzunahme des letzteren und führt eben deshalb mit Nothwendigkeit zur Hervorbringung einer neuen Individualität: es berührt in seiner einfachsten Form in keiner Weise die Organisation und Individualität des knospenden Individuums, wie dies z. B. bei der *Hydra* klar zu Tage tritt. Dem gegenüber bedingt das individuelle Wachstum eine thatsächliche Grössenzunahme des früher oder später sich theilenden Thieres, welche aber zusammenfällt mit der Wachstumsform, wie sie diesem Organismus überhaupt zukommt, indem sie eben nichts Anderes als die natürliche Grössenzunahme (normales Wachstum) des betreffenden Wesens vorstellt, ob nun gleichzeitig oder nachmals eine ungeschlechtliche Fortpflanzung eintritt oder nicht.

Auch möchte ich gleich hier nachdrücklich darauf hinweisen, dass nicht die Richtung des Wachstums den ganzen Unterschied ausmacht, wie es bei einer oberflächlichen Untersuchung der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsverhältnisse scheinen könnte. Gerade die Acinetenknospen zeigen auch dies deutlich, indem ihr Wachstum ja im Wesentlichen auch in der normalen Wachstumsrichtung des Mutterthieres erfolgt und doch in keiner Weise eine einfache Grössenzunahme dieses letzteren vorstellt.

So erweist sich die Prolifcation der Acineten als eine von der Theilung verschiedene Vermehrungsart, allein und ausreichend in ihrem Wesen bestimmt durch das Auftreten eines besonderen, des differentiellem Wachstums. Diese Eigenthümlichkeit ist gewiss wichtig genug, derartige Vorgänge mit

einem eigenen Namen zu belegen: ich folge nur alter Gepflogenheit, wenn ich dieselben als ‚Knospungen‘ zusammenfasse.

Was bei denselben an die Theilung erinnert, ist lediglich der Vorgang, durch welchen die Knospe ein selbständiges, freies Wesen wird — die Ablösung, ein Act innerhalb dieser ungeschlechtlichen Fortpflanzungsweisen, welcher weit öfter unterbleibt als eintritt, wodurch seine untergeordnete Bedeutung genügend documentirt erscheint (Stockbildung der Metazoen).

Wenn ich bisher von den Protozoen sprach, so liegt es mir doch ferne, damit über die vielfach in einander übergreifenden Prolificationsformen dieser Wesen ein Urtheil abgeben zu wollen, zumal den klassischen Darlegungen BÜTSCHLI's in dessen grossem Protozoen-Werke kaum Etwas hinzugefügt werden kann; es entspricht vielmehr nur dem Plane meiner Auseinandersetzungen, an der Hand einiger charakteristischer Beispiele Fortpflanzungsverhältnisse einfachster Art kurz zu betrachten, welche für das Verständniss der insexuellen Propagation der Metazoen nicht ohne Werth sind. Indem sich die folgenden Untersuchungen lediglich auf die Metazoen beziehen und nur für diese allein Geltung beanspruchen, halte ich es für geboten, da ich für die höheren Thiere eine scharfe Sonderung von Theilung und Knospung für möglich erachte und dieselbe durchzuführen bestrebt sein werde, hier ausdrücklich zu erklären, dass ich mich bezüglich der Protozoen rückhaltlos der Meinung derjenigen anschliesse, welche Theilung und Knospung bei diesen einfachsten Thierformen in einander übergehen sehen und deshalb eine strenge Scheidung derselben innerhalb dieses Thierstammes ablehnen. In diesem Zusammenhange versteht es sich von selbst, dass, indem ich mit den eben gewonnenen Einsichten auf das Gebiet der Metazoen übertrete, damit nicht etwa ausgedrückt sein soll, dass Theilung und Knospung der höheren Thiere phylogenetisch auf die gleichbenannten Vorgänge der Protozoen zu beziehen seien.

An der Pforte des Metazoenreiches steht der sog. Furchungsprocess (Eitheilung). Obzwar mit insexuellen Propagationen in keiner unmittelbaren Beziehung stehend, ist es für unsere Zwecke doch von Nutzen, denselben einer kurzen Betrachtung zu würdigen.

Die Eifurchung ist stets und unbestritten als eine Theilung aufgefasst worden, auch dort, wo „ein so typisches Bild der Knospung vorliegt, wie es nur eine Acinete unter den Protozoen bieten kann“ (No. 24, p. 11). Es leuchtet ein, dass, „wenn von einigen grossen Zellen in der That kleine Portionen herauswachsen, die sich allmählich abschnüren“ (No. 24, p. 11), ein derartiger Vorgang — voraus-

gesetzt, dass er wirklich besteht — weit mehr dem Bilde einer Knospung als dem einer Theilung gleichkommt. Trotzdem spricht man auch bei solchen Befunden — und mit Recht — von einer Eitheilung, denn das dabei zu Tage tretende Wachsthum ist das normale des betreffenden Eies, muss es ja sein, da es ein anderes überhaupt nicht besitzt. Der Schwerpunkt der Knospung liegt aber gerade darin, dass ihr Wachsthum zu dem normal ablaufenden als ein neues hinzutritt.

Ausserdem wiederholt uns freilich die Eitheilung, gleichviel welchen Anschauungen man über die Hervorbildung der Metazoën aus den Protozoën huldigen mag, die typische Theilung der Protozoën, welche dabei aus einer Propagationsform in eine gewebliche Vermehrungsweise übergeht.

So lehrt die Eifurchung, dass der Ausdruck Theilung auch ausserhalb der Fortpflanzungserscheinungen im gleichen Sinne wie da verwendet wird.

Für die Untersuchung der Prolificationen durch Theilung und Knospung unter den Metazoën ist der bei den Protozoën eingeschlagene Weg aus naheliegenden Gründen nicht zweckmässig. Ich werde daher zunächst allgemeine Gesichtspunkte zu gewinnen suchen und dabei auf concrete Beispiele nur dort, wo es nothwendig, kurz hinweisen.

Die bis heute im Bereich der höheren Thiere bekannt gewordenen insexuellen Propagationen durch Theilung und Knospung gestatten ganz wohl Anknüpfungen an die bezüglichen, bei den Protozoën bestehenden Verhältnisse.

Was vorerst die Theilung betrifft, so erfahren die bei den niederen Thieren angebahnten Abänderungen der ursprünglichen Theilungsform, der Architomie, bei den Metazoën umfassende Ausgestaltung. Die höhere Organisationsstufe dieser Thiere bringt die Unmöglichkeit von Architomien bei ihnen mit sich; die mit fast allen Metazoëntheilungen verknüpften Regenerationen lassen vielmehr unter Bezug auf die Befunde beim *Stentor* jene Fortpflanzungsweisen als Paratomien erscheinen.

Die Theilungen der höheren Thiere kennzeichnen drei Momente, welche sowohl an und für sich als auch in ihrem Verhältniss zu einander innerhalb einer Paratomie ausführlicherer Erörterung bedürfen: es sind dies erstens die Regenerationen, zweitens die Ablösung (Dissection) und drittens das Wachsthum.

Dass die Regenerationen, welche sich beim *Stentor* mit der Dissection noch zu einem harmonischen Gesamtbilde vereinigen, bei

den Metazoën in dem Maasse in den Vordergrund treten müssen, in welchem sich die Organisation der proliferirenden Thiere complicirt, ist eine so natürliche Sache, dass wir uns wundern müssten, wenn es anders wäre. Indem nun das Maass der von den Regenerationen an nothwendig neu zu bildenden Organen und Organtheilen zu leistenden Arbeit ein immer grösseres wird, sinkt selbstverständlich der Ablösungsvorgang im selben Maasse im augenfälligen Bilde des Theilungsprocesses schliesslich zu einem mehr nebensächlichen Endact herab.

Der Beobachter solcher Theilungen neigt aus natürlichem Triebe dazu, in den umfangreichen Neubildungen das Wesentliche dieser Prolificationen zu erblicken und die wenig Interesse bietende Ablösung für ein geringfügiges Moment derselben zu halten.

Es ist indess neben Anderem nicht so sehr das Maass als die Art der Regenerationen, welche viele Theilungen als Knospungen deuten lässt. Auf diesem Wege findet man besonders bei den Würmern aller Orten Knospungen, während — nach meiner Ueberzeugung — bei diesen Thieren, vielleicht allein die durch M'INTOSH bekannt gewordene merkwürdige Prolification der *Syllis ramosa* (No. 25, p. 198 u. fl.) ausgenommen, lediglich Theilungen vorkommen.

Das Bild, unter welchem sich die Regenerationen vollziehen, zeigt nämlich vielfach Züge, welche man in der Ontogenese vieler Thiere an manchen Organbildungen findet und im freieren Sprachgebrauch als »Sprossen« oder »Knospen« zu bezeichnen pflegt. Wie sehr man nun diese äussere Aehnlichkeit im Grunde doch recht verschiedener Vorgänge durch den Gleichlaut ihrer Bezeichnung auch für eine innere Homogenität nimmt, dafür sind die Naiden ein classisches Beispiel. Die angebliche Knospung dieser Würmer reducirt sich darauf, dass bei der insexuellen Propagation derselben sog. „Knospungszonen“ auftreten, wobei es dahingestellt bleiben muss, ob diese Prolification eine „Knospung“ sein soll, weil „Knospungszonen“ gebildet werden, oder umgekehrt, diese letzteren „Knospungszonen“ heissen, weil der ganze Fortpflanzungsprocess eine „Knospung“ vorstellen soll. Die „Knospungszonen“ der Naiden sind aber Nichts weiter als Regenerationen, innerhalb welcher die mit der Paratomie nothwendig verbundenen Ausbildungen von Organen und Organtheilen vor sich gehen. Dass diese letzteren wirkliche Neubildungen sind, entspricht der Natur der Sache; sie verhalten sich zur Theilung der Naide nicht anders als die Peristom- und Schlundbildung zum proliferirenden *Stentor*. Wenn man daher von solchen Processen als von auf „Knos-

pung<sup>4</sup> oder „Knospungsvorgängen“ beruhenden Theilungen spricht <sup>1)</sup>, so gebraucht man den Ausdruck »Knospung« nicht im Sinne der damit präcisirten Fortpflanzungsform und darf in Folge dessen auch nicht beide Begriffe einander gleichsetzen. Richtiger und im Interesse der Vermeidung irriger Vorstellungen wäre es, das Wort »Knospung« in solchem Sinne überhaupt fallen zu lassen und die Neubildungen einfach als das zu bezeichnen, was sie thatsächlich sind — als Regenerationen.

Dass die sog. Knospungszonen in der That die angegebene Beurtheilung verdienen, zeigen die Fälle am klarsten, in welchen solche localisirte Zonen für die nothwendigen Neubildungen gar nicht auftreten. Diess gilt z. B. für die Microstomeen; ganz besonders charakteristisch dafür ist aber das verschiedene Verhalten der beiden *Ctenodrilus*-Arten, also zweier nächst verwandter Anneliden, von welchen die eine, *Ctenodr. pardalis*, die Theilung durch Anlage einer Regenerationszone einleitet (No. 26, p. 395 u. ff.), während bei der Prolifcation der andern ein solcher Vorgang unterbleibt, hier die Regenerationen vielmehr erst, nachdem die Zooide selbständig geworden sind, vor sich gehen (No. 21, p. 635 u. ff.). Alle diese Neubildungsprocesse sind principiell dasselbe, ob sie nun unter Ausbildung von eigenen Regenerationszonen oder ohne dieselben ablaufen.

Dass aber die Regenerationen, und deshalb auch die besondere Art derselben, für sich allein in keiner Weise den Charakter der betreffenden ungeschlechtlichen Fortpflanzung bestimmen dürfen, beweist die von ALBERT genau untersuchte Theilung der *Haplosyllis spongicola*, einer Syllidee, bei welcher die abgelösten, die Geschlechtsproducte enthaltenden sog. „Schwimmknospen“ einen besondern Kopfabschnitt gar nicht mehr regeneriren, vielmehr völlig anders geartete Neubildungen im Bereiche ihres gesammten Körpers auftreten lassen, so dass diese Schwimmozooide von dem ursprünglichen Stammthier sehr verschieden gestaltet und organisirt erscheinen (No. 27, p. 10 u. ff.). Ferner ist hier *Clistomastus*, eine Capitellide, zu nennen, von welcher ERSIG mitgetheilt hat, dass sie den mit den reifen Sexualproducten erfüllten Hinterleib abschnürt, wobei aber an diesen Genitalzoiden weder Neubildungen wie bei *Haplosyllis* noch regenerative Processe

1) So besteht nach VOET und YUNG die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Microstomeen „aus wiederholten Quertheilungen und geht aus axialer Sprossung am Hinterende hervor“ (No. 40, I, p. 284).

auftreten, so dass sie recht unvollkommene Personen, blosse Genitalschläuche so zu sagen, vorstellen (No. 38, p. 794 u. ff.). Ähnliche Verhältnisse bietet auch die Theilung des *Scyphostoma* (Strobilbildung), bei welcher die successive entstehenden Theilthiere aus der ursprünglich Tentakel tragenden in die Lappenform der *Ephyra* sich umwandeln.

Die Dissection tritt, wie schon angeführt wurde, gegenüber den mehr oder weniger umfangreichen Regenerationen in gleichem Maasse in den Hintergrund, zumal dort, wo sich das Bild der Paratomie noch durch den Hinzutritt eines kräftigen Wachsthum complicirt. In der Regel bildet die Ablösung den Schlusspunkt der Theilung, die frei werdenden Zooide sind also im Wesentlichen fertig ausgestaltet. Gelegentlich aber, so zum Theil bei *Ctenodrilus monostylos*, besonders aber bei *Lumbriculus*, leitet sie dieselbe ein. Es hat v. KENNEL auf dieses Verhalten Gewicht gelegt, wie er denn auch geneigt ist, die Theilung des *Lumbriculus* nicht als eine Propagationsform, sondern als eine einfache Augmentation aufzufassen (No. 24). Indess sprechen einmal die von BÜLOW mitgetheilten (No. 28, p. 28) Beobachtungen mehr für die erstere Anschauung, des Weiteren aber kann dem Entstehen sog. Wundflächen eine besondere Bedeutung nicht beigelegt werden, weil solche, wenn auch in beschränktem Maasse, bei vielen Theilungen zu Tage treten, ja im Grunde meist gar nicht zu umgehen sind. Bei unserem *Microstoma* z. B. kann man sich leicht überzeugen, dass nicht selten eine ganz ansehnliche Wundstelle vorhanden ist, so dass gewebliche Elemente dabei zu Grunde gehen.

Bezüglich des Wachsthums ist daran zu erinnern, dass die Theilung mit solchem einhergehen kann, sofern es ein individuelles ist. Es handelt sich also allein darum, zu entscheiden, ob gegebenen Falles das Wachsthum ein individuelles oder ein differentielles ist. Eine solche Unterscheidung ist jederzeit durchführbar, sobald man im Auge behält, dass die Knospe als solche aus differentiellem Wachsthum hervorgeht, was ich dem freilich nicht wahrscheinlichen Einwande gegenüber anmerke, dass die oben besprochenen Regenerationen auf demselben Wege erfolgen.

In der Besonderheit des Knospungs-Wachsthums, dass es zu dem normalen hinzutretend neue Individuen erzeugt, liegt der wesentliche Charakter desselben; dass es auch ein auf bestimmte Stellen der Leibesoberfläche des Mutterthieres beschränktes, also locales ist, kann nicht in Abrede gestellt werden: aber nicht jedes locale Wachsthum bedeutet eine Knospung. Einmal sind hier die Rege-

nerationen auszuschalten, welche sich auf Wachstumszonen localisiren, sodann aber die grosse Zahl von Wachstumsprocessen, welche, sei es durch einfache Streckung, sei es durch wirkliche Massenzunahme hierbei auf eine Körperaxe (Längsaxe) beschränkt sind. Dieses Vorgehen involvirt keine Willkürlichkeit, sondern entspringt einem logischen Zwange, weil jene Grössenzunahme die normale Wachstumsform der betreffenden Metazoën repräsentirt und auch dort statt hat, wo keine ungeschlechtliche Fortpflanzung damit verbunden ist.

Was die Beziehungen der Regenerationen, der Ablösung und des Wachstums unter einander im Zusammenhange einer Paratomie anlangt, so habe ich der zeitlichen Verschiedenheit im Eintritt der Dissection schon oben gedacht. Man könnte mit Rücksicht darauf Paratomien mit vorzeitigen und solche mit nachfolgenden Regenerationen unterscheiden, wenn nicht die Schwierigkeit bestände, dass in manchen Fällen die Dissection eintritt, wenn schon die ersten Schritte für die Neubildungen eingeleitet sind.

Von besonderem Interesse ist hier für uns das zeitliche Verhältniss zwischen den Regenerationen und dem Wachsthum. Am lehrreichsten sind in dieser Hinsicht vielleicht die Theilungen der *Naiden*, welche auch als Beispiel dienen mögen.

Zunächst präsentirt sich das Wachsthum der sich theilenden *Naiden* überall als ein segmentales und auf die Längsaxe des Thierkörpers beschränktes, wie es für die gegliederten Würmer typisch ist, also als ein individuelles. Aber das Maass der jeweilig erreichten Grössenzunahme seitens der in Bildung begriffenen Theilthiere gestaltet sich dadurch sehr verschieden, dass die Regenerationen, resp. die Regenerationszonen, schon auftreten, ehe noch das Wachsthum der durch dieselben angelegten Zooide einen merklichen Rumpfabschnitt entwickelt hat (Zeugung aus dem Aftergelenk), oder mit anderen Worten, dass der Zeitpunkt, in welchem die Anlage der Regenerationszonen erfolgt, in immer frühere Grössen- und damit auch Ausbildungszustände der künftigen Zooide verlegt erscheint. Durch solche zeitliche Verschiebungen erhält man leicht den Eindruck, als ob das betreffende Theilthier an einem Thier als Knospe hervorwüchse. Im Zusammenhange regelmässiger verlaufender Formen der *Naiden*-Paratomien werden aber diese Veränderungen in der Zeitfolge um so weniger ins Gewicht fallen können, als die einzelnen Vorgänge selbst in allen Fällen die gleichen sind.

Diese Auffassung der *Naiden*-Prolifcation gilt in entsprechender Weise für die insexuellen Propagationen durch Theilung der Anneliden

nicht bloss, sondern der Würmer überhaupt, denn es duldet keinen Zweifel, dass jene Fortpflanzungsformen im Wesentlichen gleicher Art sind.

Beginnt nun ein Thier sich zu theilen, vollziehen sich an den dadurch entstehenden Zooiden rasch die regenerativen Prozesse und schicken sich ferner die ersteren bereits wieder zur Theilung an, ehe noch durch den Eintritt der die erste Theilung abschliessenden Dissection diese Theilthiere selbständig geworden sind, so entstehen natürlich temporäre Thierstöcke und zwar, da es sich um Quertheilungen von in ihrer Längsaxe auswachsenden Thieren handelt, speciell Thierketten. Vorzeitiger Beginn und verspäteter Abschluss der Theilung unter gleichzeitigem raschem Wachsthum der sich theilenden Thiere, diese drei Umstände bedingen hauptsächlich die complicirten und oft recht eigenartigen Bilder, unter welchen wir die ungeschlechtliche Fortpflanzung vieler Metazoën ablaufen sehen. Dazu kommen freilich noch secundäre Momente, indem die Prolification durch Theilung sich mit Umbildungen der durch sie entstandenen Theilthiere verbinden (Strobilation der Quallen) oder mehr oder weniger in den Dienst günstiger geschlechtlicher Propagationsverhältnisse treten kann, wobei dann regenerative Vorgänge unterbleiben und effective Neubildungen erfolgen können, welche dem ursprünglichen Thier nicht zukamen, für die besonderen Zwecke jener Theilthiere aber von grossem Nutzen sind. Ein Beispiel dafür bieten die Schwimmzooide der schon genannten *Haplosyllis*, welche zum Zwecke möglicher Verbreitung der Geschlechtsproducte sich mit einem exquisiten locomotorischen Apparat ausgerüstet haben (No. 27, p. 12 u. ff.) und Aehnliches.

Bezüglich der Knospung kann ich mich kurz fassen, denn ihr Charakter liegt ausschliesslich in der Besonderheit des differentiellen Wachsthum, so dass alle Knospungen, gleichviel ob ein Polyp, eine Bryozöe oder Salpe vorliegt, eben hierin übereinstimmen, wenn sie auch im Detail des Vorganges weit aus einander gehen. Diese Einfachheit in der Charakteristik der Knospung gegenüber der Theilung, welche in vieler Hinsicht mannigfachen Wandlungen unterliegt, bringt es mit sich, dass die sehr verschiedenen Formen von Ausgestaltung, in welchen die Knospung uns entgegen tritt, doch niemals den gleichartigen Grundzug des besonderen Wachsthum vermissen lassen.

Aus dem Gesagten ergibt sich schon von selbst, dass die Knospung den directen Uebergang eines Theiles des Mutterthieres in die

Knospenanlage keineswegs ausschliesst. Dies geschieht sogar thatsächlich bei gewissen, durch v. KOCH's schöne Untersuchungen bekannt gewordenen Prolifcation von Steinkorallen (No. 29, p. 341 u. ff.).

In den bisherigen Darlegungen über Theilung und Knospung habe ich, um den Gang der Erörterungen nicht zu sehr zu compliciren, einen Umstand ausser Acht gelassen, welcher zur Vervollständigung der gewonnenen Einsichten noch einer kurzen Betrachtung bedarf — die Individualitätsfrage.

HAECKEL hat wohl zuerst festgestellt, dass im Gegensatz zur Theilung, welche das ursprüngliche Mutterthier beseitigt, die Individualität des die Knospe producirenden Thieres unverändert erhalten bleibt. Die Richtigkeit dieser Aufstellung steht im Allgemeinen ausser Frage: für die Knospung beweist sie die Erfahrung, für die Theilung ist sie von vorn herein eine logische Nothwendigkeit. Trotzdem scheint es mir passend, den Wandel der Individualität wenigstens bei den so häufigen „successiven“ Theilungen (Strobilationsform der Theilung i. w. S.) zu verfolgen. Es soll dabei nicht weitläufig auf die thierische Individualitätslehre eingegangen werden, vielmehr genügt es für unsere Zwecke, von allgemeineren Erfahrungen und Ueberlegungen auszugehen.

Anknüpfend an die Thatsache, dass bei vielen Thieren „das einzelne Individuum durch künstliche Theilung in mehrere ununterbrochen fortlebende Individuen zerlegt werden kann“, zeigte GOETTE, „dass diese Theilbarkeit aber weder eine unbegrenzte noch eine unbedingte, sondern ausnahmslos daran gebunden ist, dass die Theile die wesentlichen Organisationsverhältnisse des Ganzen und ferner die Fähigkeit besitzen, dieselben im einheitlichen Zusammenhange zu erhalten, dass sie mit anderen Worten das ursprüngliche Ganze in sich vollständig zu wiederholen vermögen, daher bedeutet „Individualität“ der Organismen nicht eine Untheilbarkeit schlechtweg, sondern nur eine solche, welche die Integrität einer Lebenseinheit oder eines Gesamtlebens und damit die Möglichkeit einer selbständigen Existenz aufrecht erhält (No. 30, p. 12 u. ff.).

Daher erblickt GOETTE in der Individualität das „Verhältniss gewisser Beziehungen der Theile zum Ganzen“, also eine Relation; diese correspondirt aber mit der jeweiligen Stufe der erlangten Organisation und ist damit „eben auch von der Entstehung und Fortbildung, kurz von der Entwicklung der Organisation abhängig.“

Diese Auffassung gilt in gleichem Maasse für die Embryonal-

entwicklung wie für die Neubildung von Thieren durch Theilung oder Knospung. Hier wie dort erweist sich die Individualität des werdenden Thieres abhängig von dem Fortschreiten der sich entwickelnden Organisation, als ein parallel dieser sich immer fester fügender Zusammenhang bestimmter Beziehungen der Theile zum Ganzen. Allein dieser Zusammenhang kann naturgemäss kein starrer, allen Thieren gleicher sein — dies bezeugt ja schon die sehr verschiedene Ausprägung des Regenerationsvermögens —, er wird vielmehr innerhalb engerer oder weiterer Grenzen dehnbar sein. Hierin nun unterscheidet sich die Theilung von der Knospung wie von jeder anderen Propagationsform schon a priori, indem sie ein lockereres, leichter ohne Schädigung des Gesamtlebens lösbares Gefüge jenes Zusammenhanges zur nothwendigen Voraussetzung hat, denn träfe dies nicht zu, so würde die Theilbarkeit überhaupt aufgehoben sein. Die Individualität sich theilender Thiere muss also eine flüssige sein, so flüssig, dass ein fortwährender Wechsel der Zusammenhänge der ein Ganzes bildenden Theile ohne Störung des Gesamtlebens ermöglicht ist.

Die Erfahrung bestätigt, dass bei allen Theilungen ein Theil ursprünglicher Beziehungen des Mutterthieres gelöst und mit denjenigen neu auftretenden zu einer neuen Einheit verbunden wird, welche aus den durch Regeneration neu entstehenden Organbildungen resultiren, während der zurückbleibende Rest der alten Relationen entweder an sich genügend eine lebensfähige Einheit manifestirt oder durch egalisirende Neubildungen verlorene Beziehungen wieder ersetzt. So zerlegt sich bei *Microstoma* ein Thier zunächst in zwei Individuen, wodurch die ursprüngliche Individualität, an deren Stelle die beiden neuen traten, beseitigt ist. Diese erfahren aber bald das gleiche Schicksal, und unter Beseitigung ihrer Individualitäten werden vier neue gebildet u. s. w.

Dagegen kann nicht eingewendet werden, dass es etwa ganz unwichtige und geringfügige Theile sind, welche vom ursprünglichen Thier zur Bildung des einen der neuen Individuen verwendet werden, dass daher die Individualität des anderen Zooids im Grunde nicht verändert sei, indem es ja auch im Besitze der wichtigsten primären Organe (Centralorgan des Nervensystems u. A.) verbleibe, denn das Maass der lösbaren ursprünglichen Relationen ist zwar durch die Bedingungen der Fortdauer des Gesamtlebens beschränkt, innerhalb dieser Grenzen aber ein freies, bald grösseres, bald geringeres. Ob die hintere Hälfte oder das hinterste Viertel oder Achtel eines *Microstoma* ein neues Individuum aus sich bildet, ist für den Charakter

des Gesamtvorgangs völlig gleichgiltig. Mit anderen Worten: der Zerfall eines *Microstoma* in zwei Halbthiere ist grundsätzlich derselbe Process wie die Zerlegung desselben in ein Dreiviertel- und ein Einviertelthier u. s. f.

Eine Folge einzelner Theilungsacte, wie sie die Microstomeen beispielsweise zeigen, pflegt man wohl im gewöhnlichen Sprachgebrauch auf ein Thier als Mutterindividuum („Stammutter“ v. GRAFF) zu beziehen und, wenn eine Anzahl Individuen entstanden ist, zu sagen, die „Stammutter“ habe so und so viele Tochterthiere gebildet. Dazu ist man um so geneigter, als die Dissection sehr spät erfolgt, so dass die Zooide eine Zeit lang im Zusammenhang bleiben und vorübergehend Thierketten bilden.

Diese Auffassung ist aber, streng genommen, unrichtig, denn die angebliche „Stammutter“ ist durch die erste Theilung bereits beseitigt, und für die folgende verhalten sich die beiden durch die erste Paratomie entstandenen Zooide zu ihren Producten genau ebenso als „Stammütter“ wie ihr Mutterthier zu ihnen selbst u. s. w.

Wenn man daher die Microstomeenketten schlechtweg durch Theilung entstehen lässt, so darf dies nur so verstanden werden, dass diese Ketten einer Reihe von Paratomien ihren Ursprung verdanken, bei welchen die Schlussacte, die Dissectionen, in bestimmter Anordnung auf relativ späte Zeitpunkte verlegt erscheinen. Die Prolification der Microstomeen stellt also eine Composition auf einander folgender Theilungsacte vor, von welchen jeder einzelne eine Paratomie repräsentirt.

Auf Grund der im Vorstehenden entwickelten Gesichtspunkte möchte ich Theilung und Knospung bei den Metazoën in folgender Weise definiren:

Die **Theilung** ist ein Trennungsprocess ursprünglich zu einem einheitlichen Ganzen gehöriger, durch normales Wachsthum entstandener oder im Entstehen begriffener Theile, bei welchem ergänzende Neubildungen unter Beseitigung der ursprünglichen Einheit neue Individuen bilden.

Die **Knospung** dagegen ist ein ausschliesslich auf einem vom normalen verschiedenen, besonderen (differentiellen) Wachsthum beruhender Neubildungsprocess ganzer Individuen, bei welchem die knospende Lebeenseinheit in der Regel unverändert erhalten bleibt.

## III.

Ich muss es mir versagen, die bislang bekannt gewordenen Prolificationen durch Theilung und Knospung unter den Metazoën hier einzeln zu erörtern. Nach dem im vorhergehenden Abschnitt Ausgeführten dürfte auch eine Nothwendigkeit dazu nicht vorliegen, um so weniger, als eine Reihe von insexuellen Propagationen wie die ungeschlechtliche Fortpflanzung der Tunicaten, Bryozoën und der meisten Cölenteraten allseitig und ohne Widerspruch als Knospung betrachtet wird.

Anders freilich verhält es sich mit der sogenannten Terminalknospung (Endknospenbildung, Strobilation i. w. S. = axialer Knospung v. KENNEL'S) (No. 24, p. 17), worunter man die Ephyrenbildung der Quallen (ursprünglich Strobilation i. e. S.), gewisse durch SEMPER näher bezeichnete Fortpflanzungen von Steinkorallen (No. 31, p. 235 u. ff.), die Kettenbildung der Microstomiden (*Microstoma* und *Stenostoma*) und endlich die überwiegende Anzahl der Prolificationen der Anneliden begreift<sup>1)</sup>.

Indess bedarf es auch hier keiner weitläufigen Ausführungen mehr, wenn ich die bezeichneten Prozesse ungeschlechtlicher Fortpflanzung für Theilungen erkläre.

Was zunächst die Quallenstrobilation betrifft, so haben die beiden neuesten und gründlichsten Untersucher derselben, CLAUS und GÖTTE, überzeugend nachgewiesen, dass dabei auch nach dem herkömmlichen Vorstellungsschema keine Knospung, sondern eine Theilung vorliegt.

„Zum richtigen Verständniss der Strobilationserscheinungen“, führt CLAUS aus<sup>2)</sup> (No. 23, p. 16), „ist vor Allem die Thatsache in Erinne-

1) Von der Proglottidenbildung der Cestoden, welche von einigen Forschern ebenfalls als eine „axiale Knospung“ hierher gestellt wird, darf wohl abgesehen werden, denn die Berechtigung, in den Proglottiden eine besondere, ungeschlechtlich aus dem Scolex sich entwickelnde Generation von Geschlechtsthieren, im Bandwurm also einen dimorphen Thierstock zu erblicken, wie dies nach dem beharrlichen Vorgange von LEUCKART (No. 41, p. 342) neuestens auch wieder v. KENNEL will (No. 24, p. 16), ist doch eine sehr zweifelhafte.

2) Auch auf diese Ausführungen von CLAUS kann ich nach Früherem (vergl. Anm. 1 auf S. 389) nur geringes Gewicht legen; ich citire sie aber, um auch zu zeigen, dass selbst solche Forscher, welche die Frage, ob Theilung oder Knospung vorliege, für eine überflüssige halten, gegebenen Falls sich doch emsig um die Beantwortung derselben bemühen.

rung zu bringen, dass die Neubildung einer Ephyra an der Mundscheibe des Scyphostoma innerhalb des diesem angehörigen Tentakelkranzes in keinem einzigen Falle nachgewiesen ist. Es gibt keine terminale Ephyraknosung an der Oralscheibe des Scyphostomapolypen, vielmehr sind die Anlagen der Ephyrascheibe Abschnitte des Scyphostomaleibes selbst, welche sich ausserhalb des Tentakelkranzes durch Einschnürung der Becherwand absetzen und als Theilstücke des Ephyraleibes zur Sonderung gelangen“.

HAECKEL gegenüber hebt CLAUS hervor (No. 23, p. 17), dass „thatsächlich das zur Ephyra werdende Endstück der Strobila — und wir werden der Klarheit halber von der einfachsten und ursprünglichsten Form, der monodischen Strobila ausgehen — kein jüngeres Wachsthumproduct des Scyphostoma, sondern die vordere Körperhälfte desselben ist, welche sich nach vorausgegangenem gleichmässigen Wachsthum des Scyphostomaleibes durch Einschnürung abgesetzt hat und als Theilstück loszulösen anschickt. Mit der Lostrennung desselben ist ferner das elterliche Individuum als solches vernichtet und in zwei neue Individuen zerfallen, indem auch das hintere Individuum nur einem Theilstück des elterlichen entspricht. Beide Spaltungsproducte sind einander coordinirt, da der Basalstummel mit oder ohne Tentakelkranz doch im Wesentlichen dem einer Qualle gleichwerthigen Organismus eines Polypen entspricht. Beide, Ephyra und Polyp, sind demnach in ihrer gegenseitigen Beziehung einem in Quertheilung begriffenen Infusorium vergleichbar, von welchen lediglich das eine Theilstück Mund und adorale Wimperzone besitzt, das andere noch solcher entbehrt oder dieselben erst in der Bildung begriffen zeigt. Wollte man aber den einen Abschnitt für älter als den andern erklären und diesen jenem subordiniren, so dürfte mit grösserem Recht der hintere unvollständigere Abschnitt als der jüngere Theil betrachtet und dann einer Terminalknospe verglichen werden können. In Wahrheit aber sind beide, ontogenetisch betrachtet, gleichalterig und einander gleichwerthig; der vordere aber differenzirt sich früher zu einer als Meduse frei werdenden Form, während der hintere sich später regenerirt und vervollständigt.“

Ganz ähnlich äussert sich GÖTTE (No. 22, p. 50): „Da die erste Ephyrascheibe nur der weiter entwickelte orale Abschnitt des Scyphostoma ist, so kann sie natürlich in keiner Weise als eine Knospe aufgefasst werden. Das, was an ihr an Knosung erinnert, z. B. das Hervorwachsen des Lappenkranzes, gehört ebenso wie das vorausgegangene Hervorwachsen der Tentakel des Scyphostoma — beides

wohl auch nach freierem Sprachgebrauch „Hervorknospen“ genannt — einfach zur fortschreitenden Entwicklung des ganzen, identisch bleibenden Abschnitts. Folglich kann auch die Ablösung der ersten Ephyra nichts anderes sein als die Trennung zweier in Entwicklung begriffener, aber schon vorher bestandener Abschnitte eines Organismus oder einfache Theilung. An dem zurückbleibenden Stiel der monodischen Larven entsteht aber die neue Ephyra genau in derselben Weise wie die erste, durch eine Umbildung seines ursprünglichen oralen Abschnitts in eine Scyphostomascheibe, welche sich erst secundär in eine Ephyrascheibe verwandelt. Für die Ephyrabildung der monodischen Larven muss also die Knospung durchweg in Abrede gestellt werden. Bei der Uebereinstimmung dieser Bildung bei den mono- und polydisken Larven gilt aber für die letzteren nothwendig dasselbe wie für die ersteren. Die Ephyrascheibe entsteht also nirgends durch Knospung und daher ist die Strobilation in allen Fällen eine einfache Theilung in Entwicklung begriffener Larven.“

Bezüglich der auf die thatsächliche Ablösung der Ephyra vom *Scyphostoma* zunächst folgenden Vorgänge sowohl an der frei gewordenen Ephyra-Meduse als auch am zurückgebliebenen Polypen bemerkt GÖTTE (No. 22, p. 46), dass „sich dabei nur ein Regenerationsvorgang, analog demjenigen bei der Entwicklung eines jeden anderen Organismus mit endständigem Mund — sei es ein Wurm, ein Infusor u. s. w. — wiederholt, wodurch die allgemeine Bedeutung des vorausgehenden oder gleichzeitigen Theilungsvorgangs in keiner Weise beeinträchtigt wird. Auch ist es klar, dass in dieser Hinsicht die Regeneration der Proboscis nicht schwerer wiegen kann, als die Regeneration am weitgeöffneten Scheitel der vorher abgelösten Ephyra: beides sind unvermeidliche Begleiterscheinungen der Theilung, welche die Entwicklung der ersten und aller folgenden Ephyren einer polydisken Strobila nicht wesentlich verschieden erscheinen lassen können.“

In Hinsicht der von SEMPER vor Jahren mitgetheilten angeblichen Knospungen einiger Steinkorallen (No. 31, p. 235 u. ff.) ist darauf zu verweisen, dass einzelne derselben, soweit eine solche Deutung die vornehmlich an den Skeleten gewonnenen Befunde überhaupt gestatten, auf der Strobilabildung der Quallen conforme Prozesse bezogen, d. h. als Theilungen betrachtet werden müssen. Dies ist insbesondere mit *Flabellum variabile* und *Placotrochus laevis* der Fall. Was aber SEMPER von der ungeschlechtlichen Fortpflanzung seiner (nicht näher bestimmten) Fungienarten angibt, betrifft so wenig ausreichende Beobachtungen, dass erst eine erneute genaue Untersuchung namentlich

der dabei stattfindenden Wachsthumsvorgänge eine befriedigende Einsicht ermöglichen kann.

Die zahlreichen z. Th. eingehender, zum grösseren Theil aber nur sehr oberflächlich<sup>1)</sup> bekannten Anneliden-Prolificationen können hier nicht erörtert werden. Soviel indess kann ohne augenblickliche Begründung behauptet werden, dass, soweit Beobachtungen und nicht Constructionen in Betracht kommen, eine Knospung bei den gegliederten Würmern, ausgenommen die besondere Knospungsform von *Syllis ramosa*, bisher mit Sicherheit nicht nachgewiesen wurde. Die vorgebliche laterale Knospung gewisser Anneliden, welche PAGENSTECHER beobachtet zu haben glaubte (No. 32, p. 267), hat bereits EHLERS als irrthümlich zurückgewiesen (No. 33, p. 211 u. ff.). Die ungeschlechtliche Fortpflanzung von *Autolytus prolifer*, welche von FREY & LEUCKART vor Jahren beobachtet, seither aber nicht wieder untersucht worden ist (No. 34, p. 91 u. ff.), scheint freilich in gewisser Beziehung das Bild einer Knospung darzubieten, aber im Zusammenhange ähnlicher Prozesse bei den nächstverwandten Formen (*Autol. cornutus* und den echten Syllideen) wird dieselbe jedenfalls eine andere Beurtheilung erheischen. Hat doch EHLERS gerade von den Syllideen (inclusive *Autolytus*) betreffs ihrer insexuellen Propagationen erklärt, „dass es sich hier nicht um fundamentale Unterschiede handelt, sondern, dass nur eine dem Grade nach verschiedene Entwicklung desselben Vorgangs stattfindet“ (No. 33, p. 208). In der That dürfte in der ungeschlechtlichen Fortpflanzung von *Autolytus prolifer* lediglich eine einseitig extrem fortgebildete Form der gewöhnlichen, einfacheren Prolificationsweisen der Gliederwürmer, sicherlich aber keine Knospung zu erblicken sein.

1) Dies gilt besonders von der durch MILNE-EDWARDS mitgetheilten Prolification von *Myrianida (Myriadina)* (No. 42, p. 170 u. ff.). M. SCHULTZE sagt darüber: „MILNE EDWARDS hat nämlich, wie aus seiner Beschreibung hervorgeht, nur ein Exemplar beobachtet, welches aus einer Reihe von 7 aneinander hängenden Individuen bestand. Aus dieser Reihe bildete sich dieser Forscher seine Ansicht über die Art der Theilung, welcher eine wahre Knospenbildung zu Grunde liegen sollte. Wie schwer es aber ist, aus einem so geringen Material und ohne die genaueste mikroskopische Untersuchung zu entscheiden, ob ein Glied des Mutterthieres mit in das Junge übergeht, oder nicht, wird Jeder zugestehen, der sich mit ähnlichen Beobachtungen beschäftigt hat“ (No. 6, p. 302). Ueberhaupt bedürfen die vielen und zerstreuten Angaben über insexuelle Propagationen von Ringelwürmern dringend einer kritischen Sichtung, um die Beobachtungen von den Speculationen zu sondern.

Dass die uns in vorliegender Untersuchung in erster Linie interessirende ungeschlechtliche Vermehrung von *Microstoma* eine Theilung vorstellt, ist nach dem Gesagten klar. Was CLAUS und GÖTTE von der Ephyrenbildung darlegten, hat im Wesentlichen auch für die *Microstomiden*-Theilungen volle Giltigkeit, und es kann einfach auf das verwiesen werden, was oben aus den Arbeiten der genannten Forscher mitgetheilt worden ist.

Indem sich so alle als Terminal-Knospen auf gefassten Proliferationsformen als Theilungen herausstellen, gelangen wir zu dem Ergebniss, dass es eine Endknospenbildung in dem herkömmlichen Sinne überhaupt nicht gibt.

#### IV.

Ich habe noch der Aufstellungen früherer Forscher zu gedenken.

Wenn von mehr gelegentlichen Aeusserungen älterer Autoren abgesehen werden darf, so ist E. HAECKEL der erste gewesen, welcher, freilich schon vor langer Zeit, die Lehre von der Theilung und Knospung systematisch zu begründen versucht hat. In seiner klassischen und an neuen Gesichtspunkten so reichen „generellen Morphologie“ schrieb dieser Forscher (1866): „Bei der Selbsttheilung ist das die Fortpflanzung einleitende Wachstum des Individuums ein totales und es zerfällt dasselbe bei der Spaltung in seiner Totalität, so dass die Theilungsproducte gleichwerthig sind. Bei der Knospenbildung dagegen ist es ein einzelner Körperteil des Individuums, welcher durch bevorzugtes Wachstum zur Bildung einer neuen Individualität (Knospe) führt, und diese trennt sich dann von dem elterlichen Individuum unvollständig oder vollständig, ohne dass dessen eigene Individualität dadurch vernichtet wird. Es sind also die beiden Spaltungsproducte hier ungleichwerthig.“ Ferner führt HAECKEL aus, dass die Theilung Individuen von gleichem Alter liefere, wobei das ursprüngliche Thier als solches beseitigt werde, während die Producte der Knospung von verschiedenem Alter seien und das knospende Thier als Mutterthier unverändert fortbestehe (No. 35, Bd. 2, p. 37 u. ff.).

Diese Aufstellungen, deren künstliche Construction unverkennbar ist, begegneten mit der Erweiterung unserer Kenntnisse der betreffenden Vorgänge berechtigtem Widerspruch. So hat GÖTTE den speciellen Fall der Strobilation der Ohrenqualle zum Ausgangspunkte eines kritischen Excurses genommen, in welchem er zunächst darauf verweist, dass die Producte der Knospung weit öfter dem Mutterthier gleichen als jene der Theilung. Dann fährt dieser Forscher fort: „Was

HAECKEL ferner unter dem ungleichen Alter der Knospungsproducte versteht, zeigt die der Definition auf dem Fusse folgende Anwendung auf die Strobila, deren Scheiben eine nach der anderen entstanden und so das ungleiche Alter, das Merkmal der Knospung, besäßen. Er meint also in diesem Fall nicht den Altersunterschied zwischen den Spaltungsproducten des einzelnen Knospungsvorgangs, sondern das verschiedene Alter der successiv aufeinander folgenden Scheiben. Genau derselbe Unterschied besteht aber auch bei allen successiven Theilungen desselben Thieres, wie solche z. B. so anschaulich bei *Microstoma* auftreten; er ist daher als unterscheidendes Kennzeichen der Knospung ganz unbrauchbar.

„Und nicht zuverlässiger ist endlich das Merkmal des bald totalen (Theilung), bald nur partiellen Wachsthum (Knospung); denn abgesehen von der häufigen Schwierigkeit einer solchen Unterscheidung berechtigt uns die Erfahrung keineswegs, ein Wachsthum überhaupt für die nothwendige Ursache jeder Theilung zu erklären.“

GÖTTE kann daher die von HAECKEL angeführten unterscheidenden Kennzeichen der Theilung und Knospung als ausreichende und zutreffende nicht anerkennen und definirt seinerseits die Theilung als eine „Trennung von zusammenhängenden, also bereits fertig vorliegenden Theilen“, die Knospung aber als eine „Neubildung von mehr oder weniger selbständig werdenden Theilen auf dem Wege eines localen Wachsthum“ (No. 22, p. 47 u. ff.).

In jüngster Zeit hat auch v. KENNEL die üblichen, sich mehr oder weniger an HAECKEL'S Darlegungen anschliessenden Ansichten über Theilung und Knospung einer abweisenden Kritik unterzogen, wobei er zu dem Resultat gelangt, „dass weder Gleichheit oder Ungleichheit der Theilproducte, noch die Altersverschiedenheit oder Uebereinstimmung, noch auch die Möglichkeit der Unterscheidung zwischen ursprünglichem oder neuem Individuum uns die Mittel an die Hand geben, die Theilung und Knospung zu unterscheiden“ (No. 24, p. 14).

Es scheint mir überflüssig, den kritischen Ausführungen GÖTTE'S und v. KENNEL'S, welchen ich mich in ihren Ergebnissen anschliesse, Weiteres hinzuzufügen. Was die oben citirten Definitionen von Theilung und Knospung seitens GÖTTE betrifft, so beschränken sich dieselben zu sehr auf für die specielle Frage der Auffassung der Strobilation bedeutungsvolle Verhältnisse, um für eine allgemeinere Orientirung auszureichen. So wende ich mich zu den neuestens von v. KENNEL in umfassender Weise entwickelten Begriffsbestimmungen der Theilung und Knospung.

„Vergleichen wir“, sagt v. KENNEL, „alle Propagationsvorgänge mit einander, so finden wir, dass bei der einen Gruppe die Masse der aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Producte zusammen genommen gleich ist der Masse des ursprünglichen Individuums vor Beginn der sichtbaren Veränderungen, welche die Propagation einleiteten. In allen anderen Fällen wird die Propagation eingeleitet durch Auftreten neuer Theile, die mit dem Individuum nichts zu thun haben, durch einen Zuwachs von organisirter Substanz, so dass die Theilstücke, nachdem sie selbständig geworden sind, in ihrer Gesamtheit mehr Masse repräsentiren, als das ursprüngliche Thier vor Auftreten der Propagationserscheinungen besass. Ersteres können wir als Theilung, letzteres als Knospung bezeichnen“ (No, 24, p. 14 u. f.).

Demnach erblickt v. KENNEL ausschliesslich im Vorhandensein oder Fehlen eines Wachsthums das Kriterium der Knospung, beziehungsweise der Theilung. Dass wenigstens für die letztere v. KENNEL's Definition eine künstliche und willkürliche Beschränkung bedeutet, ist ohne Weiteres ersichtlich.

Führt man indess v. KENNEL'S Aufstellungen consequent durch, so gelangt man zu der Folge, dass innerhalb der Metazoën Theilungen überhaupt nicht vorkommen. Denn es kann von diesen Thieren keine ungeschlechtliche Fortpflanzung namhaft gemacht werden, bei welcher „die Masse der aus der Fortpflanzung hervorgegangenen Producte zusammen genommen gleich ist der Masse des ursprünglichen Individuums vor Beginn der sichtbaren Veränderungen, welche die Propagation einleiteten“, weil jede Theilung bei den Metazoën unabänderlich mit Regenerationen oder Neubildungen anderer Art verbunden ist und sein muss. Diese aber bedingen ebenso nothwendig eine Zunahme an organischer Substanz.

Nun ist es ja gewiss kein Grund, einen Vorgang deshalb als eine Theilung anzusprechen, weil, thäte man dies nicht, die Theilung als Prolificationsform der Metazoën vollkommen in Fortfall käme. Aber v. KENNEL selbst qualificirt die von ZACHARIAS freilich nur mangelhaft beschriebene (No. 10, p. 271 u. ff.) ungeschlechtliche Fortpflanzung der *Planaria subtentaculata* als Theilung und hat uns überdiess mit der interessanten Prolification einer Süsswasser-Triclade bekannt gemacht, welche er als „Quertheilung“ bezeichnet, obzwar in beiden Fällen mit Rücksicht auf die dabei erfolgenden Regenerationsprocesse ein Zuwachs an organischer

Substanz nicht in Abrede gestellt werden kann (No. 8, p. 407 u. ff.).

Im Grunde erschöpft sich v. KENNEL'S Theilungsbegriff mit dem nackten Zertrennungsvorgang, also dem, was ich als Dissection innerhalb einer Paratomie benannt habe. Damit postulirt dieser Forscher, dass, wenn man bei den Thieren von Theilung sprechen wolle, der betreffende Process mit der Zerlegung eines Steinblocks identisch sein müsse. Dies ist aber der thierischen Organisation gemäss unmöglich.

Nicht besser steht es mit v. KENNEL'S Knospungsbegriff. Blieb, wie wir sahen, für die Theilung so gut wie Nichts, so umfasst nun die Knospung nach v. KENNEL alle insexuellen Propagationen, bei welchen irgend ein Wachsthum zu Tage tritt. Es ist folglich ganz gleichgiltig, ob der betreffende Wachsthumsvorgang an dem Thier als eine Besonderheit sich abspielt und die individuelle Erscheinung desselben unberührt lässt, oder ob er zusammenfällt mit der normalen Grössenzunahme dieses Thieres, wie sie uns auch bei den nächsten Verwandten desselben entgegentritt, welche aber der Fähigkeit ungeschlechtlicher Fortpflanzung ermangeln.

Die Knospung einer Salpe oder Bryozoö, die Ephyrenbildung der Medusen, die Strobilationsprocesse der Würmer, die Hydren- und Korallenknospung u. s. w. sind demnach im Princip dasselbe und zwar so sehr, dass wie zuerst v. KENNEL (No. 24, p. 17 u. ff.), und, unabhängig von ihm, fast gleichzeitig LANG (No. 36, p. 108 u. ff.) wahrscheinlich zu machen gesucht haben, alle diese Processe auch auf einen und denselben Ausgangspunkt — das Regenerationsvermögen der Thiere — zu beziehen seien<sup>1)</sup>.

Nichts scheint mir für die Auffassung v. KENNEL'S von der Knospung so charakteristisch, wie folgende Ausführungen dieses Forschers (No. 24, p. 13): „Treten . . . bei manchen Ringelwürmern,

1) Ich kann dieser Auffassung, zumal in dieser Allgemeinheit, von meinem Standpunkte aus natürlich nicht beistimmen. Die Fähigkeit, durch Theilung und Knospung sich fortzupflanzen, und das Vermögen, zu regeneriren dürften jedenfalls auf denselben allgemeinen Grundursachen beruhen; damit ist aber über die besonderen Ursachen, unter welchen sich hier eine Knospung, dort eine Theilung hervorgebildet haben, Nichts ausgesagt. Das Abschneiden eines Tentakels ist wohl die äussere Veranlassung zur Regeneration desselben, aber nicht die Ursache des Vermögens, den verlorenen Theil wieder zu ersetzen.

wie *Nais*, *Chaetogaster*, *Aeolosoma*, *Syllis* u. A. etwa in der Mitte des segmentirten Körpers Neubildungen auf, durch welche Vorder- und Hinterhälfte des Körpers aus einander geschoben werden; differenzirt sich diese neu eingeschaltete Körperstelle in eine grössere Anzahl junger Segmente, die sich weiterhin ausbilden theils in neue Kopfglieder für den dahinter liegenden Körperabschnitt, theils in neue Rumpfsegmente des vorhergehenden, — so ist damit offenbar eine Knospenbildung gegeben, denn es ist an dem ursprünglichen Individuum eine anfangs kleine, von ihm ernährte und wachsende Neubildung erschienen. Schnürt sich in der Folge diese Knospe ungefähr in ihrer Mitte mehr und mehr ein, bis zur völligen Trennung, so dürfte es keinen Widerspruch erfahren, wenn man das eine Propagation durch Knospung nennt.“

V. KENNEL bezeichnet also hier die „anfangs kleine und vom ursprünglichen Individuum ernährte und wachsende Neubildung“ als Knospe. Diese angebliche Knospe, welche in Wahrheit nichts Anderes als die sog. Knospungszone (Regenerationszone) darstellt, ist gar kein Individuum, kein organisches Wesen, sondern ein *mixtum compositum*, gebildet aus den verkehrt zusammen gelegten hinteren und vorderen Hälften zweier verschiedener Thiere; und für die Entstehung dieser beiden bleibt schliesslich doch kein anderer Ausweg als — Theilung.

Auch ist es ohne Weiteres klar, dass V. KENNEL hier Theilungen vor Augen hat, welche, wie man sich ausdrückt, auf Knospungsvorgängen beruhen, und die besondere Art bestimmter Regenerationsprocesse als Knospungsvorgänge bezeichnend die ganze Propagationsform nun einfach als Knospung deutet.

Wenn fernerhin V. KENNEL die mannigfaltigen Knospungsformen in eine axiale (Strobilation i. w. S.) und eine laterale Knospung sondert (No. 24, p. 17), so ist diese Eintheilung auch wenig zutreffend, da ihr allein die Verschiedenheit der Richtung des Wachstums zu Grunde liegt, also stillschweigend im Uebrigen eine Gleichartigkeit der betreffenden Processe statuirt wird, welche durchaus nicht zutrifft. Zudem ist es in vielen Fällen eine Sache rein persönlicher Auffassung, die betreffende Knospe als eine laterale oder terminale zu betrachten (Entstehung mancher Hydromedusen durch Knospung).

Mit anderen Worten, ob ein Thier als solches wächst und sich während des Wachstums oder nachmals in eine

Anzahl von Individuen zerlegt, oder ob ein Thier durch ein besonderes Wachsthum an sich neue Zooide erzeugt, sind zwei ganz differente Prozesse; jedenfalls ist ihr Unterschied weit grösser als der, ob die Knospen an der Seite, vorne oder hinten an einem Thier zur Entwicklung gelangen, wenn die Bildung derselben nur sonst übereinstimmt.

Ich bin somit nicht im Stande, die von v. KENNEL für die Theilung und Knospung bezeichneten unterscheidenden Merkmale als sachlich begründete anzuerkennen, abgesehen davon, dass auch für die Praxis einer einfacheren Orientirung zwischen beiden Propagationsformen mit denselben ein Vortheil nicht gewonnen wird.

## V.

Rückblickend auf die vorstehenden Ausführungen darf behauptet werden, dass Theilung und Knospung wohl von einander unterschieden werden können. Indem alle Prolificationen, welche sich auf den natürlichen Begriff der Theilung zurückführen liessen, in eine Abtheilung gebracht wurden, erschloss sich auch für die ausserhalb jener Reihe verbleibenden Fortpflanzungsformen ein gemeinsamer Grundzug in der Besonderheit des dabei auftretenden Wachstums. Diese Scheidung zweier weit verbreiteter Arten insexueller Propagation ist indess nicht bloss aus dem praktischen Gesichtspunkte ordnender Uebersichtlichkeit beizubehalten, sie entbehrt auch nicht eines tiefer liegenden Sinnes: die innige Verwandtschaft von Theilung und Knospung ist wenigstens in dem Maasse, wie sie heute so vielfach angenommen wird, eine Fiction.

Ohne selbstredend jede Beziehung zwischen Theilung und Knospung verneinen zu wollen<sup>1)</sup>, könnte jene Vorstellung doch wohl nur darin ihre Begründung finden, dass nicht bloss Theilung und Knospung durch unzweideutige Zwischenformen in einander übergangen, sondern auch die Berechtigung vorläge, von beiden Vermehrungsweisen im generellen Sinne sprechen zu dürfen, denn nur unter solchen Voraussetzungen wäre es erlaubt, bestimmte Ergebnisse der Befunde eines

1) Ich meine hier nicht bloss den durch die Gemeinsamkeit derselben Grundursachen bedingten Zusammenhang (cf. letzte Anm.), sondern auch jenen, welchen etwa der Nachweis mit sich brächte, dass eine bestimmte Theilung auf eine bestimmte Knospung in ihrer Entstehung zurückgeführt werden könnte oder umgekehrt (Entstehung der Strobilation nach CLAUS z. B. No. 23, p. 18).

oder mehrerer Fälle auf alle auszudehnen und zu einem allgemein giltigen Princip zu erheben.

Die angegebenen Bedingungen treffen aber keineswegs zu.

Was zunächst event. Uebergangsformen betrifft, so scheint es freilich ausser Zweifel zu stehen, dass, zumal bei den Cnidariern, die Existenz solcher transitorischen Prolificationen nicht geleugnet werden kann. Allein diese angeblichen Zwischenformen ergeben sich in dieser Eigenschaft lediglich in Folge der Mangelhaftigkeit und Unbestimmtheit unserer bisherigen Anschauungen. Es gibt bei den Cnidariern so wenig wie bei den Würmern oder sonst welchen Metazoën derartige Mittelformen. Wenn v. KocH auf Grund seiner eingehenden Untersuchung der ungeschlechtlichen Fortpflanzungsverhältnisse, vornehmlich freilich der paläozoischen Korallen, zur Aufstellung einer „Theilungsknospung“ geführt wurde und diese so wie seine „Septalknospung“ nach den herkömmlichen Vorstellungen unter die Theilung subsumirt, so ist dieser Forscher vollkommen im Recht (No. 29, p. 89). Nach den für mich maassgebenden Gesichtspunkten ist aber nicht minder klar, dass ich in den genannten Knospungsarten wirkliche Knospungen und nicht Theilungen erblicken muss.

Die insexuellen Propagationen der Würmer zeigen trotz aller Verschiedenheiten im Detail doch einen so einheitlichen Gesamtcharakter, dass sie zu gleicher Beurtheilung nöthigen. Völlig isolirt präsentirt sich diesen Verhältnissen gegenüber die merkwürdige Knospung von *Syllis ramosa* (No. 25, p. 198 u. ff.), welche bislang den einzigen Fall von Knospung bei den Anneliden und wohl eine rein persönliche, in Anpassung an die gründlich veränderte Lebensweise gewonnene Erwerbung dieser Syllidee vorstellt.

Nicht besser steht es mit dem zweiten Moment, ob Theilung und Knospung im generellen Sinne aufgefasst werden können. Dass sowohl die verschiedenen Theilungen wie die mannigfaltigen Knospungen von ihrem erstmaligen Auftreten durch die Thierreihe hindurch vererbt worden, demnach als phyletische Einheiten zu betrachten wären, wird Niemand behaupten wollen. Aber auch bezüglich ihrer Entstehung können Theilung und Knospung nicht aus den gleichen ursächlichen Bedingungen hervorgegangen sein.

Für die Reihe derjenigen Prolificationen, welche als Knospungen zu bezeichnen sind, kann aus den uns vorliegenden Thatsachen ein gleichartiger Ursprung nicht ersichtlich gemacht werden, im Gegentheil dürften die Knospung der Salpen und die der Bryozoën höchst

wahrscheinlich spezifische Erwerbungen innerhalb der betreffenden Stämme darstellen. Wenn auch über die Art der Hervorbringung dieser Erwerbungen zur Zeit eine sichere Entscheidung nicht möglich ist, so haben doch die umfassenden Untersuchungen von SEELIGER zur Genüge gezeigt, dass die Bildungsgesetze der Knospung für die Bryozoën völlig anders geartet sind als diejenigen für die Tunicaten (No. 37, p. 204).

Bezüglich der ganz aberranten Knospung von *Syllis ramosa* habe ich schon oben bemerkt, dass die wirksamen Ursachen ihres Ursprungs wohl ohne Bedenken in den Besonderheiten ihrer eigenthümlichen Lebensweise gesucht werden dürfen.

Die Knospungen der Cnidarier ermangeln, wie es scheint, keineswegs eines mehr gleichartigen Charakters, welcher wohl auf eine gemeinsame Entstehungsursache hindeuten mag.

Wenngleich somit die Bedingungen, unter welchen die mannigfaltigen Knospungen in den verschiedenen Thierphylen entstanden sein mögen, dermalen zum grossen Theil noch ein Gegenstand blosser Vermuthungen sind, so bietet doch das Thatsächliche derselben in den einzelnen Fällen oder Reihen so heterogene Befunde dar, dass die Berechtigung, von der Knospung im generellen Sinne zu handeln, zum Mindesten nicht erwiesen ist.

Das Gleiche trifft für die Theilung zu.

Die Strobilationsformen derselben bei den Cnidariern und Würmern, welche mit Vorliebe mit einander verglichen werden, haben in Wahrheit nur eine mehr äusserliche Aehnlichkeit. Bei der hohen Uebereinstimmung, welche im Wesentlichen alle Theilungen der Würmer zeigen, wird man dieselben als eine auf eine einheitliche Grundlage hinweisende Hervorbringung auffassen müssen, für welche innerhalb des Stammes dieser Thiere selbst und ihrer besonderen Verhältnisse die Bedingungen des Ursprungs jener Prolificationen gegeben waren. Und ebenso darf wohl auch für die Quallen-Strobila dieser Gesichtspunkt geltend gemacht werden, gleichviel ob man dieselbe nun mit CLAUS aus der Stolonenknospung ableiten will (No. 23, p. 18) oder nicht.

So gelangen wir zu dem Endergebniss, dass die übliche Vorstellung von der so nahen Verwandtschaft von Theilung und Knospung in den Thatsachen keine Rechtfertigung findet, vielmehr die Sondernung der insexuellen Propagationen der Metazoën in Theilung und Knospung nicht nur eine begriffliche Bedeutung, sondern auch eine reale Grundlage besitzt.

Die ungeschlechtlichen Fortpflanzungen in den einzelnen Thierstämmen sind unabhängig voneinander aus innerhalb dieser gelegenen Bedingungen hervorgegangen, so dass, was etwa für eine einzelne oder einen Complex gleichartiger Prolificationen wahrscheinlich gemacht werden kann, für andere Propagationen durch Theilung oder Knospung keine Verbindlichkeit in sich schliesst.

Die Aufgabe künftiger Forschung wird es sein, mit der Feststellung der für die einzelnen, hierher gehörigen Fortpflanzungsformen maassgebend gewesenen Ursachen ihres Entstehens so zu sagen Spreu vom Weizen zu sondern, d. h. aus der Reihe der Propagationen diejenigen Vermehrungsweisen zu eliminiren, welche blosser Augmentationen repräsentiren. Es ist ein Verdienst v. KENNEL's, auf diesen bedeutungsvollen Unterschied nachdrücklich aufmerksam gemacht zu haben (No. 24, p. 8).

Strassburg i. Els., Mai 1890.

---

### Literatur-Uebersicht.

1. P. HALLEZ, Contributions a l'histoire naturelle des Turbellariés. Lille, 1879.
2. L. GRAFF, Neue Mittheilungen über Turbellarien, in: Z. f. w. Zool., Bd. 25, pag. 407.
3. L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien, I. Rhabdocoelida. Leipzig, 1882.
4. M. BRAUN, Die rhabdocoeliden Turbellarien Livlands. Dorpat, 1885.
5. A. S. ÖRSTEDT, Entwurf einer systematischen Eintheilung und speciellen Beschreibung der Plattwürmer. Copenhagen, 1844.
6. M. SCHULTZE, Ueber die Fortpflanzung durch Theilung bei Nais proboscidea, in: Arch. f. Naturgesch., 15. Jahrg., Bd. 1, p. 293.
7. O. SCHMIDT, Die rhabdocoelen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena, 1848.
8. J. KENNEL, Untersuchungen an neuen Turbellarien, in: Zool. Jahrb., Bd. 3, Abth. f. Anat. u. Ont. d. Thiere, p. 447.
9. C. SEMPER, Die Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Thiere, III. Strobilation und Segmentation, in: Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 3, p. 115.
10. O. ZACHARIAS, Ergebnisse einer zoolog. Excursion in das Glatzer-, Iser- und Riesengebirge, in: Z. f. w. Zool., Bd. 43, p. 252.
11. F. v. WAGNER, Zur Kenntniss der ungeschl. Fortpflanzung von Microstoma, in: Zool. Anz., 12. Jahrg., p. 191.
12. O. RYWOSCH, Ueber die Geschlechtsverhältnisse und den Bau der Geschlechtsorgane der Microstomiden, in: Zool. Anz., 10. Jahrg., p. 66.
13. F. VEJDOVSKY, Vorläufiger Bericht über die Turbellarien der Brunnen von Prag, in: Sitz.-Ber. d. kgl. böhm. Ges. d. Wiss., Jahrg. 1879, p. 501.
14. I. IJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasser-Dendrocoelen, in: Z. f. w. Zool., Bd. 40, p. 359.
15. P. HALLEZ, Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris, 1887.
16. E. SELENKA, Zur Entwicklungsgeschichte der Seeplanarien. Leipzig, 1881.
17. A. GOETTE, Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Würmer. Leipzig, 1882.
18. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. Leipzig, 1884.
19. O. SCHMIDT, Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Würmer. Jena, 1848.
20. —, Handbuch der vergl. Anatomie, 8. Aufl. Jena, 1882.

21. M. Graf ZEPPELIN, Ueber den Bau und die Theilungsvorgänge des *Ctenodrilus monostylos* nov. spec., in: Z. f. w. Zool., Bd. 39, p. 615.
22. A. GOETTE, Entwicklungsgeschichte der *Aurelia aurita* und *Cotylo-rhiza tuberculata*. Leipzig, 1887.
23. C. CLAUS, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Leipzig, 1883.
24. J. v. KENNEL, Ueber Theilung und Knospung der Thiere. Dorpat, 1888.
25. Report of the scientific results of the voyage of H. M. S. Challenger. Zoology, vol. 12.
26. J. KENNEL, Ueber *Ctenodrilus pardalis* Clap., in: Arb. a. d. zool.-zoot. Inst. in Würzburg, Bd. 5, p. 373.
27. F. ALBERT, Ueber die Fortpflanzung von *Haplosyllis spongicola* Gr., in: Mitth. a. d. zool. St. zu Neapel, Bd. 7, p. 1.
28. C. BÜLOW, Ueber Theilungs- und Regenerationsvorgänge bei Würmern, in: Arch. f. Natgesch., 49. Jahrg., Bd. 1, p. 1.
29. G. v. KOCH, Die ungeschl. Vermehrung einiger paläozoischer Korallen vergleichend betrachtet, in: Paläontographica, Bd. 29, p. 325.
30. A. GOETTE, Ueber den Ursprung des Todes. Leipzig, 1883.
31. C. SEMPER, Ueber Generationswechsel bei Steinkorallen etc., in: Z. f. w. Zool., Bd. 22, p. 235.
32. A. PAGENSTECHER, Untersuchungen über niedere Seethiere aus Cete, in: Z. f. w. Zool., Bd. 12, p. 267.
33. E. EHLERS, Die Borstenwürmer. Leipzig, 1864—1868.
34. H. FREY und R. LEUCKART, Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere etc. Braunschweig, 1847.
35. E. HAECKEL, Generelle Morphologie der Organismen, 2 Bde., Berlin, 1866.
36. A. LANG, Ueber den Einfluss der festsitzenden Lebensweise auf die Thiere etc. Jena, 1888.
37. O. SEELIGER, Die ungeschlechtliche Vermehrung der endoprocten Bryozoën, in: Z. f. w. Zool., Bd. 49, p. 168.
38. H. ELSIG, Monographie der Capitelliden des Golfes von Neapel etc. Berlin, 1887.
39. B. HATSCHKE, Lehrbuch der Zoologie, Heft 1 und 2, Jena, 1888 und 1889.
40. C. VOGT und E. YUNG, Lehrbuch der praktischen vergl. Anatomie. Braunschweig, 1888.
41. R. LEUCKART, Die Parasiten des Menschen, Bd. 1, 2. Aufl. Leipzig, 1879—1886.
42. M. MILNE-EDWARDS, Recherches zoologiques faites pendant un voyage sur les cotes de la Sicile, in: Ann. Scienc. Natur. (sér. 3), Zool., T. 3.

### Anhang: Methodologisches.

Für die Untersuchungen vorliegender Arbeit war die Beobachtung des lebenden Organismus von derselben Wichtigkeit wie die Prüfung der in Schnittserien zerlegten conservirten Thiere.

In ersterer Hinsicht benutzte ich kleine Zuchtaquarien von 15 cm Länge, 10 cm Breite und 6 cm Höhe, in welchen ich nach Möglichkeit die natürlichen Existenzbedingungen meiner Thiere herzustellen bemüht war, ohne dadurch die Leichtigkeit der Beobachtung allzusehr einzuschränken. Da *Microstoma* mit Vorliebe sich im Schlamme aufhält und, an die Oberfläche gekommen, nach längerem oder kürzerem Verweilen immer wieder in den Schlamm sich zurückzieht, so bedeckte ich den ganzen Grund der Aquarien mit einer dünnen Schlamm-schicht, so dass die Thiere eben noch sichtbar blieben. Als Nahrung dienten grössere und kleinere Daphniden, welche fast täglich in reichlicher Menge verabfolgt wurden. Da nur wenige Pflanzen in das Wasser gebracht werden konnten, musste das letztere durchschnittlich allwöchentlich erneuert werden. Auch trug ich Sorge, dass kein anderes Gethier in die Zuchtaquarien Zugang fand.

Trotz aller Sorgfalt hielten sich die *Microstomeen* indess nicht lange. Nach 14 Tagen bis 3 Wochen wurden sie immer lichter, auf dem dunklen Schlammgrunde hoben sie sich als weisse Fädchen deutlich ab, was zum Theil davon herrühren mochte, dass der Darm solcher Thiere vollkommen leer war. Nichts vermochte sie trotz massenhaft zugeführten Nahrungsmaterials dazu zu bringen, etwas zu fressen. Waren die Thiere zu schwach geworden oder lag sonst ein Hinderniss vor, sich der Daphniden zu bemächtigen? Ich konnte es nicht herausbringen, aber auffallend war mir dabei, dass derartige Individuen zwar recht lebhaft, aber stets in einem engen Kreise sich herum bewegten, als ob sie die Drehkrankheit hätten.

Noch ungünstiger lagen die Verhältnisse in meinen ganz kleinen Isolir-Aquarien, wozu ich rechteckige Glasschalen gebrauchte, welche bei einer Tiefe von 3 cm eine Länge von 9 cm und eine Breite von 7 cm maassen. Das Isoliren einzelner Individuen ist behufs Feststellung bestimmter Thatsachen unumgänglich, so z. B. um über das Wachstum ins Klare zu kommen. Ein solches isolirtes *Microstoma*

wurde unter ähnlichen Verhältnissen wie die in den Zuchtaquarien gehalten, ich konnte aber im günstigsten Falle nur eine Woche lang dasselbe vor den oben angedeuteten Kennzeichen beginnenden Siechthums bewahren.

Zum Zwecke der Messung mussten die Thiere mittelst einer Pipette recht sorgfältig herausgeholt und in ein kleines Uhrschälchen gebracht werden, um es darin unter dem Ocularmikrometer zu messen. Da die Thiere bei der geringsten Störung sich mehr oder weniger contrahiren, so erfordert es oft keine geringe Geduld, zuzuwarten, bis das Thier, zur Ruhe gekommen, wieder frei im Wasser umherschwimmt. Um gleichartige Befunde zu gewinnen, mussten alle Messungen selbstredend auf diesen Zustand bezogen werden.

Zum Conserviren der *Microstomeen* erprobte ich eine Reihe von Reagentien (Pikrinschwefelsäure, Chromessig-, Chromsalpeter-, Chrom-Osmiumessigsäure, LANG'sche Flüssigkeit, MERKEL's Liquor u. A.) und fand schliesslich im Sublimat in concentrirter wässriger Lösung das für diese Thiere geeignetste. Ich that die zu conservirenden Thiere in ein Uhrschälchen, in welchem ich so viel Wasser belies, dass die Thierchen eben noch umherschwimmen konnten, und übergoss sie alsdann in einem günstigen Augenblicke mit der auf ca. 60° C erwärmten Quecksilberchloridlösung. Bei dieser Behandlung kommt es nur sehr selten vor, dass eine Kette zerfällt; in der Regel erhalten sie sich unversehrt. Gerade dieser Umstand war es, welcher mir die anderen Conservierungsmittel als ungeeignet erscheinen liess, indem die Ketten zumal bei Behandlung mit Pikrinschwefelsäure fast regelmässig vollständig zerbrachen. Neben Sublimat erzielte ich auch noch mit LANG'scher Flüssigkeit und  $\frac{1}{2}$  iger Osmiumsäure öfters gute Resultate.

Die conservirten und gehärteten Thiere wurden mit WEIGERT's Pikrokarmine gefärbt und dann in Schnitte von  $\frac{1}{100}$ — $\frac{1}{150}$  mm Dicke zerlegt. Auch wegen der Tinction habe ich verschiedene Mittel versucht, bin aber immer wieder zum Pikrokarmine zurückgekehrt. Ich habe endlich noch darauf hinzuweisen, dass es sich empfiehlt, zum Schneiden stets solche Individuen zu benutzen, welche einen wenig gefüllten Darm besitzen, namentlich nicht solche, in deren Verdauungstract noch die unversehrten Schalen eben oder vor kurzer Zeit aufgenommener Daphniden sich befinden, da der Schalenpanzer dieser letzteren beim Schneiden sehr unangenehme Zerreibungen der Schnitte mit sich bringt.

## Tafel-Erklärung.

Es bedeutet:

<i>a</i> Auge.	<i>h</i> Haftpapille.
<i>a</i> <sub>1</sub> Nebenaugen.	<i>hd</i> Hautdrüse.
<i>c</i> Commissur der Längsnerven.	<i>hm</i> Hautmuskelschlauch.
<i>ca</i> Caudalanhang.	<i>kd</i> Kopfdarm.
<i>cg</i> Gangliöse Anschwellung an den Ursprungsstellen der Commissur ( <i>c</i> ).	<i>kdr</i> Kopfdrüsen.
<i>d</i> Darm.	<i>l</i> Längsnerv.
<i>df</i> Darmfalte.	<i>m</i> Mund.
<i>dm</i> Muscularis des Darmes.	<i>mb</i> Mundbucht.
<i>dr</i> Drüsenrosette am Grunde der Wimpergrübchen ( <i>w</i> ).	<i>p</i> Parenchymfaden.
<i>dw</i> Darmwulst.	<i>phr</i> Pharyngealnervenring.
<i>e</i> Epidermis.	<i>s, s</i> <sub>1</sub> , <i>s</i> <sub>2</sub> etc. Septum.
<i>gh</i> Gehirn.	<i>schl</i> Schlund.
<i>gz</i> Ganglienzelle.	<i>schld</i> Schlunddrüse.
	<i>schlh</i> Schlundhöhle.
	<i>vn</i> Vorderer Nerv.
	<i>w</i> Wimpergrübchen.

## Tafel XXII.

Fig. 1—21. Sämmtliche Figuren sind schematisch. Die Fig. 1—3, 8—11, 13—16, 18 und 19 beziehen sich auf *Micr. lineare*, die übrigen auf *Micr. giganteum*. Erklärung im Text.

## Tafel XXIII.

Fig. 22—27.

Fig. 22. *Micr. lineare*, Längsschnitt, OBERH. u. Obj. V (SEIBERT).

Fig. 23. *Micr. giganteum*, Längsschnitt, OBERH. u. Obj. V.

Fig. 24 *a—g*. Schemata zur Erläuterung des Ablösungsvorgangs (siehe Text).

Fig. 25. *Micr. lineare*, Horizontalschnitt, OBERH. u. Obj. III.

Fig. 26, *a* und *b*. *Micr. lineare*, zwei auf einander folgende Horizontalschnitte, OBERH. u. Obj. III.

Fig. 27. *Micr. lineare*, Horizontalschnitt, OBERH. u. Obj. III.

## Tafel XXIV.

Fig. 28—36.

Fig. 28 *a—d*. *Micr. lineare*, vier aufeinander folgende Horizontalschnitte, OBERH. u. Obj. V.

- Fig. 29. Schema des Nervensystems von *Micr. lineare*.  
 Fig. 30 a—f. Schemata zur Erläuterung der Gehirnbildung.  
 Fig. 31. *Micr. lineare*, Stück aus einem Querschnitt, OBERH. u. Obj. V.  
 Fig. 32 a—c. *Micr. lineare*, homologe Stücke aus auf einander folgenden Längsschnitten, OBERH. u. Obj. V.  
 Fig. 33. *Micr. lineare*, Stück eines Querschnitts, OBERH. u. Obj. V.  
 Fig. 34. *Micr. lineare*, Stück eines Querschnitts, OBERH. u. Obj. III.  
 Fig. 35. *Micr. lineare*, aus einem Horizontalschnitt, daher der dargestellte Schlund im Querschnitt, OBERH. u. Obj. V.  
 Fig. 36. *Micr. lineare*, Horizontalschnitt, OBERH. u. Obj. III.

Tafel XXV.

Fig. 37—43.

- Fig. 37. *Micr. lineare*, zwei Horizontalschnitte aus sechsen combinirt, OBERH. u. Obj. III.  
 Fig. 38 a—g. Umwandlung indifferenter Bildungszellen in Schlunddrüsen, nach verschiedenen Präparaten.  
 Fig. 39 a—c. *Micr. giganteum*, drei etwas schiefe Schnitte durch ein Wimpergrübchen, OBERH. u. Obj. V.  
 Fig. 40. *Micr. giganteum*, homologe Stücke aus drei Horizontalschnitten, OBERH. u. Obj. III.  
 Fig. 41. *Micr. lineare*, einzellige Hautdrüse.  
 Fig. 42 a—f. Umwandlung indifferenter Bildungszellen in Kopfdrüsen, nach verschiedenen Präparaten.  
 Fig. 43. *Micr. lineare*, einzellige Kopfdrüse (siehe Text).

---

**Berichtigung.**

- Seite 375 Zeile 6 von unten muss es statt Tafel XXIII heissen: Tafel XXIV.  
 Seite 378 Zeile 8 von oben muss es statt Tafel XXIII heissen: Tafel XXIV.
-

# Beiträge zur Embryonalentwicklung der Pyrosomen.

Von

Prof. W. Salensky in Odessa.

Hierzu Taf. XXVI—XXVIII.

---

## I. Einleitung.

Die Veranlassung zu den vorliegenden Untersuchungen gaben mir meine vor einigen Jahren publicirten Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Salpen. Ich habe schon damals vermuthet, dass die sonderbaren Erscheinungen in der Embryologie der Salpen, welche sich in der Betheiligung der Follikelzellen am Aufbau des Embryonalkörpers bei diesen Thieren äussern, nicht isolirt in der Natur dastehen und dass man in irgendwelchen anderen Thierklassen Vorgänge antreffen würde, welche den eigenthümlichen Entwicklungserscheinungen der Salpen angereicht werden können und vielleicht eine niedere Stufe der Abweichung vom normalen Entwicklungsschema darstellen. Kurz gesagt, zwischen den verschiedenen Entwicklungserscheinungen der Thiere können wir a priori die Fälle voraussetzen, bei denen das Ei nicht das einzige Bildungselement darstellt; solche Fälle müssten die Uebergänge von der normalen Entwicklung zu der sonderbaren „folliculären Knospung“ der Salpen bilden, und erst durch die Untersuchung dieser Uebergangsformen könnte man hoffen, zur Entscheidung der Frage über die folliculäre Knospung zu gelangen. In welcher Thierabtheilung können wir erwarten diese Uebergangsformen zu finden? Die Fortpflanzung der Salpen kann uns die Grundlage für die Beantwortung dieser Frage geben, wenn wir berücksichtigen, dass die Haupteigenthümlichkeit der Salpenentwicklung in der activen Thätig-

keit der Follikelzellen bei der Bildung des Embryos besteht, und dass dieselbe mit der Proliferation der letzteren beginnt. Daraus folgt, dass die einfachsten Fälle der den Salpen analogen Entwicklung bei denjenigen Thieren gesucht werden müssen, bei welchen die Follikelzellen während der embryonalen Entwicklung proliferiren. Solche Fälle hat man schon längst bei den nächsten Verwandten der Salpen, nämlich bei den Ascidien, kennen gelernt, und zwar sind es die sog. Testazellen des Ascidieneies, welche in dieser Beziehung den inneren Follikelzellen der Salpen angereicht werden könnten; wenn nur die Abstammung dieser Zellen von dem Follikel epithel unstreitig bewiesen wäre. Leider kann aber die Frage vom Ursprung der Testazellen noch lange nicht als gelöst betrachtet werden. Bekanntlich herrschen in dieser Beziehung zwei diametral entgegengesetzte Meinungen, von denen eine die Testazellen intraovulär aus der Eizelle selbst (FOL, SABATIER, ROULE, DAVIDOFF), die andere extraovulär aus dem Follikel epithel (KOWALEWSKY, E. VAN BENEDEN) entstehen lässt. Die Ansicht über die Entstehungsweise dieser Zellen übt natürlich einen bedeutenden Einfluss auf die Bestimmung des morphologischen Werthes derselben; wird es bewiesen, dass die Testazellen extraovulär entstehen, so wird auch dadurch ihre Homologie mit den inneren Follikelzellen der Salpen festgestellt, und umgekehrt. Meine eigenen Untersuchungen darüber sind noch nicht ganz abgeschlossen und werden hoffentlich anderswo ausführlich auseinandergesetzt; hier will ich beiläufig nur bemerken, dass ich nach allem, was ich bis jetzt an mehreren Dutzenden von Präparaten zu beobachten Gelegenheit hatte, den Schluss zu Gunsten des extraovulären resp. folliculären Ursprungs der Testazellen ziehen muss. Um die Verschiedenheit der Bezeichnung der sonst ganz homologen Zellen (wie z. B. Testazellen, innere Follikelzellen etc.) zu vermeiden, habe ich für alle diese Elemente, welche aus dem Follikel epithel entstehen, einen allgemeinen Namen „Kalymmocyten“ vorgeschlagen, welchen ich auch hier beibehalten will.

Die von den Ascidien in mehreren Beziehungen abweichende, eigenthümliche Gruppe der Pyrosomen oder „*Ascidiae salpaeformes*“ bietet auch in Bezug auf die uns jetzt interessierende Frage nach der Thätigkeit der Follikelzellen bei der Bildung des Embryos ein hervorragendes Interesse dar, indem, wie es schon bekannt ist, bei diesen Thieren die Bildung der Kalymmocyten in viel gewaltigerer Masse vor sich geht, als es bei ihren anderen Verwandten der Fall ist. Die Proliferation der Follikelzellen im Pyrosomenei wurde von KOWALEWSKY entdeckt. Derselbe hat constatirt, dass im Ei dieser Ascidie eine ungeheure

Masse Follikelzellen vom Follikelepithel sich abtrennt und in Form von freien Zellen, welche er als „innere Follikelzellen“ bezeichnet, ins Innere der Follikelhöhle eindringt. Die Beziehung dieser Zellen zum Keime soll sehr verschieden sein: einige von denselben sammeln sich gruppenweise ausserhalb der Keimscheibe, die anderen dringen zwischen die Furchungszellen ein und sind dort während der ziemlich langen Periode der Entwicklung leicht von den Blastomeren zu unterscheiden. Ueber das weitere Schicksal dieser Zellen spricht KOWALEWSKY eine allerdings wenig begründete Meinung aus, wonach dieselben „sammt dem Dotter von der Keimscheibe umwachsen und als Nahrungsmittel oder als Blutkörperchen verbraucht werden“ (KOWALEWSKY, l. c. p. 607). Die Aufklärung der Natur dieser Zellen, ihrer Wanderung und ihres weiteren Schicksals war der Hauptzweck der vorliegenden Untersuchungen. Da aber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen ausserdem manche ungenügend erforschten Erscheinungen darbietet, welche doch für die allgemeine Morphologie der Tunicaten von grosser Wichtigkeit sind, so beschloss ich, die ganze Embryologie dieser interessanten Thiere von neuem durchzuarbeiten, und bin jetzt im Stande, eine monographische Darstellung dieses Gegenstandes vorzulegen.

Die ersten Kenntnisse von der Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen verdanken wir den Untersuchungen von TH. H. HUXLEY<sup>1)</sup>. Der berühmte englische Forscher hat dabei gezeigt, dass der aus dem Ei entstehende Embryo der Pyrosomen eigentlich zwei Generationen enthält und als Product einer metagenetischen Entwicklung betrachtet werden muss. Eine davon, welche von HUXLEY als Cyathozoid bezeichnet wurde, stellt eine aus dem befruchteten Ei entstandene Ammen- generation dar, während die andere, welche durch eine Kette von 4 ascidienförmigen Individuen — Ascidiozoiden von HUXLEY — repräsentirt ist, eine Geschlechtsgeneration bildet, welche durch eine Art Knospung aus dem Cyathozoid entsteht. Demgemäss soll also die embryonale Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen zwei Perioden umfassen: 1) die Entwicklung des Cyathozoids aus dem befruchteten Ei und 2) die Bildung der Ascidiozoiden-Colonie auf dem Wege ungeschlechtlicher Fortpflanzung. Das weitere Schicksal beider den Embryo der Pyrosoma zusammensetzenden Theile ist ganz verschieden. Während das Cyathozoid im Laufe der Entwicklung einer regressiven Metamorphose unterliegt und endlich vollständig degenerirt, stellen

1) HUXLEY, On the anatomy and develop. of Pyrosoma, in: Transact. Linn. Soc. London, vol. 23.

die vier ersten Ascidiozoiden eine Muttercolonie dar, welche später den Tausenden von Individuen des erwachsenen Pyrosomastockes ihren Ursprung giebt.

Nach den Angaben von CHUN<sup>1)</sup> sollen die kleinen, aus vier Ascidiozoiden bestehenden Colonien von Pyrosoma, gleich nachdem sie das Mutterthier verlassen haben, in eine Meerestiefe von 300—1800 m unter den Wasserspiegel hinabsinken. Dort verweilen die jungen Pyrosomastöcke eine gewisse Zeit ihres Lebens, die Ascidiozoiden vermehren sich dabei durch Knospung, die Colonie wächst um ein vielfaches, und wenn sie schon aus zahlreichen Individuen besteht, so steigt sie in die höheren Wasserschichten empor. In diesen eigenthümlichen biologischen Verhältnissen der postembryonalen Entwicklung liegt der Grund davon, dass bis in die letztere Zeit die allerjüngsten Pyrosomastöcke vollkommen unbekannt waren. Erst vor einem Jahre ist diese Lücke in der Lebensgeschichte der Pyrosomen durch SEELIGER<sup>2)</sup> ausgefüllt, welcher Gelegenheit hatte, die von CHUN und BRANDT gesammelten jungen Stöcke zu untersuchen.

Ungefähr 10 Jahre nach dem Erscheinen der Untersuchungen von HUXLEY hat KOWALEWSKY<sup>3)</sup> seine Arbeit über denselben Gegenstand publicirt, welche in vielfachen Beziehungen die Ergebnisse HUXLEY's erweitert. KOWALEWSKY, der die Schnittmethode benutzt hat, giebt eine ausführliche und detaillirte Darstellung der histologischen und organologischen Entwicklungsprocesse des Pyrosomeneies, beschreibt die Furchung, die Keimblätterbildung und die Entwicklung der Organe. Indem ich mich im Laufe meiner Arbeit von der Richtigkeit mancher Ergebnisse KOWALEWSKY's vollkommen überzeugte, richtete ich mein Augenmerk hauptsächlich auf solche Entwicklungsvorgänge, die von KOWALEWSKY nicht ganz genau untersucht wurden, namentlich auf die Entwicklung der Kalymmocyten („innere Follikelzellen“ Kow.) und auf die Entstehung und weitere Entwicklung des Mesoderms. Deswegen werde ich auch bei meiner Beschreibung vor allem diese die Untersuchungen von KOWALEWSKY und HUXLEY ergänzenden Entwicklungsvorgänge berücksichtigen.

1) CHUN, Die pelagische Thierwelt etc., in: Bibliotheca zoologica, Heft 1, 1888.

2) SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen, in: Jen. Zeitschr., Bd. 23.

3) KOWALEWSKY, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen, in: Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 11.

## II. Entwicklung des Cyathozoids.

### 1. Ueber die Entstehung, das Wachsthum und die Reifung des Pyrosomeneies.

Die Entstehung der hermaphroditischen Sexualorgane in den Knospen der Pyrosomen wurde schon durch HUXLEY genau und vollkommen richtig beschrieben. Der berühmte englische Forscher hat hervorgehoben, dass die erste Anlage des Eierstocks und Hodens schon in den allerfrühesten Entwicklungsstadien der Knospen vorhanden ist und einen Zellenstrang darstellt, welchen HUXLEY mit dem Namen „generative blastema“ bezeichnet hat. Von SEELIGER wurde derselbe später „Genitalstrang“ genannt. Diese gemeinschaftliche Anlage der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane stellt einen beinahe cylindrischen, an der hämalen Seite der Knospe gleich unter der Haut liegenden Zellenstrang dar, welcher bereits in einem ziemlich jungen Entwicklungsstadium einige junge Eizellen in seinem Innern beherbergt. Die weiteren Entwicklungsstadien des Eies hat HUXLEY Schritt für Schritt verfolgt. Manches Wichtige vom Bau und von der Entwicklung des Eies ist HUXLEY unbekannt geblieben. Die wesentlichsten Lücken in seiner Beschreibung, welche sich wohl aus der Unvollkommenheit seiner Untersuchungsmethode erklären, bestehen erstens darin, dass er den Keim nicht bemerkt und deswegen das Ei nicht für meroblastisch erklärt hatte, und zweitens, dass er die Kalymmocyten übersah. Beide Lücken wurden später von KOWALEWSKY ausgefüllt, indem derselbe die Meroblasticität des Pyrosomeneies festgestellt und die Kalymmocyten nicht nur entdeckt, sondern auch ihre Entstehungsweise vollkommen richtig beschrieben hat.

Auf die KOWALEWSKY'sche Arbeit folgen noch zwei Arbeiten, welche beide im Verlauf der letzten zwei Jahre erschienen sind. Beide behandeln hauptsächlich die Knospungsgeschichte der Pyrosomen. Eine davon rührt von dem leider so früh der Wissenschaft entrissenen französischen Forscher JOLIET <sup>1)</sup> her, stellt den Versuch einer monographischen Beschreibung des *Pyrosoma giganteum* dar und wurde nach dem Tode des Verfassers von seinem Freunde Herrn Prof. DELAGE publicirt. Sie enthält sehr wenige Angaben über die Entwicklung der Geschlechts-

---

1) JOLIET, Etudes anatomiques et embryogéniques sur le *Pyrosoma giganteum*, Paris 1888.

organe. Die zweite, welche den verdienten Tunicatenforscher Dr. SEELIGER<sup>1)</sup> zum Verfasser hat, ist, wie die erstere, der Knospung der Pyrosomen gewidmet. Bei SEELIGER findet man eine genauere Beschreibung der Entwicklung der Geschlechtsorgane aus dem Geschlechtsstrange, welcher nach ihm nicht nur den Zwitterapparat, sondern auch das Mesoderm der Knospe liefern soll. Die Arbeit enthält aber sehr wenige Angaben in Bezug auf die Reifungsperiode des Eies, und zwar wahrscheinlich deswegen, weil SEELIGER die Veränderungen, welche das Ei mit seinen peripheren Zellen bis zur Reife zu durchlaufen hat, für unbedeutend hält. Indem ich die Kritik der SEELIGER'schen Ansichten bis auf eine spätere Gelegenheit verschiebe, gehe ich nun zur Darstellung meiner eigenen Beobachtungen über.

Jedes Individuum eines Pyrosomastockes beherbergt bekanntlich in seinem Innern nur ein einziges Ei. Dasselbe erscheint schon in dem jüngsten Theile des Geschlechtsstranges in Form einer nackten Zelle und unterliegt später einer Reihe von ziemlich complicirten Veränderungen, welche in folgenden vier Stadien sich äussern: 1) Stadium der nackten Eizelle, 2) Stadium der Bildung des Eifollikels und des Hodens, 3) Stadium der Dotterbildung, 4) Stadium der Bildung der Kalymmocyten und der Veränderung des Keimbläschens.

I. Stadium der nackten Eizelle. Die Eizellen differenziren sich sehr frühzeitig im Innern des Genitalstranges und zeichnen sich dort vor anderen benachbarten Zellen durch ihre bedeutendere Grösse, durch ihren grossen, kugelförmigen, chromatinhaltigen Kern und durch excentrisch gelegenes Kernkörperchen aus. Im Vergleich mit dem Kern ist das Protoplasma der Eizelle sehr wenig entwickelt und erscheint in Form einer schmalen, aus feinkörniger Substanz bestehenden Zone, die den Kern umgiebt und manchmal an einem Pole stärker als am anderen verdickt ist. Solche ungleichmässigen Auftreibungen des Protoplasmas können als Zeichen der amöboiden Bewegung desselben betrachtet werden. Auf gefärbten Präparaten erscheint das Kernkörperchen am intensivsten gefärbt; als sehr charakteristisch für das letztere kann eine im Innern desselben stets vorhandene Vacuole betrachtet werden.

Das II. Stadium, der Bildung des Eifollikels und des Hodens, tritt erst zu der Zeit auf, wenn die Eizelle schon bedeutend ausgewachsen ist, welches Wachsthum hauptsächlich auf Kosten

1) SEELIGER, Zur Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen, in: Jena'sche Zeitschrift, Bd. 23.

der Massenzunahme des Protoplasmas vor sich geht. Die Eizelle wird nach und nach mit den umgebenden Zellen umkleidet, welche letzteren nun den Follikel darstellen. Der Beginn dieses Processes manifestirt sich in der Abplattung der umgebenden Zellen, welche zunächst an einem Pole des Eies beginnt, später sich über die ganze Eioberfläche ausbreitet. Die in dieser Weise entstandene Follikelhülle trägt auf ihrer Oberfläche zwei Zellenanhäufungen, von denen eine die Anlage des Hodens, die andere die des Oviducts darstellt. Die erstere (Fig. 1 *H*) liegt dem Follikel dicht an und ist von demselben von Anfang an scharf abgegrenzt. Der Oviduct (Fig. 1 *A—C*, *Ov*) tritt in Form einer Verdickung des Follikels auf, welche bei ihrem späteren Wachstum eine conische Gestalt annimmt und eine Höhle bekommt. Später, und zwar schon ziemlich frühzeitig, verschmilzt diese Anlage des Oviducts mit der Cloakenwand und mündet in die Cloakenhöhle, wie es schon aus den Untersuchungen von HUXLEY und SEELIGER bekannt ist.

Das Protoplasma der Eizelle bewahrt seinen ursprünglichen feinfaserigen Bau und färbt sich mit Carmin viel schwächer als die übrigen Theile des Eies. Einige Male habe ich im Innern des Protoplasmas der jungen Eier einen an der Seite des Keimbläschens gelegenen vacuolenartigen Körper beobachtet (Fig. 1 *C*, \*), welcher den von ROULE, SABATIER und DAVIDOFF beschriebenen angeblichen Kernen der Testazellen nicht unähnlich sieht; ich konnte jedoch keinen genetischen Zusammenhang dieses Körpers mit dem Keimbläschen feststellen, und da überhaupt die den Testazellen der Ascidien ihrer Lage noch entsprechenden Kalymmocyten des Pyrosoma in keinem genetischen Zusammenhange mit dem Keimbläschen stehen, so finde ich es eher begründet, diesen Körper als eine zufällig im Protoplasma aufgetretene Vacuole zu betrachten.

III. Stadium, der Bildung des Nahrungsdotters. Indem ich mich hauptsächlich für die embryologischen Vorgänge im befruchteten Ei interessirt habe, bin ich auf die Frage nach dem Process der Dotterbildung nicht näher eingegangen und kann darüber nur wenig berichten. Ich kann jedenfalls constatiren, dass die Dotterbildung an einem Pole des Eies beginnt und zwar an demjenigen, welcher dem Bildungspole entgegengesetzt ist. In Folge dessen rückt das Protoplasma des Eies sammt dem Keimbläschen nach einem Pole hin, und je mehr die Anhäufung des Dotters fortschreitet, desto mehr tritt der Grössenunterschied zwischen dem Nahrungsdotter und dem Keim hervor. Fig. 2 stellt einen Längsschnitt durch das Ei dar, bei

welchem die Bildung des Dotters schon ziemlich weit fortgeschritten ist. In einem solchen Ei kann man schon die beiden für das Ei von *Pyrosoma*, wie auch für jedes meroblastische Ei charakteristischen Theile, den Keim (*K*) und den Nahrungsdotter (*Nd*), unterscheiden, welche beide durch ihr Lagerungsverhältniss am meisten an diejenigen des Knochenfischeies erinnern. Der Nahrungsdotter besteht aus einer vollkommen durchsichtigen, zähen Masse, welche an den Schnitten leicht zerbricht und in kleine Stücke von unregelmässiger Form zerfällt. Der Keim resp. das Protoplasma des Eies hat an Masse bedeutend zugenommen, behält aber seinen ursprünglichen, schon oben erwähnten Bau und bietet nun die Form einer Scheibe dar, in deren Centrum das grosse Keimbläschen sich befindet. Die Lage des letzteren entspricht der Ursprungsstelle des Oviducts, und diese Lage kann nun als eine definitive betrachtet werden, denn auch bei den vollkommen reifen Eiern trifft man dasselbe Lageverhältniss der beiden erwähnten Eitheile; es dürfte darin eine recht schöne Anpassungsvorrichtung für die Befruchtung zu erblicken sein.

In dieselbe Entwicklungsperiode fällt auch die definitive Ausbildung des Oviducts, welchen wir im vergangenen Stadium als eine trichterförmige Verdickung des Follikels verlassen haben. Inzwischen hat er an Umfang zugenommen und stellt nun ein retortenförmiges Rohr dar, in welchem drei Theile von einander scharf zu unterscheiden sind: der proximale Theil repräsentirt ein kurzes und enges Rohr, welches der Oberfläche des Eies anliegt und schräg gegen den Bildungspol des Eies resp. das Keimbläschen gerichtet ist. Unmittelbar hinter diesem Theil buchtet sich der Oviduct sackförmig aus, bildet eine Erweiterung, in welcher man bei ziemlich weit entwickelten, aber noch nicht reifen Eiern immer eine Anzahl Samenkörperchen antrifft. Seinen physiologischen Werthe nach muss man diesen Theil des Oviducts als eine Art *Receptaculum seminis* betrachten. Aus dem Gesagten folgt, dass die Begattung bei *Pyrosoma* lange vor der Reifung des Eies stattfindet. Der distale Theil des Oviducts stellt kein Rohr, sondern vielmehr einen soliden Strang dar, welcher offenbar aus dem Rohr entstanden ist und nach dem Eindringen der Samenkörperchen seine Höhle verloren hat. Diese Bauveränderungen des Oviducts bei *Pyrosoma* sind denjenigen, die bei den Salpen beobachtet wurden, ähnlich.

IV. Stadium, der Veränderung des Keimbläschens und der Bildung der Kalymmocyten. Wir kommen nun zu einer Periode der Entwicklung, welche man mit Recht als Reifungs-

periode des Eies bezeichnen kann. Sie äussert sich nicht nur in einem bedeutenden Auswachsen des Eies, sondern hauptsächlich in den Veränderungen des Keimbläschens und in der Bildung der früher schon mehrmals erwähnten Kalymmocyten. Von diesen beiden Erscheinungen werden wir uns zuerst mit den Veränderungen des Keimbläschens beschäftigen. Es sei bemerkt, dass die Eier, welche den jetzt in Rede stehenden Stadien angehören, schon ihre definitive Grösse erreicht haben.

Das Keimbläschen, das immer in der Mitte der Keimscheibe und gerade unter der Oberfläche derselben liegt, ändert insofern seine Gestalt, als es sich jetzt abplattet und die Form einer parallel der Eioberfläche liegenden Scheibe angenommen hat. Seine Oberfläche erscheint nicht mehr glatt, sondern läuft in kleine, lappenförmige Fortsätze aus, welche dem Körper des Keimbläschens ein amöbenartiges Aussehen verleihen (Fig. 4, 4 A, *Kb*). Als ich zuerst diese sonderbare Gestalt des Keimbläschens auf Querschnitten durch das Ei sah, war ich geneigt, dieselben Fortsätze für ein durch die Conservationsmittel verursachtes Kunstproduct zu halten. Gegen solche Auffassung spricht aber der Umstand, dass man solche Gestalt bei verschiedenen Conservationsmethoden wahrnimmt, und zwar nur in denjenigen Entwicklungsstadien, bei welchen der Keimfleck im Innern des Keimbläschens noch besteht. Später (Fig. 5, 6 A und B) erhält das Keimbläschen eine linsenförmige Gestalt und hat dann eine ganz glatte Oberfläche bekommen.

Viel wichtiger als diese Formveränderungen des Keimbläschens sind die Vorgänge, welche sich zu derselben Zeit im Innern des Keimbläschens abspielen. Sie betreffen sowohl den Chromatinhalt des Keimbläschens wie den Keimfleck. Leider sind meine Beobachtungen in dieser Beziehung aus Mangel an Material sehr lückenhaft; was ich darüber zu berichten habe, besteht in Folgendem.

Die achromatische Substanz scheint etwas dickflüssiger geworden zu sein, als sie früher war, und dabei auch chemisch verändert, da sie sich jetzt besser als früher färbt. Das Chromatin tritt nun nicht mehr in Form eines zusammenhängenden Netzes auf, sondern zerfällt in kleine Fädchen, die augenscheinlich ohne jeden Verband mit einander sind (Fig. 4 und 4 A, *Kb*). Der kugelförmige Keimfleck rückt nach der Oberfläche des Keimbläschens hin; diese Lageveränderung ist um so wichtiger, als sie immer dem Verschwinden des Keimflecks vorausgeht und als Vorbereitung für die Eliminirung desselben betrachtet werden kann. Im Stadium Fig. 4 tritt es schon zur Hälfte

aus dem Keimbläschen heraus. Nach allem, was ich von diesen Stadien zu beobachten im Stande war, bin ich geneigt, diese Lagerung des Keimflecks als ersten Schritt zur Eliminirung desselben zu betrachten. Für einen sichern Beweis einer solchen Art des Verschwindens des Keimflecks fehlen mir freilich die Beobachtungen an solchen Stadien, wo der Keimfleck vollständig frei im Protoplasma läge, doch dürfte auch der eben beschriebene Zustand des Keimflecks mehr zu Gunsten der Eliminirung als zu Gunsten irgend einer anderen Art des Verschwindens desselben (z. B. der Auflösung) sprechen.

In etwas späteren Stadien (Fig. 5, 6 und 6 A) sucht man vergebens in den Keimbläschen nach dem Keimfleck. Im Innern des Keimbläschens, welches dabei eine linsenförmige Gestalt angenommen hat, treten einige Veränderungen in der Lage der Chromatinfäden auf, welche ich als Vorbereitung zur Befruchtung ansehe. Im Querschnitte (Fig. 5) trifft man noch einige Spuren des früheren Chromatinnetzes, die den peripheren Theil des Keimbläschens einnehmen (Fig. 5 *Chf*), während in den beiden auf der Fig. 6 und 6 A abgebildeten und von einem etwas weiter entwickelten Ei entnommenen Querschnitten die Vertheilung der chromatischen sowie der achromatischen Substanz ein Bild darbietet, welches von den früher beschriebenen vollkommen verschieden ist. Das ganze Keimbläschen scheint aus einer ganz homogenen Substanz zusammengesetzt zu sein; nur an einem Pole desselben bemerkt man die Chromatinfäden, die nicht mehr in Form eines Netzwerks, sondern in Form von 4 Schleifen erscheinen (Fig. 6, 6 A, *Chs*). Da diese Aenderungen im Chromatingehalt des Keimbläschens denjenigen entsprechen, welche man in den Eiern anderer Thiere vor der Befruchtung beobachtet hat, so fühle ich mich berechtigt, dieselben auch für Vorbereitungen zur Befruchtung zu erklären. Leider ist es mir bis jetzt nicht geglückt, den Process der Befruchtung zu beobachten, und ich muss mich mit der Beschreibung dieses Stadiums begnügen und zur Bildung der Kalymmocyten übergehen.

Die Bildung der Kalymmocyten kann sowohl auf Flächenpräparaten wie auf Schnitten untersucht werden. Die ersteren können uns über die Vertheilung der Kalymmocyten Auskunft geben, die letzteren sind jedoch für die Beurtheilung der Frage nach der Entstehung dieser Zellen unumgänglich nothwendig.

Schneidet man ein Stück der Follikelwand aus einem beinahe reifen, gefärbten Pyrosomei und breitet es vorsichtig auf dem Objectträger aus, so bekommt man unter dem Mikroskop ein Bild, welches dem der Fig. 7 entspricht. Man unterscheidet in einem solchen Prä-

parat zunächst ein Pflasterepithel, dessen Zellen polygonal sind und je einen deutlichen Kern in ihrem Innern erkennen lassen. Diese Kerne sind bläschenförmig, scharf contourirt und mit einem oder mit zwei Kernkörperchen versehen. Das Protoplasma der Follikelzellen ist blass, vollkommen durchsichtig, in der Peripherie homogen und enthält nur in der Umgebung des Kernes etwas feinkörniges Plasma, welches eine Art Zone um den Kern bildet (Fig. 7 *Fc*). Ausser diesen Zellen bemerkt man auf dem Präparate noch andere, die durch ihre Form und durch ihren Bau von den ersteren leicht zu unterscheiden sind und in viel geringerer Zahl als die ersteren auftreten. Wegen ihrer stärkeren Färbung treten sie auf dem Präparate deutlich hervor und zeichnen sich durch eine birnförmige Gestalt vor den polygonalen Follikelzellen aus (Fig. 7 *Kc*). Diese Zellen sind die schon mehrfach erwähnten Kalymmocyten, welche später eine so wichtige Rolle in der Entwicklung spielen. Ausser den eben hervorgehobenen Merkmalen, welche die Form und die stärkere Färbungsfähigkeit betreffen, zeichnen sich diese Zellen noch durch die Lagerung ihrer Kerne aus, welche immer endständig ist, und zwar nimmt der Kern seinen Platz im zugespitzten Pole der Zelle ein; derselbe zeichnet sich ebenfalls vor dem Kern der Follikelzellen durch viel intensivere Färbung aus, welche von stärkerer Entwicklung der Chromatinsubstanz herrührt. Diejenigen Kerne in dem Präparate Fig. 7, welche in der Mitte der Zelle liegen, gehören den Zellen an, welche dem Beobachter mit ihren spitzen Enden zugewendet sind. In der Mitte des Präparats erkennt man eine mit \* bezeichnete Gruppe von Kernen, welche ihrer Beschaffenheit nach mit den Kernen der Kalymmocyten übereinstimmen, jedoch nicht von einem Protoplasmahofe, wie die letzteren, umgeben zu sein scheinen. Den Werth dieser Kerne kann ich nicht mit Sicherheit bestimmen; ich halte es jedoch für möglich, dass es die Kerne der in Umwandlung zu Kalymmocyten begriffenen Follikelzellen sind.

Früher wurde schon hervorgehoben, dass KOWALEWSKY die Ehre gebührt, die Entstehungsweise der Kalymmocyten (seiner „inneren Follikelzellen“) ganz richtig beschrieben zu haben. Er hat nämlich nachgewiesen, dass dieselben aus den von der Follikelwand abgetrennten und nach innen ausgewanderten Follikelzellen entstehen. Diese Angabe kann ich vollkommen bestätigen; nur finde ich, dass die von KOWALEWSKY angezogenen Abbildungen die Form und die charakteristischen Merkmale dieser Zellen nicht genau und richtig wiedergeben. Nie habe ich namentlich eine solche mit zwei Fort-

sätzen versehene Follikelzelle gesehen wie die, welche KOWALEWSKY auf seiner Fig. 10 *Fc* abbildet; in den von KOWALEWSKY auf den Fig. 11—13, 15—18 gezeichneten Zellen kann man auch schwerlich die sehr charakteristischen Kalymmocyten erkennen. Die Ungenauigkeit der KOWALEWSKY'schen Abbildungen ist wohl dadurch zu erklären, dass er dieselben nach optischen Schnitten der frischen Eier und nicht nach wirklichen Schnitten angefertigt hat.

Untersucht man einen wirklichen Schnitt aus dem Stadium, wo die Kalymmocyten erst zum Vorschein kommen, so findet man Folgendes. Das Follikel epithel (Fig. 8, 8 A und B) besteht aus stark abgeplatteten Zellen, welche kleine, in die Länge gezogene Kerne enthalten. Durchmustert man einen Schnitt aus dem vorderen, dem Keim anliegenden Theile der Follikelwand (Fig. 8 A), so findet man zwischen den platten Zellen einige, welche etwas angeschwollen sind und aus dem Niveau des Follikel epithels nach innen mehr oder weniger hervorragen; der Grad dieser Anschwellung ist sehr verschieden: man findet manchmal in einem und demselben Schnitte die allerverschiedensten Uebergangsformen, von den Zellen angefangen, welche eben begonnen haben anzuschwellen, bis zu solchen, welche von der Follikelwand schon beinahe abgetrennt sind. Solche Uebergänge sieht man auch auf dem auf Fig. 8 abgebildeten Schnitte, wo sie mit den Buchstaben *a*, *b* und *c* bezeichnet sind. Die Zelle *a* ist nur insofern verändert, als sie etwas mehr als die benachbarten Zellen ausgebuchtet ist; ihr Kern befindet sich in ihrer Mitte und scheint ebenfalls sehr wenig verändert zu sein. Bei der Zelle *b* ist diese Veränderung schon weiter fortgeschritten; die Zelle tritt jetzt, in Folge des Auswachsens, hervor, ihr Kern nimmt eine peripherische Lage an und ist einem Pole der Zelle näher gerückt. Die weiter nach hinten liegende Zelle *c* stellt schon eine vollkommen ausgebildete Kalymmocyte dar, die aber von ihrem Mutterboden, resp. von der Follikelwand noch nicht abgetrennt ist. Sie hebt sich durch ihre bedeutendere Grösse von ihren Nachbarzellen sehr scharf ab, besteht aus einem mit Farbstoffen imprägnirbaren Protoplasma und ist deswegen schon bei der schwachen Vergrößerung von anderen Zellen sehr leicht zu unterscheiden. Die wichtigste Veränderung, die diese Zelle bei ihrer Umwandlung in die Kalymmocyte erlitten hat, betrifft den Kern, welcher eine charakteristische Stellung im zugespitzten Pole der Zelle angenommen hat. Er hat sich dabei in seinem Bau verändert und stellt jetzt nicht ein mit wasserheller Flüssigkeit gefülltes Bläschen dar, sondern ist trübe geworden, erscheint viel

dunkler als der Kern der Follikelzellen und enthält ein feines Netz von Chromatinsubstanz.

Die eben beschriebenen und abgebildeten drei Zellen (*a*, *b* und *c*) können schon genügen, um die Entstehung der Kalymmocyten aus den Follikelzellen zu beweisen und die Hauptmomente der Verwandlung der letzteren in die ersteren darzustellen. Ich füge dennoch ausserdem einige Abbildungen von Schnitten bei (Fig. 8 A und B), welche zur Ergänzung des bereits Beschriebenen dienen können. Auf dem Schnitt Fig. 8 B sind drei Follikelzellen (*Kc*) abgebildet, in denen man deutlich die Verwandlungsstadien der Follikelzellen in die Kalymmocyten erkennt; eine der auf der Fig. 8 A dargestellten Follikelzellen ist bereits von der Follikelwand abgetrennt. Solche abgetrennte Follikelzellen, resp. reife Kalymmocyten trifft man in den Stadien der Eireifung in grosser Menge und zwar meistens in der Nähe des Keimes an, und ich muss, im Gegensatz zu KOWALEWSKY's Aeusserungen, hervorheben, dass es der vordere, dem Keim anliegende Theil der Follikelwand ist, in welchem die Verwandlung der Follikelzellen in die Kalymmocyten beginnt.

Zum Schluss unserer Betrachtung der Kalymmocyten will ich die Hauptmerkmale dieser Zellen nochmals kurz hervorheben. Diese Zellen zeichnen sich durch ihre birnförmige Gestalt, durch ihr dickflüssiges, sich leicht färbendes Protoplasma und durch einen endständigen, ovalen, chromatinreichen Kern aus. Die angegebene Form bleibt aber nur für den Ruhezustand der Kalymmocyte charakteristisch. Die Kalymmocyten sind, wie überhaupt alle freien Zellen, amöboider Bewegung fähig, und wir werden im Laufe der Beschreibung Gelegenheit haben, solche amöboide Kalymmocyten im Dotter kennen zu lernen. Dieselben ändern dabei nicht nur ihre Gestalt, sondern auch die Beschaffenheit ihres Protoplasmas und ihres Kernes und kommen als verästelte, helle, mit einem in der Mitte stehenden Kern versehene Zellen vor.

Gleichzeitig mit der Entwicklung der Kalymmocyten tritt im Ei von *Pyrosoma* noch eine Bildung hervor, die ich ebenfalls zur Kategorie der Derivate des Follikels zählen muss. Dies ist eine Zellschicht, die in Form einer Kappe den Keim bedeckt, in den jüngeren Entwicklungsstadien unmittelbar der inneren Fläche der Follikelwand anliegt, später aber von derselben sich abtrennt. Ich werde diese Zellenlage als *Deckschicht* bezeichnen und will hier eine kurze Beschreibung derselben geben. Die Deckschicht (Fig. 4, 8, 8 A, 9—9 B, *Dsch*) stellt eine einschichtige, aus ziemlich grossen Zellen bestehende Platte

dar, welche sich über den Keim ausbreitet und denselben kappenförmig bedeckt. Die auf Fig. 4, 8 und 9 abgebildeten Schnitte führen den Beweis, dass die Deckschicht durch die Abtrennung eines Theiles der Follikelwand entsteht. Die ersten Stadien der Entwicklung dieser Schicht treffen wir auf den Schnitten Fig. 8 und 8 A. Von der ausgebildeten Deckschicht findet man in diesen Schnitten noch nichts; man sieht aber an der Stelle, wo sie später auftritt, einige stark ausgewachsene Follikelzellen (Fig. 8 und 8 A, *Dsch*), die noch in vollständiger Continuität mit den übrigen Zellen der Follikelwand stehen. In beiden anderen Schnitten (Fig. 4 und 9—9 B), welche aus etwas weiter entwickelten Eiern entnommen sind, erscheint dieser Theil des Follikel-epithels schon von den benachbarten Theilen desselben abgetrennt und selbst mit einer feinen Hülle des Follikels bedeckt, so dass er nicht mehr auf die Oberfläche des Eies, sondern zwischen den Follikel und den Dotter zu liegen kommt. Die Beschaffenheit der die Deckschicht von aussen umhüllenden Zellen (Fig. 4 A und 9—9 B, *Fc*) sowie ihre Continuität mit der Follikelwand weist darauf hin, dass dieselben nichts anderes als einen Theil der Follikelwand darstellen. Die Zusammenstellung aller eben beschriebenen Schnitte führt zu dem Schluss, dass die feine die Deckschicht umhüllende Zellenhülle erst nach der Bildung der letzteren sich entwickelt; ihre Continuität mit der Follikelwand lässt sich nur dadurch erklären, dass sie durch Wachsen der Follikelwand über der abgetrennten Deckschicht entstanden ist. Beide Schichten, die Deckschicht und die über ihr liegende Zellenhülle, sind also nichts anderes als Derivate der Follikelwand und können ihrer Entstehung nach als Homologa der Kalymmocyten betrachtet werden. Die Deckschicht spielt bei der Entwicklung eine untergeordnete Rolle und kann nur als eine Art Schutzmembran für den in der Bildung begriffenen Keim dienen. In dieser Beziehung steht sie vielleicht am nächsten den provisorischen Hüllen, welche bei den Embryonen einiger Salpenarten (*Salpa pinnata*, *africana*) vorkommen.

## 2. Furchung.

KOWALEWSKY war bekanntlich der erste, welcher gezeigt hat, dass das Pyrosomenei sich nach dem Typus der meroblastischen Eier furcht. Er giebt auch eine sehr genaue und ausführliche Darstellung der ersten Furchungsstadien. Seine Abbildungen von Oberflächenansichten des sich furchenden Keimes sind so naturgetreu, dass ich mich berechtigt fühle, hier nur die Abbildungen von Schnitten zu geben

und in Bezug auf die Oberflächenansichten auf die entsprechenden Abbildungen bei KOWALEWSKY zu verweisen.

Ich will mit dem Stadium beginnen, in welchem der Keim sich etwa in Vorbereitung zur Zweitheilung befindet. Zwei Schnitte davon sind auf Fig. 10, 10A abgebildet. Keine Spur einer Furche konnte ich an solchem Ei entdecken. Der Keim hat im Durchschnitte eine linsenförmige Gestalt und besteht aus dem Protoplasma, dessen histologischer Bau mehrere wichtige und interessante Erscheinungen darbietet. Ich muss hier bemerken, dass ich überhaupt kein so vortreffliches Object für das Studium der Protoplasmastructur kenne wie den Keim des Pyrosomeneies. Nirgends konnte ich mit solcher Schärfe die feinere Structur des Protoplasmas sowie die Structurveränderungen, welche in ihm beim Uebergange aus dem Ruhezustande in den Zustand der Thätigkeit eintreten, beobachten wie auf den Schnitten des Pyrosomenkeimes. Der in Rede stehende Keim lehrt uns die Keimzelle in ihrem Thätigkeitszustande kennen. Im Centrum des Keimes befindet sich ein ziemlich zusammengesetzter Kern, dessen verschiedene Theile wir an verschiedenen Schnitten treffen können. Fig. 10 repräsentirt den Querschnitt, bei welchem der Rand des Kernes getroffen ist. Im Centrum des Keimes findet man ein kleines, ovales, solides Körperchen (Fig. 10 Cs), von welchem aus, wie von einer Sonne, die feinen Protoplasmafibrillen nach allen Richtungen ausstrahlen. Auf dem folgenden Schnitte (Fig. 10 A) liegt an der Stelle des eben erwähnten Körperchens ein bläschenförmiger Kern, welcher mit einem schön entwickelten Chromatinnetz versehen ist. Da die beiden Schnitte in der Schnittserie unmittelbar auf einander folgen, so können wir daraus schliessen, dass das kleine, solide Körperchen dem bläschenförmigen Kern dicht anliegt. Dieser Schluss wird vollkommen gerechtfertigt durch die Beobachtungen an einigen anderen Schnitten aus einem älteren Entwicklungsstadium, z. B. am Schnitte Fig. 12 A, wo die Beziehungen des sich zur Theilung vorbereitenden Kernes zu einem ähnlichen Körperchen viel deutlicher hervortreten. Es kann kaum ein Zweifel sein, dass wir in der auf der Fig. 12 abgebildeten und mit \* bezeichneten Stelle dasselbe Stadium der Kerntheilung vor uns haben wie in dem jetzt beschriebenen Keime; im ersteren Falle ist aber die Zelle der Länge nach, im letzteren der Quere nach geschnitten. Die Natur des eben beschriebenen soliden Körperchens lässt sich ebenfalls bestimmen, wenn wir unsere Angaben mit den Vorgängen der Zelltheilung, resp. der Eitheilung bei anderen Thieren, z. B. bei der classisch gewordenen *Ascaris megalocephala*, vergleichen, die in vor-

trefflichen Untersuchungen von VAN BENEDEK und BOVERI besonders ausführlich beschrieben worden. Das in Rede stehende Körperchen bildet ein Centrum für die sternförmige Figur des Protoplasmas, liegt neben dem Kerne und kann deswegen für nichts anderes als für das Centrosoma gehalten werden.

Dank den vortrefflichen Eigenschaften des Keimprotoplasmas der Pyrosomeneier kann man leicht ermitteln, dass dasselbe aus zwei verschiedenen Substanzen besteht: aus einer homogenen, halbflüssigen Masse und aus einem Netz feinster, solider Fibrillen, welche im Ruhezustande und im Zustande der Thätigkeit des Keimes, resp. der Blastomeren eine verschiedene Anordnung annehmen. In dem jetzt betrachteten Keime haben wir vor uns ein Beispiel des thätigen, resp. sich zur Theilung vorbereitenden Zustandes des Protoplasmas, welches sich durch strahlenförmige Anordnung seiner Fibrillen auszeichnet. Jeder Strahl, der von dem im Centrum des Keimes liegenden Kerne seinen Ursprung nimmt, begiebt sich weiter nach der Peripherie des Keimes und lässt sich ziemlich weit verfolgen. Nicht weit von seiner Ursprungsstelle schickt er kleine Querfortsätze zu den benachbarten Strahlen, mit denen er sich dadurch verbindet. Es bildet sich in dieser Weise ein Fibrillennetz, in welchem jedoch die sternförmige Anordnung der Strahlen noch deutlich hervortritt. Nach der Oberfläche des Keimes zu stehen die Maschen des Netzes immer dichter und dichter aneinander; in Folge dessen bildet sich an der Peripherie des Keimes eine Art Rindenschicht, welche den Keim von aussen schützt; nach unten zu bleibt das Fibrillennetz noch weitmaschig, ist aber dem Dotter gegenüber ziemlich scharf begrenzt.

Wir gehen nun zu dem Schlussstadium der Kerntheilung über. Der Keim, dessen Querschnitte auf Fig. 11, 11 A und 11 B abgebildet sind, ist schon auf seiner Oberfläche durch eine nicht tiefe Furche in zwei Segmente eingeschnitten; jede von beiden enthält schon einen ausgebildeten Kern, welcher nicht weit von der Oberfläche liegt und eine mit gut entwickeltem Chromatinetz versehene Blase darstellt (Fig. 11 *K*). Nach aussen ist der Keim [von der Deckschicht umhüllt; dieselbe liegt der Keimoberfläche nicht vollkommen dicht an, sondern begrenzt eine spaltförmige Höhle, in der eine ungeheuere Menge Kalymmocyten jetzt angesammelt ist (Fig. 11, 11 A und 11 B, *Ke*). Die letzteren ziehen die Aufmerksamkeit des Beobachters am meisten auf sich. Die Mannigfaltigkeit ihrer Form, die man selbst auf den Schnitten sehr leicht erkennt, weist natürlich auf ihre amöbenartige Beweglichkeit hin. Man trifft kaum zwei Zellen, welche in ihrer Gestalt ein-

ander gleich sind; einige von ihnen sind birnförmig, die anderen in die Länge gezogen, oder sie schicken lappenförmige Fortsätze aus, so dass ihre Form eine unverkennbare Aehnlichkeit mit der einer kriechenden Amöbe hat. Unzweifelhaft bedienen sie sich ihrer breiten, lappenförmigen Pseudopodien zur Bewegung, wie es die Amöben thun. Die genauere Durchmusterung der Schnitte zeigt eine noch überraschendere Erscheinung bei den Kalymmocyten, nämlich dass sie sich nicht nur zu bewegen, sondern auch ins Innere des Keimes einzubohren im Stande sind. Auf den verschiedenen Schnitten eines und desselben Eies (ich habe diese Erscheinung an mehreren Eiern wahrgenommen) kann man sehr leicht die allerverschiedensten Zustände des Einbohrens beobachten. So trifft man z. B. in dem auf Fig. 11 A abgebildeten Schnitte zwei Zellen *a* und *b*, welche ihr Bohrgeschäft kaum begonnen haben; man kann selbst den Mechanismus desselben ziemlich leicht wahrnehmen. Beide Zellen, von denen eine um  $\frac{1}{4}$  ihres Umfanges in den Keim eingedrungen ist, sind mit ihrem spitzen, den Kern enthaltenden Ende dem Keime zugekehrt. Dasselbe bildet eine Art Bohrwerkzeug, welches für das Eindringen in die Zelle sehr gut angepasst ist. Der übrig bleibende Theil der Zelle ist im Gegentheil verkürzt und angeschwollen. Ist die Zelle schon um  $\frac{1}{2}$  ihres Umfanges in den Keim eingedrungen (Fig. 11 B, *c*), so ändert sie wieder ihre Gestalt, indem sie ihren im Keime liegenden Theil wieder ausbreitet, während der über dem Keime sich befindende Theil in lappenförmige Fortsätze ausläuft.

Endlich treffen wir auch in einigen Schnitten Zellen, welche mit ihrem ganzen Körper ins Innere des Keimes eingedrungen sind (Fig. 11 A, 11 B, *d*). Dieselben liegen im Boden der Segmentationsfurchen und lassen an sich alle Bestandtheile, das Protoplasma und den Kern, erkennen. Ihr Protoplasma behält noch die Eigenschaften des Kalymmocytenprotoplasmas überhaupt und färbt sich viel intensiver als dasjenige des Keimes; was den Kern anbetrifft, so erscheint er auch sehr wenig verändert. Daraus kann man schliessen, dass das Eindringen der Kalymmocyten keine Veränderungen in ihrem Bau hervorbringt. Es fragt sich nun: wozu dient dann dieses Einbohren für die Kalymmocyte oder für den Keim? Diese Frage ist leider sehr schwer zu beantworten. Wenn wir überhaupt eine Zelle im Innern einer anderen sehen, so schliessen wir entweder auf einen Ernährungsact oder auf Parasitismus. Hier kann weder von ersterem noch von letzterem die Rede sein. Da die Zelle keine Veränderungen im Bau ihres Protoplasmas zeigt, resp. nicht wächst und keine Zeichen von

Zersetzung in sich nachweisen lässt, so kann man ihr schwerlich in diesem Falle eine intensive Ernährung oder die Rolle des Ernährungsmaterials zuschreiben. Wir werden später Gelegenheit haben, die Kalymmocyten kennen zu lernen, welche zum Zweck der Ernährung in den Dotter eindringen; bei diesen unterliegt das Protoplasma sehr starken Veränderungen, solange sie im Innern des Dotters liegen. Hier ist es keineswegs der Fall, und deswegen müssen wir die Ernährung als Zweck der Wanderungen der Kalymmocyten vollkommen ausschliessen. Andere Ursachen zur Erklärung dieser interessanten Erscheinung suchend, möchte ich darauf aufmerksam machen, dass die Vertheilung der Kalymmocyten im Stadium der Zweitheilung von derjenigen der späteren Furchungsstadien verschieden ist. Während in dem jetzt beschriebenen Stadium die Kalymmocyten nur über dem Keim, resp. zwischen demselben und der Deckschicht liegen, sind sie schon in dem nächstfolgenden Stadium an der unteren Fläche des Keimes, resp. über dem Nahrungsdotter in ungeheurer Masse angehäuft. Der Uebergang dieser Zellen aus der oberen Fläche des Keimes in die untere muss sich in der Zeit zwischen diesen beiden Stadien vollziehen. Es sei weiter bemerkt, dass der Keim im Stadium der Zweitheilung dem Dotter dicht anliegt, während im Stadium der Dreitheilung zwischen dem Keime und dem Dotter eine geräumige Höhle sich herausbildet, in der nämlich die Kalymmocyten sich ansammeln. Wie gelangen die Kalymmocyten dahin? Sie können gewiss vom Rande des Keimes aus unter den Keim hineinwandern; wenn sie aber im Stande sind, in den Keim selbst hineinzudringen, so kann man kaum die Möglichkeit ausschliessen, dass sie auch durch den Keim hindurch von der oberen Fläche desselben nach der untern passiren können, ohne dabei irgend eine Veränderung in ihrem Bau zu erleiden. Und ich glaube eben, dass dies bei den in den Keim eingebohrten Zellen der Fall sein wird. Für eine solche Vermuthung spricht erstens eine vollkommene Unveränderlichkeit der Kalymmocyten und des Keimes selbst und zweitens der Umstand, dass die Wanderung der Kalymmocyten nur im Stadium der Zweitheilung zu beobachten ist, also zu der Zeit, wo der Keim dem Dotter dicht anliegt und also für die Kalymmocyten kein anderer freier Weg übrig bleibt, um an die untere Keimfläche zu gelangen, als durch den Keim selbst hindurch.

In dem unmittelbar folgenden Stadium (Fig. 12, 12 A) ist der Keim in drei Blastomeren getheilt, von denen zwei mit je einem ruhenden Kerne versehen sind, die dritte (Fig. 12 A, \*) ein Centrosoma neben dem Kerne enthält und also in Vorbereitung zur Theilung be-

griffen ist. Auf den Schnitten wurde die Deckschicht mit den an ihr haftenden Kalymmocyten beim Schneiden zufällig abgerissen; deswegen erscheint der Keim auf den Abbildungen blossgelegt. Der grösste Theil der Kalymmocyten sammelt sich zwischen den Blastomeren und unterhalb derselben. Dieselben behalten ihre frühere Mannigfaltigkeit der Gestalt, aus welcher man auf ihre freie Beweglichkeit schliessen kann. Als sehr bemerkenswerthe Eigenthümlichkeit dieses sowie der unmittelbar folgenden Furchungsstadien mag die Gestalt der Blastomeren und die Art der Verbindung derselben mit einander hervorgehoben werden. Die Blastomeren sind von einander noch nicht vollständig getrennt, sondern stehen mit einander durch grosse und dicke Protoplasmabrücken in Verbindung, so dass der ganze Keim eine Art Syncytium darstellt, bei welchem aber die einzelnen Zellkörper leicht von einander zu unterscheiden sind. In dieser Beziehung bietet der Keim von *Pyrosoma* eine gewisse Aehnlichkeit mit dem der Knochenfische und der Plagiostomen dar, bei denen ebenfalls die Blastomeren, wenigstens in den ersten Furchungsstadien, nicht vollkommen von einander getrennt sind. Mir scheint aber, dass die Ursache dieser eigenthümlichen Verhältnisse der Blastomeren in unserem Falle eine andere sein muss als in den eben citirten Fällen, wo dieselbe in einem nicht vollständigen Durchschneiden des Keimes durch die Furchen besteht. Bei *Pyrosoma* sind die Blastomeren nicht nur von oben, sondern auch von unten her von einander getrennt; sie haben ausserdem eine sehr mannigfaltige Gestalt: einige von ihnen sind in grosse, lappenförmige und pseudopodienartige Fortsätze ausgezogen (Fig. 12 A), so dass ihre Fähigkeit zu amöboiden Bewegungen ausser Zweifel stehen dürfte. Unter solchen Bedingungen scheint die Ursache der Verbindung der Blastomeren vielmehr in ihren amöboiden Bewegungen als in ihrer unvollständigen Trennung zu liegen. Dafür sprechen auch die ganz analogen Verhältnisse der Blastomeren bei den Eiern, in denen der Keim schon in 8 Blastomeren getheilt ist und bei welchen die pseudopodienartigen Fortsätze sehr deutlich hervortreten.

Das nächstfolgende Stadium der Viertheilung bietet kein hervorragendes Interesse dar; deswegen will ich mich bei ihm nicht länger aufhalten und mich mit der Bemerkung begnügen, dass das Verhältniss der Blastomeren und der Kalymmocyten in diesem Stadium ziemlich unverändert bleibt.

Auf die Viertheilung soll nach KOWALEWSKY'S Angaben ein Sechstheilungsstadium folgen, welches dadurch entstehen soll, dass zwei von den vier Blastomeren sich eher als die anderen theilen. Da ich

keine Gelegenheit hatte, dieses Stadium zu untersuchen, so gehe ich zu dem unmittelbar folgenden über, bei welchem der Keim in acht Blastomeren getheilt ist. Ein Querschnitt davon ist auf Fig. 13 dargestellt. Die Blastomeren, welche von ungleicher und überhaupt von unregelmässiger Gestalt sind, trennen sich schon vollständig von einander. Einige von ihnen zeichnen sich durch breite, lappenförmige Fortsätze aus, welche, wie vorher gesagt, auf eine amöboide Bewegung derselben hinweisen. Eines der Blastomeren hat ein besonders starkes Pseudopodium von seiner unteren Fläche zu dem anderen ausgeschickt und ist wohl mit dem letzteren dadurch verbunden. Die Verhältnisse zwischen den Blastomeren bleiben noch dieselben, welche wir im Stadium der Dreitheilung angetroffen haben. Die zwischen den Blastomeren wahrscheinlich sich frei bewegenden Kalymmocyten behalten auch ihre frühere Gestalt und treten dank ihrer stärkeren Färbung auf dem blassgefärbten Grunde der Blastomeren sehr scharf hervor.

Von allen folgenden Furchungsstadien werden wir bei unserer weiteren Beschreibung nur solche näher berücksichtigen, welche wegen der Beschaffenheit der Furchungselemente oder wegen anderer Erscheinungen ein Interesse darbieten. Die durch solche Auswahl der Stadien entstehenden Lücken in der Beschreibung sind um so weniger störend, als der Process der Furchung bei den Pyrosomen demjenigen anderer Thiere mit regelmässiger Furchung sehr ähnlich ist und schon mehrmals bei den Eiern verschiedener Thiere beschrieben worden ist. Die Haupteigenthümlichkeit der Furchung der Pyrosomeneier besteht in der Betheiligung der Kalymmocyten am Aufbau des Embryos; diese Erscheinung müssen wir immer in den Vordergrund stellen und deshalb den Veränderungen der Kalymmocyten unsere grösste Aufmerksamkeit schenken.

Wir kommen zunächst zu einem Stadium, in welchem der Keim aus einer ziemlich grossen Anzahl von Blastomeren besteht, zwischen die einzelne Kalymmocyten eingeschaltet sind. Ein Schnitt davon ist auf Fig. 14 abgebildet. Die Zahl der beiderlei den gefurchten Keim zusammensetzenden Elemente ist schwer zu bestimmen. Ich muss jedoch bemerken, dass die Blastomeren noch ziemlich gross sind und an Umfang die Kalymmocyten weit übertreffen. Die äussere Gestalt sowie der Bau der Blastomeren hat mehrere Veränderungen erlitten. Zunächst ist hervorzuheben, dass die Blastomeren, in Folge des gegenseitigen Druckes, eine polygonale Gestalt angenommen haben, was unter anderm auf das Aufhören ihrer amöboiden Bewegungen hinweist.

Die lappenförmigen Pseudopodien, deren Anwesenheit für die Blastomeren der früheren Entwicklungsstadien durchaus charakteristisch ist, kommen in diesem Stadium nicht mehr vor. Jedes Blastomer ist ausserdem von einer feinen Haut überzogen, welche ebenfalls für die freie Beweglichkeit der Zellen nachtheilig ist. Eine zweite Erscheinung in den Blastomeren, welche wir beachten müssen und welche eine grosse Bedeutung hat, besteht in der Structuränderung des Protoplasmas; wir treffen dieselbe zum ersten Mal in diesem Stadium und können sie als den ersten Schritt zu weiteren gleichartigen Veränderungen betrachten. Die meisten Blastomeren enthalten noch ein unverändertes Protoplasma, in welchem man das früher hervorgehobene Fibrillennetz sehr leicht erkennt (Fig. 14 *c, e*); es kommen aber auch andere vor, bei welchen das Protoplasma bedeutend heller geworden ist (Fig. 14 *a, b, c, d*), und zwar kommt diese Veränderung dadurch zu Stande, dass bei ihnen die Protoplasmafibrillen viel spärlicher entwickelt sind. In dem jetzt in Rede stehenden Stadium sind die eben erörterten Veränderungen nur bei wenigen Blastomeren eingetreten, während sie später eine viel grössere Verbreitung erlangen und schliesslich zur Ausgleichung der beiderlei den Keim zusammensetzenden Elemente nach Form und Bau führen. Drittens müssen wir noch eine starke Vermehrungsthätigkeit der Blastomeren hervorheben, welche sich in der grossen Anzahl der in Theilung begriffenen Blastomeren äussert. An den gefärbten Schnitten trifft man immer 3—6 mit Kernspindeln versehene Blastomeren, was bei dem überhaupt nicht besonders zellenreichen Keime einen ziemlich grossen Procentsatz der der sich theilenden Blastomeren ergibt. Die Theilungsebenen der Blastomeren sind verschieden gerichtet, wovon man sich schon aus der beigegebenen Abbildung überzeugen kann. In einem und demselben Querschnitte trifft man sowohl Quer- wie Längsschnitte der Blastomeren an. Die Kernfiguren bieten auf den gefärbten Präparaten ein sehr zierliches Bild dar. In den Längsschnitten durch die Kernspindeln treten die Kernfasern, die Chromatinschleifen und die Centrosomen sehr deutlich hervor; auch die Querschnitte liefern ein sehr instructives Bild, indem sie die Vierzahl der Chromatinschleifen in jeder Hälfte der Kernspindel leicht constatiren lassen.

So viel über die Blastomeren. Was die Kalymmocyten anbelangt, so zeigen auch sie nicht unwesentliche Veränderungen, und zwar betreffen die letzteren weniger den Bau dieser eigenthümlichen Zellen als ihr Verhalten gegen die Blastomeren. Während wir in dem früher besprochenen Stadium immer die Kalymmocyten als freibewegliche

Zellen angetroffen haben, welche in den weiten Räumen zwischen den Blastomeren ein geeignetes Feld für ihre Bewegungen gefunden haben, erscheinen die meisten von ihnen jetzt in ziemlich enge Räume zwischen den Blastomeren eingeschlossen und ihrer Form nach diesen Räumen angepasst. Manche von ihnen haben schon eine polygonale Form angenommen, namentlich diejenigen, welche sich im Centrum des Keimes befinden. Die am Rande des Keimes oder unterhalb desselben liegenden Kalymmocyten haben noch ihre ursprüngliche birnförmige Gestalt und wahrscheinlich dabei ihre Bewegungsfähigkeit bewahrt. Ausser diesen Formveränderungen ist noch eine nicht weniger wesentliche Veränderung im Bau der Kalymmocyten, und zwar in der Beschaffenheit ihres Protoplasmas, hervorzuheben. Sie äussert sich namentlich in einer Vacuolisirung des Protoplasmas, die in verschiedenen Zellen in verschiedener Weise auftritt. Es ist bemerkenswerth, dass die Randzellen, welche ihre Beweglichkeit und ihre ursprüngliche Form noch am meisten bewahrt haben, auch eine niedere Stufe der Vacuolisirung darbieten, während die in der Mitte des Keimes, zwischen den Blastomeren, liegenden Kalymmocyten in dieser Beziehung am meisten verändert erscheinen. Das Protoplasma der Randkalymmocyten enthält meistens 2—4 Vacuolen, welche in der soliden Masse desselben zerstreut sind. Bei den centralen Kalymmocyten dagegen treffen wir oftmals solche, bei denen das Protoplasma in zwei Abtheilungen gesondert ist, von denen eine, meistens der erweiterten Hälfte der Kalymmocyte entsprechende, von einer einzigen grossen Vacuole eingenommen ist, während die andere, den Kern enthaltende aus einem feinkörnigen, sich stark färbenden Plasma besteht (Fig. 19 c). Auf einem und demselben Schnitte trifft man natürlich die allerverschiedensten Stadien der Vacuolisirung des Protoplasmas, welche beweisen, dass dieser wichtige Process schon in dem eben in Rede stehenden Stadium eine hohe Stufe erreicht hat. In den späteren Stadien ist er noch mehr ausgesprochen.

Wir kommen nun zu den Stadien der Furchung, in welchen die Veränderung der Kalymmocyten, resp. die Umwandlung derselben in eine Form, die den veränderten Blastomeren vollkommen ähnlich ist, ihre höchste Stufe erreicht. Dieselben bilden selbstverständlich eine der wichtigsten Perioden in der Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Fig. 15, 16, 17 und 18 stellen eine Reihe von Schnitten durch den Keim aus den betreffenden Stadien dar; auf Fig. 19 sind einige von den in der Verwandlung begriffenen Kalymmocyten abgebildet. Das verhältnissmässige Alter dieser Stadien wird durch die Grösse der

Blastomeren annäherungsweise bestimmt; eine genauere Bestimmung desselben hat jedoch keinen besonderen Werth, da die verschiedenen Verwandlungsstufen der Kalymmocyten sowohl bei den jüngeren wie bei den älteren Keimen dieser Stadienreihe vorkommen. Das Hauptinteresse der jetzt in Rede stehenden Stadien knüpft sich an die Kalymmocyten. Was die Blastomeren anbetrifft, so zeigen auch sie einige nicht unwesentliche Veränderungen in ihrem Bau, welche als Fortsetzung der früher schon besprochenen betrachtet werden müssen. Ihr Protoplasma wird namentlich immer durchsichtiger als früher, die Fibrillennetze treten nunmehr nicht so scharf hervor, in Folge dessen erscheint das Protoplasma gleichartig. In einigen Blastomeren trifft man auch mitotische Kernfiguren, jedoch in diesen Stadien verhältnissmässig viel seltener als in den früher beschriebenen. Noch viel seltener kommen aber die Mitosen in den Kalymmocyten vor. Unter der grossen Zahl der von mir studirten Schnitte konnte ich dieselben nur 2—3 Mal beobachten.

Im vorhergehenden Capitel habe ich die Hauptmerkmale der Kalymmocyten hervorgehoben, durch welche sie leicht von den Blastomeren zu unterscheiden sind. Dieselben betreffen sowohl das Protoplasma als den Kern, also die beiden wesentlichen Bestandtheile der Zelle, und sind so hervorragend, dass man, um sich den Uebergang einer Kalymmocyte in eine den Blastomeren ähnliche Zelle vorzustellen, verschiedene radicale Veränderungen im Bau der Kalymmocyten voraussetzen muss. Solche findet man aber in der That, und sie sind theilweise auf den Figuren 15—19 abgebildet. Ein flüchtiger Ueberblick über die beigefügten Abbildungen genügt schon dazu, um eine interessante Erscheinung wahrzunehmen, die namentlich in einer allmählichen Abnahme der Zahl der charakteristischen Kalymmocyten besteht. Von den jüngeren Stadien angefangen nimmt die Menge derselben immer mehr und mehr ab. Am einfachsten könnte man diese Abnahme mit dem Absterben und der Zersetzung dieser Zellen erklären; dann müssten wir eine Reihe von Zersetzungsstadien der Kalymmocyten antreffen. Dem ist aber nicht so. Auf ein und demselben Schnitte bemerkt man schon bei Untersuchung mit nicht starken Objectivsystemen allerlei Modificationen der Kalymmocyten, welche nicht zur Zersetzung, sondern vielmehr zu einem allmählichen Uebergang derselben in eine den Blastomeren ähnliche Zellform führen. Diese Modificationen, welche sowohl das Protoplasma als auch den Kern der Kalymmocyten betreffen, lassen sich auf den angeführten Figuren ziemlich vollständig verfolgen. Mustert man die

Reihe von Schnitten aufmerksam durch, so findet man schon auf jedem der Schnitte verschieden gestaltete Kalymmocyten, welche die aller- verschiedensten Modificationsstadien des Protoplasmas und der Kerne zeigen. Einige der Kalymmocyten zeichnen sich nur durch ein stark vacuolisirtes Protoplasma aus (Fig. 15, 16, 17 *a*); es sind namentlich diejenigen, welche sich in der Nähe der unteren Fläche des Keimes befinden und wahrscheinlich aus dem Dotter in den Keim hineingewandert sind. Solche Wanderkalymmocyten oder Dotterkalymmocyten werden wir weiter unten näher besprechen. Bei den anderen (Fig. 15—17 *b*) ist die Vacuolisierung resp. Verflüssigung des Protoplasmas weiter fortgeschritten; bei manchen von diesen ist auch der Kern in die Mitte der Zelle gewandert. Wieder andere Kalymmocyten haben auch schon eine polygonale Gestalt angenommen (Fig. 15—17 *c*), besitzen noch eine mehr oder weniger grosse Portion ihres stark tingirbaren Plasmas und einen central gelegenen Kern; bei einigen von ihnen ist das Protoplasma in Form eines Klumpens angehäuft, bei andern ist es in feine Strahlen, die sich nach der Peripherie begeben, angeordnet. Dieses letztere Verwandlungsstadium ist schon den Blastomeren sehr ähnlich und kommt hauptsächlich in den ältesten der in Rede stehenden Furchungsstadien vor (Fig. 18). Man trifft endlich auch solche Kalymmocyten, welche nur noch Spuren der tingirbaren Substanz in ihrem Protoplasma enthalten; sonst ist der Zellinhalt vollständig demjenigen der Blastomeren ähnlich, und wie die letzteren sind auch diese Zellen von einer feinen Hülle umgeben.

Aus den eben betrachteten Schnitten kann man sich schon eine allgemeine Vorstellung von der Verwandlungsgeschichte der Kalymmocyten bilden. Die Zeichnungen (Fig. 15—18) sind aber bei ziemlich schwacher Vergrößerung angefertigt und die Zellen in den Schnitten so zusammengehäuft, dass sie für eine detaillirte Untersuchung der beschriebenen wichtigen Erscheinung nicht als vollkommen zureichend anerkannt werden können. Deswegen gebe ich auf Fig. 19 eine Reihe von Abbildungen der Kalymmocyten in verschiedenen Stadien der Verwandlung, wie sie uns unter dem System F von ZEISS erscheinen. Von den Zellen, welche auf Fig. 19 *a* und *b* abgebildet sind, war schon früher die Rede: es sind zwei wenig modificirte Kalymmocyten, welche ihre Hauptmerkmale, ein tingirbares, dickflüssiges Protoplasma und einen grossen endständigen Kern, noch in voller Entwicklung darbieten. Hier will ich nur kurze Bemerkungen über den Kern hinzufügen. Die Kerne der Kalymmocyten zeichnen sich vor denen der Blastomeren durch eine starke Entwicklung des Chromatins

und durch die Abwesenheit von Kernkörperchen aus. Deswegen sind sie auch in den gefärbten Präparaten viel stärker mit Farben imprägnirt. Es ist bemerkenswerth, dass ihre Form sich mit der Veränderung desjenigen Theiles der Kalymmocyte, in welchem sie sich befinden, ändert. So hat z. B. der Kern der Zelle *b* eine dreieckige Gestalt bekommen, und zwar in Folge davon, dass der vordere Theil der Follikelzelle, in welchem er liegt, etwas zugespitzt ist, während in der Zelle *a*, bei welcher der entsprechende Theil abgerundet ist, auch der Kern eine ovale, abgerundete Gestalt behält. Fig. 19 *c* stellt eine Kalymmocyte dar, bei welcher die Vacuolisirung des Protoplasmas schon bedeutende Fortschritte gemacht hat; im hinteren verdickten Theile der Zelle hat schon ein Zerfall des mit Farben imprägnirbaren Protoplasmas begonnen; dasselbe besteht schon aus kleinen Stückchen Plasma, welche durch die helle, ungefärbte Substanz von einander geschieden sind. Noch einen weitem Schnitt in derselben Richtung stellt die Zelle *d* dar, bei welcher schon die ganze Hälfte des Protoplasmas aus einer durchsichtigen, sich stark färbenden Substanz besteht. Was die Kerne anbetrifft, so sind sie bei den beiden zuletzt erwähnten Zellen noch vollständig unverändert. Bei den Kalymmocyten *e* und *f*, welche beide dem Schnitt Fig. 18 entnommen sind, treten schon sehr merkliche Veränderungen in den Kernen hervor. Die letzteren sind oval und haben etwas an Grösse abgenommen; das Wesentlichste aber, was sie von den echten charakteristischen Kalymmocytenkernen unterscheidet, ist das Auftreten der Kernkörperchen, die in Form von kleinen, glänzenden Körperchen im Centrum der Kerne liegen. Das Auftreten des Kernkörperchens sowie die Grössenabnahme des Kernes vermitteln den Uebergang der Kalymmocytenkerne in eine Form, welche für die Kerne der Blastomeren charakteristisch ist. Der Inhalt des Kernes scheint dabei auch etwas verändert zu sein, wie man es wenigstens nach der schwächeren Färbungsfähigkeit derselben annehmen muss. Was das Protoplasma anbetrifft, so zerfällt dasselbe in kleinere oder grössere Klümpchen, welche in fadenförmige Fortsätze auslaufen und und durch hellere, grosse Vacuolen von einander geschieden sind. Manchmal stellt dasselbe ein weitmaschiges Netz dar, und das ist eben das gewöhnliche Aussehen der Kalymmocyten in dem beschriebenen Stadium (Fig. 19 *e*, *f*<sub>(1)</sub>). Die Protoplasmaklümpchen sammeln sich nun im peripheren Theile der Kalymmocyten an, und wahrscheinlich geht dort die Verwandlung des feinkörnigen Plasmas in ein durchsichtiges und homogenes am stärksten vor sich. Man kann es wenigstens daraus erschliessen, dass in den etwas weiter verwandelten Kalym-

mocyten die Peripherie der letzteren nur aus einer homogenen Substanz besteht, während das feinkörnige Plasma offenbar in geringer Masse um den Kern angesammelt ist (Fig. 19  $f_2$  u. 3,  $g$ ). Die letzt-erwähnten Kalymmocyten bieten schon eine vollständige Identität mit den veränderten Blastomeren dar: ihr Protoplasma ist hell geworden, ihre Kerne sind von der Peripherie nach dem Centrum hingewandert (diese Wanderung erkennt man am besten, wenn man die Kalymmocyten  $f_2$  u. 3 mit der auf Fig. 19  $g$  vergleicht) und haben das für die Blastomerenkerne charakteristische Aussehen erhalten; kurz, sie sind jetzt schwer von den Blastomeren zu unterscheiden.

Zum Schluss der Betrachtung dieser Reihe von Stadien muss ich noch eigenthümliche Zellen besprechen, welche im Dotter erscheinen, von mir schon früher erwähnt und als Dotterkalymmocyten bezeichnet wurden. Dieselben sind in den eben beschriebenen Stadien immer anzutreffen. Manchmal liegen sie im Dotter vereinzelt (Fig. 15, 16 *Dkc*), manchmal sind sie in so ungeheuren Mengen dort vorhanden, dass sie ein förmliches Netz unter dem Keime bilden (Fig. 17 *Dkc*). Ihrer Form nach zeichnen sich diese Zellen vor allen übrigen Embryonalzellen bedeutend aus. Sie sind sternförmig verästelt und bestehen aus einem Protoplasma, welches sich sehr schwach färbt. Im Innern der Zelle befindet sich ein bläschenförmiger Kern, welcher ein feines Chromatinnetz enthält. Die Bezeichnung „Dotterkalymmocyte“, welche ich schon oben diesen Zellen gegeben habe, erfordert nun eine Rechtfertigung, welche natürlich in dem Beweise der Abstammung derselben von den Kalymmocyten bestehen muss. Wollen wir die Frage nach der Entstehung dieser Zellen beantworten, so müssen wir vor allem beachten, dass diese Zellen erst gegen Ende des Furchungsprocesses zum Vorschein treten. Vor der Furchung kann man selbst bei der genauesten Untersuchung des Eies keine Spur von solchen Zellen entdecken. Die in Rede stehenden Zellen können also nur von aussen in den Dotter gelangen, und da wir im Ei zweierlei Elemente, die Blastomeren und die Kalymmocyten, haben, so ist es möglich, dass entweder diese beiden Elemente oder eines von beiden sich in den Dotter begeben und dort in die beweglichen Dotterzellen verwandeln. Was die Blastomeren anbetrifft, so haben wir oben gesehen, dass dieselben schon in ziemlich jungen Furchungsstadien, nämlich nach der Achththeilung des Keimes, ihre frühere Bewegungsfähigkeit eingebüsst haben und in den späteren Stadien selbst von feinen Zellmembranen umgeben sind, welche ein weiteres Hinderniss für die freie Bewegung darstellen. Dagegen bewahren die Kalymmocyten viel länger ihre

Bewegungsfähigkeit, wie schon aus der Form derselben sowie aus ihrer Lage auf dem Keime zur Genüge ersichtlich ist. Sie sind befähigt, nicht nur sich zu bewegen, sondern auch ins Innere des Keimplasmas einzudringen und wahrscheinlich durch die ganze Dicke des Keimes hindurchzuwandern. Die Natur der Kalymmocyten spricht also zu Gunsten derjenigen Antwort auf die oben aufgestellte Frage, dass es die Kalymmocyten sind, welche in den Dotter hineinkriechen und dort eine amöboide sternförmige Gestalt annehmen. Es fehlen mir auch die unmittelbaren Beobachtungen nicht, welche zum Beweis der eben ausgesprochenen Ansicht dienen können. In einigen Schnitten, namentlich wo die Zahl der Dotterkalymmocyten am reichsten ist, wie z. B. in dem auf Fig. 17 abgebildeten, habe ich einige Zellen beobachtet, welche als in der Einwanderung begriffene Kalymmocyten angesehen werden können. An einer Stelle des eben citirten Schnittes sieht man nämlich zwei Zellen, von denen eine ( $Kc^1$ ) der Dotteroberfläche dicht anliegt und ihrer Beschaffenheit nach als unzweifelhafte Kalymmocyte zu bestimmen ist. Sie hat nur ihre Form etwas verändert; nach einem Pole hin ist sie zugespitzt und liegt dem Dotter so dicht an, dass ihre Grenze von der des Dotters nicht mehr zu unterscheiden ist. Es scheint selbst, dass von der unteren Fläche dieser Zelle ein protoplasmatischer Fortsatz ins Innere des Dotters eindringt, durch welchen die Zelle mit einer anderen, im Dotter liegenden Zelle, einer echten Dotterkalymmocyte, sich verbindet. Es ist sehr schwer zu bestimmen, ob dieser Fortsatz der im Innern des Dotters oder der auf der Oberfläche derselben liegenden Zelle angehört. Jedenfalls hat auch die innerhalb des Dotters liegende Zelle noch einige der charakteristischen Merkmale der Kalymmocyten, namentlich den verhältnissmässig grossen Kern, nicht verloren und ist noch mit der Oberfläche des Dotters resp. mit der auf der Oberfläche desselben liegenden Zelle verbunden. Eine andere Kalymmocyte sieht man etwas höher ebenfalls auf der Dotteroberfläche liegen, wo sie in einer kleinen Grube der letzteren ihren Platz nimmt. Dieselbe besitzt noch ihre charakteristische Gestalt, liegt aber dem Dotter so dicht an, dass es möglich ist, dass sie ebenfalls in Vorbereitung zum Eindringen sich befindet. Wenn auch die eben angeführten Zellen noch keinen directen und unumstösslichen Beweis für die Zusammengehörigkeit der Kalymmocyten mit den Dotterzellen liefern, so machen sie doch in Verbindung mit allerlei hervorgehobenen Verhältnissen der Kalymmocyten den genetischen Zusammenhang der beiderlei Zellen sehr wahrscheinlich.

Die Dotterkalymmocyten verweilen sehr lange Zeit im Innern des Dotters. Man trifft sie immer in mehr oder minder grosser Anzahl in allen Entwicklungsstadien des Embryos von der eben beschriebenen an bis zu der Zeit, wo sich die Schliessung der untern Wand der Darmhöhle vollzieht. Immer sind sie am meisten in der Nähe der Unterfläche des Keimes angehäuft. Noch später bleiben einige von ihnen im Dotter liegen und werden an den betreffenden Stellen besprochen werden. Das Schicksal der in der Nähe des Keimes sich bewegenden Dotterkalymmocyten ist ziemlich leicht zu verfolgen. Vergleicht man nämlich die in verschiedenem Abstand vom Keime sich befindenden Zellen unter einander, so bemerkt man leicht, dass die in der Nähe des Keimes liegenden ihre Pseudopodien einziehen (Fig. 17 \*) und mehr eine plumpe, birnförmige Gestalt annehmen. Im Einklange damit ändert sich auch ihr Protoplasma, indem dasselbe sich intensiver färbt und das charakteristische Aussehen des Kalymmocytenplasmas annimmt. Solche Formen der Dotterkalymmocyten wie auch einige noch später, namentlich bei der Schliessung der Darmhöhle, erscheinende weisen darauf hin, dass diese Zellen schliesslich aus dem Dotter auswandern, um sich mit den anderen Keimzellen zusammen am Aufbau des Embryos zu betheiligen.

Nachdem wir uns in den morphologischen Eigenschaften der Dotterzellen orientirt haben und zu dem Schluss gekommen sind, dass diese Zellen als eingewanderte Kalymmocyten zu betrachten sind, können wir die Frage aufstellen: welche Bedingungen sind es eigentlich, welche die Kalymmocyten zu einer solchen Einwanderung zwingen? Erstens ist es meiner Meinung nach der allgemeine Trieb dieser Zellen, sich zum Keim zu begeben, um sich dort den Keimzellen beizugesellen und am Aufbau des Embryos Theil zu nehmen. Zweitens und zwar hauptsächlich sind es manche Ernährungsvortheile, welche die Kalymmocyten durch den Dotter und nicht auf irgend einem andern Weg zu wandern zwingen. Zur Stütze des ersteren Motivs der Einwanderung kann ich das Verhalten der Kalymmocyten überhaupt anführen: ob sie ausserhalb des Dotters oder innerhalb desselben sich befinden, immer streben sie sich den Blastomeren beizugesellen. Sie wählen nun ihren Weg durch den Dotter, weil dieser Weg der Bewegung den geringsten Widerstand darbietet. Was die Ernährungsbedingungen anbetrifft, so ist es selbstverständlich, dass sie im Dotter die besten sind; welche man sich überhaupt im Ei vorstellen kann. Die ungeheure Masse der fein ausgezogenen Pseudopodien, welche die Dotterzellen nach allen Seiten ausschicken, und das von dem Dotterkörnchen er-

füllte Protoplasma derselben liefert schon den besten Beweis für den ausgezeichneten Ernährungszustand dieser Zellen. Die früher hervorgehobene Beschaffenheit des Plasmas der Dotterzellen, namentlich ihre geringere Färbbarkeit, ist durch nichts anderes als durch ihre Beladung mit Dotterkörnchen zu erklären. Geht die Zelle aus dem Dotter heraus, kommt sie an der untern Fläche des Keimes an, so ändert sich mit der Aenderung ihrer Ernährungsbedingungen auch ihr Protoplasma und bekommt ein Aussehen, welches mit dem des Kalymmocytenprotoplasmas durchaus identisch ist. Als eine Folge der günstigen Ernährungsbedingungen ist die steigende Vermehrung derselben hervorzuheben. Während ich bei den übrigen Kalymmocytenarten nur vereinzelt Kerntheilungsfiguren angetroffen habe, kommen dieselben bei den Dotterkalymmocyten nicht selten vor.

Wir kommen nun zum Endstadium der Furchung. Dazu sind wir hoffentlich durch die vorhergehenden Stadien so gut vorbereitet, dass es mir nur übrig bleibt, dasselbe hier kurz zu beschreiben. Ein flüchtiger Blick auf einen Schnitt aus diesem Schlusstadium der Furchung (Fig. 20) ist schon ausreichend, um einen grossen Unterschied zwischen diesem Zustande des Keimes und den vorhergehenden zu bemerken. Eine vollkommene Gleichförmigkeit der den Keim zusammensetzenden Elemente tritt jetzt als charakteristisches Merkmal hervor. Man kann nicht mehr Blastomeren und Kalymmocyten von einander unterscheiden. Alle Zellen des Keimes sind einander gleich. Sie sind polygonal und durch ziemlich scharfe Contouren begrenzt, so dass das Bild des Querschnittes in hohem Grade an ein pflanzliches Gewebe erinnert. In den gefärbten Präparaten erscheinen die Zellen vollkommen durchsichtig und blass; ihr Protoplasma ist homogen. Im Innern jeder Zelle trifft man immer einen central gelegenen, ovalen Kern, welcher sich gut färbt und in seinem Innern ein Kernkörperchen erkennen lässt. Manchmal findet man selbst Kerne, welche zwei Kernkörperchen enthalten und in solchen Fällen eine bisquitförmige Gestalt annehmen. Solche Kernformen könnte man als Theilungsstadien in Anspruch nehmen, sie haben jedoch mit dem Theilungsprocess gar nichts zu thun, weil die Kerntheilung immer nach dem Typus der Mitose sich vollzieht. Ich habe Schnitte angetroffen, bei denen alle Zellen mit bisquitförmigen Kernen versehen waren, gleichzeitig damit besaßen die meisten Zellen von benachbarten Schnitten aus einem und demselben Keime die gewöhnlichen ovalen Kerne, so dass man auf diese Kerngestalten kaum ein grosses Gewicht legen darf.

Der Keim behält seine ursprüngliche kuchenförmige Gestalt und

ändert dieselbe nur insofern, als er sich in seinem centralen Theil ein wenig nach oben hervorwölbt (Fig. 20) und in den mittleren Schnitten eine beinahe dreieckige Gestalt annimmt.

Endlich ist noch eine kleine, zwischen den Zellen des Keimes aufgetretene Höhle resp. Lücke zu erwähnen, die man in einigen Schnitten wahrnimmt (Fig. 20 *Lk*). Dieselbe tritt nur vereinzelt auf und könnte leicht für eine zufällig beim Schneiden entstandene Lücke genommen werden, wenn nicht in den folgenden Stadien genau an derselben Stelle lückenförmige Höhlen aufträten, welche einen grossen morphologischen Werth haben, indem sie die Anlagen des Cöloms darstellen. Deswegen bin ich gezwungen, auf die eben erwähnten Lücken mehr Gewicht als auf zufällig auftretende Löcher zu legen, und halte mich für berechtigt, dieselben als Anlage der später zum Vorschein kommenden Cölomlücken zu betrachten.

### 3. Bildung der Keimblätter.

Die Frage nach der Bildung der Keimblätter gehört zu den schwierigsten und am wenigsten bearbeiteten in der Entwicklungsgeschichte der Pyrosomen. Die Ursache davon liegt in dem verhältnissmässig seltenen Vorkommen der dieser Periode angehörigen Entwicklungsstadien, das wahrscheinlich durch schnelles Abflauen des Keimbildungsprocesses bedingt ist. Alles, was wir aus den Untersuchungen von KOWALEWSKY, den einzigen, welche überhaupt diese Frage berühren, wissen, besteht in den ziemlich summarischen Angaben, welche er nach der Untersuchung optischer Schnitte macht. Bei der Beschreibung der jüngsten Keimscheiben, welche er beobachtet hat und welche bereits die Anlage des Nervensystems besitzen, sagt er: „Beim Drehen des Eies gelang es einige Male, dasselbe in eine solche Lage zu bringen, dass die Keimscheibe im optischen Querschnitte untersucht werden konnte, dabei ergab sich, dass dieselbe schon aus zwei Keimblättern bestand. Die näheren Verhältnisse dieser Blätter konnten aber hier nicht aufgeklärt werden, indem alle Versuche, Querschnitte anzufertigen, missglückten“ (KOWALEWSKY, Ueber die Entwicklungsgeschichte der Pyrosoma, in: Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 4, p. 611). In den folgenden Stadien, von welchen KOWALEWSKY Abbildungen giebt, sind in der Keimscheibe schon alle drei Keimblätter vorhanden. Diese wenigen Zeilen, welche KOWALEWSKY der Bildung der Keimblätter widmet, sind alles, was über diesen Vorgang in der Embryologie von Pyrosoma bekannt ist. Indem ich mit KOWALEWSKY

völlig darin übereinstimme, dass in der Entwicklung von Pyrosoma Stadien vorkommen, bei welchen die Keimscheibe nur aus zwei Keimblättern besteht, muss ich doch in einer andern Beziehung die Richtigkeit der KOWALEWSKY'schen Angaben bezweifeln, und zwar aus folgendem Grunde. Bei den Keimscheiben, welche schon die Anlage des Nervensystems besitzen, wie derjenigen, welche auf KOWALEWSKY's Fig. 19 abgebildet ist, sind ganz entschieden schon alle drei Keimblätter vorhanden. Das zweiblättrige Stadium tritt bei den Pyrosomen-eiern unmittelbar nach dem Schluss der Furchung hervor, wovon man sich leicht durch die Anwendung der Schnittmethode überzeugen kann. Zweitens stellen die zwei ersten Keimblätter nicht das Ecto- und Endoderm dar, sondern entsprechen vielmehr dem Ectoderm und dem Mesoderm, weil aus dem letzteren in Folge weiterer Differenzirung das Mesoderm und das Entoderm gleichzeitig entstehen.

Die Keimscheiben, in denen die Bildung der Keimblätter eben begonnen hat, zeichnen sich vor dem in den letzten Furchungsstadien befindlichen Keime so wenig aus, dass es sehr schwierig ist, nach ihrer äussern Gestalt zu entscheiden, ob man es mit dem sich furchenden oder mit dem in der Bildung der Keimblätter begriffenen Keime zu thun hat. Darin liegt der Grund der Schwierigkeit, welche die Untersuchung dieser Entwicklungsstadien bietet. Die Schnitte aus den ersten Stadien der Bildung der Keimblätter bekam ich überhaupt dann, wenn ich eine grosse Anzahl von Keimen in Durchschnitte zerlegt habe, ohne mich dabei vorher um die Bestimmung des Entwicklungsstadiums des Keimes von aussen zu kümmern. Zwischen den Keimen aus den letzten Furchungsstadien habe ich dann auch solche ange-troffen, bei welchen die Differenzirung der Keimblätter schon begonnen hat. Einige Längsschnitte von einem solchen Keim sind auf Fig. 21 dargestellt.

Die Keimscheibe hat eine buckelförmige Gestalt, wobei der Höhepunkt des Buckels nicht im Centrum, sondern in der Nähe eines Randes der Scheibe liegt. In Folge dessen ist die Keimscheibe nun nicht mehr radiär, sondern bilateral-symmetrisch gestaltet. Man kann bei ihr schon vorn und hinten (Fig. 21, 21 A und 21 B, *V*, *H*) unterscheiden. Auf Grund der späteren Entwicklungsstadien erweist sich der mehr verdickte Theil der Keimscheibe als der hintere, der ihm entgegengesetzte als der vordere; die rechte und die linke Hälfte sind selbstverständlich aus der Lage der beiden eben erwähnten Punkte leicht zu bestimmen.

In histologischer Beziehung mag in erster Linie die Differenzirung

der Keimzellen hervorgehoben werden, welche die Sonderung des Keimes in zwei Keimblätter hervorbringt. Dieselbe äussert sich darin, dass die obersten Zellen des Keimes nun in Form einer continuirlichen, von der übrigen Zellenmasse abgesonderten Schicht hervortreten, die ich als Ectoderm zu bezeichnen pflege. Diese Zellen haben einige Gestaltveränderungen erlitten, welche eigentlich die Hauptursache ihrer Differenzirung in Form einer Schicht darstellen. Sie sind nicht mehr polygonal, sondern viereckig geworden, platten sich ein wenig ab und grenzen sich von der unterliegenden Zellenmasse durch eine feine, cuticulare Membran ab. Da die äussere Grenze der Ectodermschicht derjenigen des Keimes vollkommen entspricht, so bleibt der Dotter, welcher ausserhalb des Keimes liegt, vollständig unbedeckt. Die innere Masse des Keimes, welche, ausgenommen die später zu besprechenden Höhlen, histologisch keine besonderen Abweichungen von dem früher beschriebenen Stadium darbietet, gestaltet sich zum Mesoentoderm. Das Gewebe desselben besteht aus polygonalen, ziemlich durchsichtigen Zellen, welche wir schon aus den letzten Furchungsstadien zur Genüge kennen gelernt haben. Die untere Fläche des Keimes resp. des Mesoentoderms, welche dem Dotter anliegt, ist jetzt nicht eben, wie es früher der Fall war, sondern wellenförmig gebogen; nach hinten zu stülpt sich dieselbe in Form einiger geräumiger Gruben nach innen hinein. Diese Einstülpungen, welche, wie wir gleich sehen werden, von grossem morphologischen Werth sind, können an verschiedenen Schnitten angetroffen werden. Sie stehen mit einer Anzahl der im Mesoentodermgewebe liegenden Höhlen in Verbindung, deren Auftreten eine der wichtigsten Erscheinungen des in Rede stehenden Stadiums bildet. In den Längsschnitten kommen diese Höhlen (Fig. 21, 21 A und 21 B, *Chl*, *Col*) in Form von kleinen, durch die Mesodermzellen epithelartig umgrenzten Lücken zum Vorschein, die in drei Reihen angeordnet sind. Ich kann nicht mit Sicherheit die Frage entscheiden, ob diese Lückenreihen schon jetzt Theile einer und derselben Höhle sind oder selbständige Höhlen darstellen. Mir scheint wenigstens in Bezug auf die mittlere Lückenreihe das erstere der Fall zu sein, und zwar deswegen, weil ich die Verbindung einiger Höhlen mit einander und mit der Einstülpung deutlich sehen konnte. Von den drei auf Fig. 21, 21 A und 21 B wiedergegebenen Schnitten ist der Schnitt 21 A dem mittleren Theile des Keimes entnommen, die beiden anderen berühren näher dem Rande des Keimes liegende Theile desselben, und zwar scheint der auf Fig. 21 B abgebildete Schnitt der Mittellinie näher gelegen zu sein als der, welcher auf Fig. 21 dargestellt ist.

Versuchen wir nun auf Grund der Zusammenstellung aller drei Schnitte uns eine allgemeine Vorstellung von der Architektonik des Keimes aus der betreffenden Zeit zu bilden. Am hintern Theile der Basis des Keimes müssen wir uns eine weite, quergestellte Einstülpung vorstellen, welche den grössten Theil des hinteren Keimrandes in Anspruch nimmt und sich nach vorne hin in eine grosse, wahrscheinlich mehrmals gekrümmte Höhle fortsetzt. Auf den Schnitten ist diese letztere durch die obere Reihe von Lücken dargestellt (Fig. 21, 21 A und 21 B, *Chh*). Der Zusammenhang dieser als Lücken erscheinenden Höhlen ist aus ihrem Verhältnisse zu einander und zu der mittleren Einstülpung ersichtlich (vergl. die mit *Chh* auf Fig. 21 A bezeichneten Lücken mit den mit denselben Buchstaben bezeichneten Lücken anderer Figuren). Ich muss besonders hervorheben, dass der axiale Schnitt nur eine Reihe von Lücken aufweist, und zwar solche, welche wir als obere Reihe bezeichnen können, während die beiden seitlichen Schnitte zwei Reihen solcher Lücken (*Chh* und *Ch*) besitzen. Daraus erschliessen wir, dass die beiden unteren Reihen der Lücken (*Ch*, Fig. 21 und 21 B) zu beiden Seiten der axialen Reihe gelagert sein müssen. Sie müssen dabei auch vollkommen unabhängig von der mittleren Reihe und von einander sein, da sie durch den mittleren Schnitt resp. durch den axialen Theil des Keimes von einander getrennt sind. Auf der Fig. 21 B kann man schon die beiden Lückenreihen, die obere und die untere resp. die seitliche, unterscheiden. Von der oberen Reihe ist ihr seitlicher Theil angetroffen; nach hinten zu steht diese Reihe nicht mehr mit der mittleren Einstülpung in Verbindung, wie es auf dem axialen Schnitte der Fall war. Daraus schliessen wir, dass die Verbindungsöffnung zwischen der Einstülpung und der betreffenden Lücke (Fig. 21 A \*) ziemlich eng sein muss. Nach vorne von dieser mittleren Einstülpung findet man auf dem seitlichen Schnitte (Fig. 21 B) eine andere Einstülpung, welche ebenfalls in eine Höhle führt, die der untern Lückenreihe angehört (Fig. 21 B, *Ch*). Den Zusammenhang aller zu dieser Reihe gehörenden Lücken konnte ich freilich nicht constatiren, kann aber auch die Existenz desselben nicht in Abrede stellen. Da die eben besprochene Einstülpung nur in einem und zwar in dem zur Seite des axialen Theiles liegenden Schnitte angetroffen ist, so kann man daraus den Schluss ziehen, dass erstens diese Einstülpungsöffnung sehr klein sein muss, und zweitens, dass sie nach vorne und seitwärts von der axialen Einstülpungsöffnung liegt. Deswegen wollen wir auch diese Einstülpung sowie ihre betreffende Lückenreihe als laterale Einstülpung und laterale Lückenreihe be-

zeichnen. Die dritte Lückenreihe, welche sich ebenfalls als eine laterale erweist, ist auf Fig. 21 abgebildet. Der auf dieser Abbildung dargestellte Schnitt ist ebenfalls dem seitlichen Theile des Keimes entnommen, leider aber nicht gerade durch die Einstülpungsöffnung dieser Seite geführt. Er steht etwas weiter von der Mittellinie des Keimes ab als der ihm entgegengesetzte und auf Fig. 21 B abgebildete Schnitt und ist etwas seitwärts von der Einstülpungsöffnung geführt; man sieht aber an der der Einstülpungsöffnung der Fig. 21 B entsprechenden Stelle auch eine deutliche Grube (Fig. 21 *Colein*), die offenbar den Rand der Einstülpung darstellt. Die geringere Grösse der Lücken (*Clh*, Fig. 21) spricht ebenfalls dafür, dass dieser Schnitt den Randtheil der Lücken und nicht ihren mittleren Theil getroffen hat.

Nach den hier erörterten Bauverhältnissen des zweiblättrigen Keimes kommen wir zum Schluss, dass bereits in diesem Stadium des Keimes die Höhlen im Mesoentoderm auftreten. Bevor wir den morphologischen Werth dieser Höhlen zu bestimmen versuchen, wollen wir einige Querschnitte aus dem folgenden Stadium näher betrachten. Dieselben sind auf Fig. 22, 22 A, B und C dargestellt; es sei dabei bemerkt, dass diese Schnitte in der Richtung von hinten nach vorn auf einander folgen.

Der Keim, dem diese Schnitte entnommen sind, ist insofern von dem eben besprochenen verschieden, als er bedeutend abgeplattet erscheint und die Form einer Scheibe darbietet; seiner Form wegen verdient derselbe die Benennung „Keimscheibe“, mit welchem Namen wir ihn von nun ab bezeichnen werden. Die Grössenverhältnisse des hinteren und vorderen Theiles der Keimscheibe sind denen des eben beschriebenen Stadiums ziemlich gleich, d. h. der erstere erscheint viel dicker als die letztere. Hier hängt aber dieser Unterschied zwischen beiden Körperregionen der Keimscheibe nicht nur von der Zahl der in dieselben eingehenden Zellen, sondern auch von ihrer Differenzirung ab. Darüber können wir besser ein Urtheil gewinnen, wenn wir einzelne Schnitte näher betrachten. Fangen wir mit dem hinteren Theile des Keimes an. Einer von den darauf sich beziehenden Schnitten ist auf Fig. 21 abgebildet und lässt schon bei flüchtiger Betrachtung einen bedeutenden Fortschritt in der Organisation des Keimes erkennen. Derselbe prägt sich in der Differenzirung aller drei Keimblätter, Ectoderm, Entoderm und Mesoderm, aus und lässt sich eigentlich auf die Sonderung des Mesoentoderms in das Mesoderm und das Entoderm zurückführen. Diese Sonderung vollzieht sich ganz einfach durch das Auftreten einer scharfen Grenze zwischen der untersten Zellenlage des

Mesoentoderms und der übrig bleibenden Masse desselben: die erstere wird dann zum Entoderm, die zweite zum Mesoderm. Die Entodermzellen bekommen eine viereckige Gestalt und zeichnen sich dadurch von den polygonalen Zellen des Mesoderms ziemlich scharf ab. Da die eben besprochene Differenzirung ihre höchste Stufe im hinteren Theile des Keimes erreicht, dürfte sie auch von dort ausgegangen sein. Auf der unteren Fläche des auf Fig. 22 abgebildeten Schnittes bemerkt man zwei Einstülpungen (Fig. 22, *Colein*), zwischen denen der verdickte axiale Theil der Keimscheibe zum Vorschein tritt. Im Innern enthält derselbe eine Höhle. Verfolgt man die Schnitte weiter nach vorne, so kann man sich leicht davon überzeugen, dass der in Rede stehende axiale Theil der Keimscheibe eigentlich in Form eines ausgehöhlten Wulstes nach unten vorspringt und sich bis ungefähr ins vordere Drittheil der Keimscheibe nach vorne fortsetzt. Wir wollen ihn als axiales Rohr bezeichnen. In dem nächstfolgenden Schnitte, welcher um 5 Schnitte von dem eben betrachteten absteht, hat das axiale Rohr eine beinahe dreieckige Gestalt angenommen und ist von dem Mesoentoderm viel schärfer abgesetzt. Die Verhältnisse des Mesoderms und des Entoderms weichen von den betrachteten ziemlich bedeutend ab. Das Entoderm ist hauptsächlich nur in den Randtheilen der Keimscheibe scharf vom Mesoderm gesondert. Der axiale Theil bleibt auf der Stufe des undifferenzirten Mesoentodermgewebes stehen. Im Mesoderm, welches im hinteren Theile der Keimscheibe solid ist, unterscheidet man zwei Höhlen, die in jeder Mesodermhälfte, symmetrisch zu beiden Seiten des axialen Rohres, gelegen sind. Sie sind oval und etwas grösser als die Höhle des axialen Rohres. Die oben erwähnten seitlichen Einstülpungen können ebenfalls auch hier nachgewiesen werden; sie nehmen ihren früheren Platz ein, sind aber in diesem Theile der Keimscheibe bedeutend erweitert. In keinem Schnitte konnte ich die Verbindung dieser Einstülpungen mit den mesodermalen Höhlen nachweisen und bin geneigt, wenn die mesodermalen Höhlen und die in Rede stehenden Einstülpungen denen in vorhergehenden Stadien besprochenen entsprechen sollten — worüber meiner Meinung nach kein Zweifel bestehen kann — eine Schliessung der Verbindungsöffnungen anzunehmen. Wenn wir nun zu dem weiter nach vorne geführten Schnitte übergehen (Fig. 22 B), so treffen wir hier nur unbedeutende Abweichungen von den eben besprochenen Verhältnissen; die Betrachtung dieses Schnittes kann uns jedoch zur allgemeinen Orientirung im Bau der Keimscheibe behülflich sein. Die Gestalt des Schnittes ist derjenigen der Fig. 21 A sehr ähnlich. Im

Bau des Ectoderms sind auch keine besonderen Eigenthümlichkeiten hervorzuheben. Die Untersuchung des Mesoderms lässt eine bedeutende Abnahme der seitlichen Höhlen nachweisen. Auf der rechten Seite des Mesoderms kann man schon keine Höhle mehr unterscheiden, während sie auf der linken bedeutend kleiner geworden ist; offenbar hat der Schnitt das vordere Ende der beiden Höhlen getroffen. Im vordersten Schnitte (Fig. 22 C), welcher von dem letzterwähnten um 20 Schnitte absteht und aus dem vorderen Theile der Keimscheibe entnommen ist, sind die Verhältnisse bedeutend verändert. Dieser Theil der Keimscheibe erweist sich als zweiblättrig, er ist dabei viel dünner geworden, weil er nur zwei Zellenlagen stark ist. Die obere Lage ist das Ectoderm; die Bestimmung der unteren ist nicht so leicht, da diese Zellenlage entweder Mesoderm oder Entoderm sein könnte. Die weiteren Entwicklungsstadien liefern jedoch einen sicheren Beweis dafür, dass diese untere Zellenlage das Entoderm darstellt. Der vordere Theil der Keimscheibe zeichnet sich also vor den übrigen durch einen vollständigen Mangel des Mesoderms aus; auf einer Seite des Präparats habe ich allerdings einige Zellen zwischen den beiden Blättern beobachtet, die dem Mesoderm zuzurechnen sein dürften, doch müssen dieselben als eine Ausnahme betrachtet werden, weil ich an anderen Stellen die Existenz des mittleren Keimblattes überhaupt nicht constatiren konnte. Von den Bildungen des Ectoderms soll in erster Linie eine axiale Verdickung dieses Blattes hervorgehoben werden, welche die Anlage des Nervensystems darstellt, eines Organs, welches zu den am frühesten erscheinenden Organen der Keimscheibe gehört. Obgleich dieselbe in Wirklichkeit eine ectodermale Verdickung repräsentirt, zeigt sie doch in ihrem Bau einige derartige Eigenthümlichkeiten, dass der Eindruck einer solid gewordenen Rinne entsteht. Die Anlage des Nervensystems (Fig. 22 C, *N*) ragt von dem Ectoderm nach unten ins Entoderm so tief hinein, dass sie das letzterwähnte Blatt in zwei seitliche Hälfte schneidet. Die Wände der Nervenanlage bestehen aus cylindrischen Zellen, die kleiner als die übrigen Ectodermzellen und mit ihren kernhaltigen Theilen der Peripherie der Nervenanlage zugewendet sind; in Folge dessen bekommt die Anlage ein rinnenförmiges Ansehen, obgleich ihr axialer Theil vom Zellprotoplasma erfüllt und keine Höhle darin nachzuweisen ist.

Auf das Wesentliche der obigen Beschreibung uns stützend, dürfen wir uns die Structur der eben besprochenen Keimscheibe folgendermaassen vorstellen. In der Keimscheibe sind namentlich zwei Theile zu unterscheiden: ein vorderer und ein hinterer, von denen der erste

zweiblättrig, der zweite dreiblättrig ist. Die Oberfläche der Keimscheibe ist glatt und hat von den äusseren Organen nur eine Verdickung des Ectoderms, welche die Anlage des Nervensystems darstellt. Auf der unteren Fläche ist zunächst ein vom Hinterrand der Scheibe über ungefähr  $\frac{2}{3}$  ihres Längendurchmessers verlaufendes dickwandiges Rohr zu erwähnen, zu dessen beiden Seiten zwei ebenso lange Einstülpungen liegen, welche ebenfalls ungefähr  $\frac{2}{3}$  des Längsdurchmessers einnehmen. Soweit sich nach den Querschnitten urtheilen lässt, reicht der dreiblättrige Theil der Keimscheibe ebenfalls nur über ihr vorderes Drittheil; demzufolge würde die hintere Grenze des vorderen Drittheils derselben mit der vorderen des Mesoderms zusammentreffen. Die beiden Seitenhälften des Mesoderms sind ausgehöhlt; diese Höhlen, welche seitwärts von den erwähnten Einstülpungen liegen, stehen mit diesen letzten in keinerlei Verbindung. Wir müssen also, nach dem eben Gesagten, die Keimscheibe als ein bilateral-symmetrisches Gebilde betrachten, in dessen axialem Theile zwei Organe, vorne das Nervensystem, hinten das axiale Rohr, liegen, und dessen Seitentheile die Mesodermhöhlen enthalten.

Nachdem wir uns über den Bau der Keimscheibe aus der Periode der Keimblätterbildung orientirt haben, können wir versuchen, die Bedeutung der eben beschriebenen Höhlen und des axialen Rohres zu bestimmen. Was die mesodermalen Höhlen anbelangt, so ist unsere Aufgabe nicht schwer, indem dieselben schon durch ihre Lage und noch mehr durch ihre weitere Entwicklung als echte Cölomhöhlen sich erweisen. Das Mesoderm des Pyrosomenkeimes besteht also aus zwei symmetrisch gelegenen Cölomsäcken, und die Pyrosomen sind demzufolge den echten Enterocöliern anzureihen. Etwas schwieriger ist die Sache mit dem axialen Rohr; wenn wir aber die Lagerungsverhältnisse dieses Organs ins Auge fassen, so erhalten wir darin einen Schlüssel, durch welchen unsere Aufgabe bedeutend erleichtert wird. Erstens ist es zu beachten, dass das in Rede stehende Rohr axial verläuft, zweitens, dass es zwischen den beiden Mesodermhöhlen seinen Platz hat; daraus schliessen wir, dass es sich in topographischer Beziehung genau in derselben Weise verhält, wie das Chordarohr der Chordaten. Wenn wir weiter darauf achten, dass dasselbe aus dem undifferenzirten Mesoentodermgewebe gebildet ist, so müssen wir diese Gründe als schwerwiegend genug anerkennen, um die Homologie des axialen Rohres mit dem Chordarohr der Chordaten zu erweisen; ich kann in der That kein anderes Organ im Thierreich finden, welches mit dem axialen Rohr des Pyrosomenkeimes grössere Aehnlichkeit

hätte als das Chordarohr. Wenn ich aber die Mesodermhöhlen und das axiale Rohr der Pyrosomen für Homologa der Cölomhöhlen und der Chorda der Chordaten halte, so muss ich doch darauf aufmerksam machen, dass diese Organe bei Pyrosomen in einer cänogenetisch veränderten Weise sich ausbilden. Dies kann aber nicht anders sein, wenn wir bedenken, dass der Bau des Pyrosomeneies und die davon abhängenden ersten Entwicklungserscheinungen dieser Thiere so sehr von denjenigen der Chordaten abweichen. Das Verhältniss der Pyrosomen zu den Chordaten — und zwar zu den Ascidien, mit denen sie verwandt sind — kann am besten mit denjenigen verglichen werden, welches zwischen den meroblastische Eier besitzenden Knochenfischen und den durch holoblastische Eier sich auszeichnenden Amphibien und *Amphioxus* obwaltet. Die Entwicklungsvorgänge, welche bei den holoblastischen Eiern der Chordaten (z. B. *Amphioxus*) in so klarer Form verlaufen und so einfach und klar das Verhältniss des Mesoderms zum Entoderm hervorbringen, sind in unserem Falle verwischt. In erster Linie ist bei den Pyrosomen ein Mangel des Gastrulastadiums zu notiren. Derselbe giebt den Grund für die weiteren Abweichungen in der Entwicklungsgeschichte unserer Thiere, die sich im Bildungsmodus des Entoderms resp. Mesoderms äussern. Das Entoderm bildet sich hier nicht in Form einer Einstülpung der Blastula, die hier überhaupt nicht zum Vorschein tritt, sondern differenzirt sich aus einer Zellenmasse, welche sowohl für jenes als für das Mesoderm als Anlage dient. Obgleich diese beiden Entwicklungsarten des Ento-, resp. Mesoderms auf den ersten Blick sich so wesentlich von einander zu unterscheiden scheinen, kann man doch leicht sehen, dass diese Unterschiede viel mehr die Form als das Wesen des Processes betreffen, da bei den echten Gastrulationsformen die beiden genannten Keimblätter ebenfalls aus einer gemeinschaftlichen Anlage entstehen, die man schlechthin als Entoderm zu bezeichnen pflegt und die eigentlich das Mesoentoderm darstellt. Die Unterschiede sind dabei nicht so gross, um die Homologie der Keimblätter und der mit ihnen zusammenhängenden Bildungen vollständig zu verdecken. Wir können in der Keimscheibe der Pyrosomen selbst die Ausstülpungen, resp. Einstülpungen wahrnehmen, welche mit den Cölomhöhlen sowie mit der Höhle des axialen Rohres in gewissen Beziehungen stehen und denjenigen, welche bei der Invaginationsgastrula zur Bildung der beiden Cölomsäcke und des Chordarohrs dienen, entsprechen. Sie treten freilich in einer von den letzteren abweichenden Form auf, doch werden sie in derselben Zahl

wie diejenigen angelegt und, was noch wichtiger ist, durch dieselben topographischen Lageverhältnisse charakterisirt. Wenn wir aber bedenken, dass erstens selbst bei den einfachen und socialen Ascidien (s. darüber ED. VAN BENEDEN und CH. JULIN, Recherches sur la morphologie des Tuniciers, in: Arch. de Biologie, 1886) die Entwicklung der Cölomsäcke und des Chordarrohrs im Vergleich mit *Amphioxus* bedeutende Abweichungen darbietet, zweitens, dass diese Höhlen bei den erwähnten Ascidien nur von relativ kurzer Dauer sind und nie einen Entwicklungsgrad wie bei *Amphioxus* erreichen, so müssten wir schon von vornherein erwarten, dass bei Pyrosomen, welche jedenfalls viel weiter als die übrigen Ascidien von ihrer Stammform abgelenkt sind, diese Entwicklungsprocesse in einer noch mehr modificirten Form auftreten werden.

#### 4. Entwicklung der Organe des Cyathozoids.

Im vorhergehenden Capitel haben wir gesehen, dass der Keim nach Beendigung der Furchung eine ungefähr runde Scheibe darstellt, für welche ich die von KOWALEWSKY vorgeschlagene Benennung „Keimscheibe“ beibehalten habe. Diese Keimscheibe bildet die Anlage des Cyathozoids und enthält schon in dem zuletzt betrachteten Stadium die Anlage des Nervenganglions, welche in Form einer durch Verdickung des Ectoderms entstandenen Platte — der Nervenplatte — am vordern Rande der Keimscheibe ihren Platz hat. Nach den Angaben KOWALEWSKY'S, die ich vollkommen bestätigen kann, bilden sie in dem zunächst darauf folgenden Stadium die Peribranchialröhren, welche zuerst in Form von zwei symmetrisch gelagerten sackförmigen Einstülpungen des Ectoderms zum Vorschein kommen. Eine so frühzeitige Entwicklung der Organe, welche sonst bei den übrigen Ascidien erst nach der Bildung der meisten Organe, des Nervensystems, der Chorda dorsalis, der Darmhöhle etc. erfolgt, weist auf eine starke Abkürzung der embryologischen Vorgänge bei den Pyrosomen hin. Wenn wir aber beachten, dass bei den Pyrosomen, wie es aus dem vorhergehenden Capitel hervorgeht, vor dem Auftreten der Peribranchialröhren auch die Cölomhöhlen und die Chorda bereits vorhanden sind, so wird der Unterschied zwischen diesen Tunicaten und den übrigen Ascidien nicht so bedeutend, wie es sonst auf den ersten Blick scheint. Wir haben ja in der That bei den Pyrosomenembryonen dieselben Organe, die wir im entsprechenden Stadium der Ascidienembryonen antreffen,

nur ist allerdings die Entwicklung der Darmhöhle bei den Pyrosomen bedeutend verspätet, aber das steht in vollständigem Zusammenhang mit den Eigenthümlichkeiten ihrer Furchung und Keimblätterbildung und lässt sich daraus erklären.

Die äusseren Erscheinungen an den Keimscheiben aus den Stadien, zu welchen wir nun übergehen, sind ziemlich einfach. Sie bestehen namentlich in der Ausbreitung der Keimscheibe und im Wachsthum der beiden Peribranchialröhren, welche schliesslich in Form von zwei dem Keimscheibenrand parallel verlaufenden Röhren erscheinen und vorne beiderseits zusammentreffen.

Die jüngste der in diesem Capitel in Betracht kommenden Keimscheiben ist auf Fig. 23 abgebildet. Sie zeichnet sich durch das Auftreten von taschenförmigen Anlagen der Peribranchialröhren aus. Die Keimscheibe nimmt einen kleinen Theil der Eioberfläche ein und ist von einer aus Mesodermzellen und aus Kalymmocyten bestehenden Zellenzone umgeben. An ihrem vorderen Rande trägt sie die wenig veränderte Nervenplatte; ihr hinteres Drittheil erscheint viel dunkler als das übrige und zwar deshalb, weil dieses dicker ist und aus allen drei Keimblättern besteht.

Die auf Fig. 24—24 G abgebildete Reihe von Querschnitten wurde aus einer Keimscheibe angefertigt, welche der oben besprochenen sehr nahe steht. Die Schnitte sind leider nicht überall senkrecht zur Längsaxe gefallen, und deswegen sehen einige von ihnen unsymmetrisch aus.

Die beiden vordersten Querschnitte (Fig. 24 u. 24 A) sind durch die Nervenplatte gegangen. Die letztere erscheint auch in diesem Stadium in Form einer soliden Ectodermverdickung und besteht aus polygonalen Zellen. Nach hinten zu (Fig. 24 A) nimmt sie bedeutend an Dicke ab und ist in den folgenden Schnitten nicht mehr zu entdecken. Die beiden Schnitte sind zweiblättrig und bestehen aus einer Ectoderm- und einer Entoderm-lage. Die letztere bildet die Wand der Darmhöhle, welche sich im vorderen Theile der Keimscheibe in zwei kurze Aussackungen fortsetzt (Fig. 24 *Dh*). Die Darmhöhle ist in ihrem vorderen Theile vollständig geschlossen; wenn man aber die Keimscheibe auf Schnitten von vorne nach hinten verfolgt, so erkennt man sogleich, dass die untere Wand der Darmhöhle noch bei weitem nicht überall gebildet ist, und dass gerade im mittleren Theile der Keimscheibe die Darmhöhle gegen den Dotter noch nicht abgeschlossen ist. Man trifft allerdings auf den Querschnitten verschiedene Stadien

der Ausbildung der unteren Darmhöhlenwand und überzeugt sich dabei, dass die Dotterkalymmocyten eine nicht unwesentliche Rolle dabei spielen. In dem folgenden, dem eben betrachteten sehr nahe liegenden Schnitte treten in der untern Darmhöhlenwand einige Lücken hervor, welche zum grössten Theil mit Dotterkalymmocyten vollgepfropft sind. Ich will nun etwas bei dem interessanten Verhalten der Dotterkalymmocyten bei der Bildung der unteren Darmwand verweilen und muss vor allem hervorheben, dass auf der Dotteroberfläche immer eine grosse Anzahl der Dotterkalymmocyten angesammelt ist, welche zwischen den Zellen der Darmwand oder unter der Darmwand liegen. Die grösste Zahl derselben kommt im vordern und mittlern Theil der Keimscheibe vor (Fig. 24 B, C u. D), wo die Darmhöhle gegen den Dotter noch offen bleibt. Hier kann man sie in verschiedenen Gestalten antreffen. Einige von ihnen behalten noch ihre sternförmige Gestalt, sind mit grossen protoplasmatischen Ausläufern versehen, mit welchen sie in die Dottermasse eindringen, während ihre der Darmhöhle zugewendeten Oberflächen eben erscheinen. Die anderen haben schon ihre Protoplasmafortsätze eingezogen und eine kugelförmige Gestalt angenommen; bei den dritten ist die Formveränderung noch weiter fortgeschritten, indem sie sich abplatteten und endothelartig aussehen. Manche schliessen sich den Entodermzellen so dicht an, dass sie mit den letzteren eine continuirliche Lage zu bilden scheinen.

Die Art und Weise, in welcher sich die Schliessung der Darmhöhle vollzieht, wurde von KOWALEWSKY geschildert. KOWALEWSKY ist überhaupt der einzige Forscher, welcher diesen Process genau untersucht hat; da er aber die Dotterkalymmocyten gar nicht kannte, so schreibt er die ausschliessliche Rolle bei der Schliessung der Darmhöhle dem Entoderm zu. Nach ihm soll das Entoderm, resp. die obere Wand der Darmhöhle sich nach unten biegen; indem die Ränder dieses Blattes auf der Dotteroberfläche allmählich gegen einander wachsen, treffen sie endlich in der Mitte der Oberfläche zusammen und bilden schliesslich eine continuirliche untere Wand der Darmhöhle. Man kann kaum daran zweifeln, dass das Entoderm eine bedeutende Rolle bei der Ausbildung der unteren Darmwand spielt, wenn man aber die eben besprochenen Bau- und Formverhältnisse der an die Dotteroberfläche hinauskriechenden Dotterkalymmocyten berücksichtigt, so kann man auch die Theilnahme dieser Zellen bei der Bildung der unteren Darmwand nicht in Abrede stellen. Die einfache Besichtigung der Schnitte genügt schon, um sich zu überzeugen, dass das Wachstum

der untern Darmwand nicht continuirlich vom Rande der Darmhöhle, sondern vielmehr unregelmässig vor sich geht. Eine genaue Vorstellung von demselben Process bekommt man, wenn man die Schmitte auf die Form der die Darmhöhle umgebenden Zellen näher untersucht. Betrachten wir z. B. den zweiten Schnitt aus unsrer Schnittreihe (Fig. 24 A), so bemerken wir sogleich, dass die untere Darmwand dort aus einigen isolirten Stücken von Epithelgewebe besteht, zwischen welche die verschieden gestalteten Dotterkalymmocyten eingeschaltet sind. Wenn wir die rechte Seite des Präparats ansehen, so treffen wir dort ein grosses Stück Epithelwand, welches in unmittelbarem Zusammenhange mit der oberen Darmwand steht und das Aussehen hat, als ob es durch den Umschlag der letzteren entstanden wäre. Die linke Seite des Präparats weist schon andere Bauverhältnisse auf. Die untere Begrenzung der Darmhöhle stellt noch keine Epithellage dar, sondern besteht aus verschieden gestalteten Zellen, von denen einige noch die charakteristische Form der Dotterkalymmocyten behalten haben und theilweise im Dotter stecken, während die anderen aus dem Dotter hervortreten und epithelartig angeordnet sind. Im mittlern Theile des Präparats bemerkt man wieder ein Stück epitheliales Gewebe, welches zu seinen beiden Seiten einige Dotterkalymmocyten hat. Zwischen ihm und dem oben erwähnten Stück Epithelgewebe liegt eine vollständig ausgebildete Dotterkalymmocyte (Fig. 24 A, *Dkc*), welche feine protoplasmatische Ausläufer in die Dottermasse hineinschickt. Linkerseits von dem erwähnten Epithelgewebe trifft man wieder eine Gruppe von Zellen, welche theils in den Dotter eingesunken sind, theils auf dessen Oberfläche liegen und durch ihr epithelartiges Aussehen auffallen. In der linken Ecke der Darmhöhle findet sich wieder eine Dotterkalymmocyte, welche der obern Darmwand dicht anliegt und mit pseudopodienartigen Fortsätzen versehen ist. Wir sehen daraus, dass die untere Wand der Darmhöhle hier, wo sie schon ziemlich gebildet ist, aus unregelmässig gemischten Stücken von Epithelgewebe und verschieden gestalteten Dotterkalymmocyten besteht, was gewiss nicht zu Gunsten ihrer ausschliesslichen Entstehung aus dem Entoderm spricht. Wäre die untere Darmwand in der von KOWALEWSKY angegebenen Weise entstanden, so müssten wir an ihr eine ununterbrochene Epithellage wahrnehmen, die von einer Ecke der Darmwand zur Mitte derselben hinzieht. Dies ist aber, wie wir es auf dem beschriebenen Schmitte gesehen haben, nicht der Fall. In dem darauf folgenden Schmitte (Fig. 24 B) ist die untere Darmwand noch schwächer ausgebildet. Von dem Epithelgewebe sieht man dort

so gut wie gar nichts. Anstatt des Epithels sind dort verschieden gestaltete Dotterkalymmocyten vorhanden. Eine davon, auf der rechten Seite, zeigt noch alle charakteristischen Merkmale dieser Zellenart, hat jedoch ihre Pseudopodienfortsätze eingezogen. In dem axialen Theile des Präparats treten wieder zwei solche Zellen auf, die aber abgeplattet und in die Länge gezogen sind. Links von diesen sind zwei Dotterkalymmocyten aus dem Dotter herausgekrochen und ragen in die Darmhöhle vor. Zwischen diesen und der obern Darmwand liegt wieder eine Dotterkalymmocyte, die noch ihren Charakter bewahrt hat. In den weiteren, aus dem mittlern und aus dem hintern Theile der Keimscheibe entnommenen Schnitten ist kein Epithelgewebe mehr auf der Oberfläche des Dotters zu entdecken; die Kalymmocyten kommen auch viel seltener als im vorderen Theile vor, sind aber dabei ebenfalls verschieden gestaltet.

Aus diesen Beobachtungen, die einerseits auf eine Discontinuität der in der Bildung begriffenen untern Darmwand, andererseits auf die Verwandlung der aus dem Dotter herausgekrochenen Kalymmocyten hinweisen, sehe ich mich berechtigt zu schliessen, dass am Aufbau der untern Darmwand sowohl die Entodermzellen resp. die umgeschlagene Darmwand als auch die Dotterkalymmocyten sich theiligen.

Kehren wir nun zur Betrachtung andrer in der Keimscheibe vorkommender Organe zurück. In den beiden durch die Mitte der Keimscheibe gegangenen Schnitten (Fig. 24 B und C) treffen wir zunächst die Peribranchialröhren, von denen nur die linke auf diese Schnitte fällt, während die rechte, in Folge der schiefen Richtung des Schnittes, erst im nächsten Schnitte erscheint. Die Peribranchialröhren erweisen sich auf den Schnitten als taschenförmige Ectoderm-einstülpungen und bestehen aus cylindrischen Epithelzellen, die sich durch ihre bedeutendere Grösse vor den übrigen Ectodermzellen auszeichnen.

Die Peribranchialröhren liegen gerade an der Grenze zwischen den beiden Abtheilungen der Keimscheibe, der vorderen und der hinteren, von denen die erste zwei-, die zweite dreiblättrig ist. Der linke Mesoderm Schlauch mit der in ihm eingeschlossenen linken Cölmhöhle ist schon auf dem folgenden (Fig. 24 D) Schnitte angetroffen. Die Cölmhöhle ist durch zwei epithelartige Blätter, die Somatopleura (*Som*) und die Splanchnopleura (*Spl*), begrenzt. Axialwärts stellt das Mesoderm eine solide Platte dar, welche die beiden Mesodermschläuche mit einander verbindet und als Axialband bezeichnet werden kann

(Fig. 24 D, *Axb*). Dieses Band nimmt genau die Stelle des oben schon mehrfach erwähnten Chordarohres ein. Sollte es vielleicht ein Ueberbleibsel desselben darstellen? — darüber kann ich nichts Sicheres mittheilen, jedoch die Möglichkeit einer solchen Verwandlung nicht in Abrede stellen. In dem weiter nach hinten geführten Schnitt sind die beiden Cölomsäcke angetroffen. Der rechte Mesodermschlauch ist gerade in seiner Spitze durchschnitten; deswegen erscheint seine Höhle unregelmässig gestaltet und in einige Höhlen getheilt. Verfolgt man die beiden Mesodermschläuche weiter rückwärts, so trifft man sie schon drei Schnitte weiter bedeutend verändert (Fig. 24 F). Sie sind symmetrisch angeordnet, einander vollkommen gleich und durch eine dünne Scheidewand von einander getrennt. Die letztere ist nun nichts anderes als das früher erwähnte Axialband, welches nach hinten zu an Dicke abnimmt und schliesslich (Fig. 24 G) vollkommen verschwindet. Im hintersten durch die in Rede stehende Keimscheibe geführten Schnitte sind die beiden Cölomhöhlen zusammengeflossen und stellen eine im axialen Theile der Keimscheibe liegende und von Epithel begrenzte Höhle dar.

Auf Grund der eben betrachteten Schnittserie müssen wir uns das Mesoderm in Form eines Schlauches vorstellen, dessen Höhle eine Y-förmige Gestalt angenommen hat. Die beiden Aeste dieser Figur sind in der Natur durch die beiden Cölomhöhlen, der Stiel durch die hintere Cölomabtheilung dargestellt.

Das nächstfolgende Stadium (Fig. 25), zu dessen Betrachtung wir nun übergehen, zeichnet sich äusserlich vor dem vorhergehenden nur durch die etwas längeren Peribranchialröhren aus. Wenn man aber die Keimscheibe in Schnitte zerlegt, so erweisen sich bei der Durchmusterung derselben mehrere wichtige Veränderungen im Bau der inneren Organe, die sowohl für die weitere Entwicklung wie überhaupt in morphologischer Beziehung von grosser Bedeutung sind. Von den drei auf Fig. 26, 26 A und B dargestellten Schnitten ist einer durch den axialen Theil (Fig. 26 A), die beiden andern (Fig. 26 und 26 B) durch die Randtheile der Keimscheibe geführt. Die beiden letzt-erwähnten Schnitte haben beide Peribranchialröhren getroffen, welche zwei hinten geschlossene und vorne durch weite Oeffnungen nach aussen ausmündende Röhren darstellen und in ihrem Bau sehr wenig verändert sind. Der axiale Schnitt ist durch die Anlage des Nervensystems geführt (Fig. 26 A, *N*). Dieselbe hat eine birnförmige Gestalt und ist mit dem Ectoderm verbunden; ihr vorderer Theil ist dick; nach hinten nimmt sie an Dicke ab. Sie besteht aus dicht gedrängten

polygonalen Zellen, welche nach hinten zu in viereckig gestaltete übergehen. Im vorderen Theil (*Nh*) der Nervenanlage ist auf den Längsschnitten eine kleine Höhle zu constatiren; sie tritt nämlich in diesem Stadium zum ersten Mal auf und verwandelt sich später in den Nerven canal. Ueber die Entstehung dieser Höhle kann ich nichts Genaueres mittheilen, wenn sie aber in derselben Weise wie die Nervenöhle der Ascidiozoiden entstehen soll, so muss sie in Form einer Rinne angelegt werden, welche sich später durch Zusammentreffen ihrer Ränder schliesst. Wenn diese Rinne auch so klein ist wie jene, so kann sie leicht übersehen werden.

Die wichtigsten Erscheinungen des in Rede stehenden Stadiums betreffen das Mesoderm. Die Symmetrie der beiden Mesodermschläuche ist vorübergehend und scheint von nicht langer Dauer zu sein. Aus den Schnitten kann man sich sogleich überzeugen, dass die beiden Mesodermschläuche einander nicht mehr gleich sind. Der rechte Mesoderm Schlauch (Fig. 26, 26 A, *Msr*) ist bedeutend ausgewachsen, breitet sich nach links aus und kann selbst in den axialen Schnitten angetroffen werden. Er stellt jetzt einen blind geschlossenen Sack dar, dessen Wände bloss aus einer Epithellage bestehen. Ganz anders sieht der linke Mesoderm Schlauch aus (Fig. 26 B, *Msl*). Er unterliegt in jeder Beziehung einer starken regressiven Metamorphose. Inzwischen hat er seine Höhle beinahe vollständig eingebüsst, an Grösse abgenommen und ist vom rechten Schlauch nach links gedrängt. Noch viel bedeutendere Aenderungen treten im inneren Bau dieses Mesoderm schlauches ein. Mit dem Verlust der Höhle ändert sich auch entsprechend die Form der Zellen desselben; die letzteren verlieren ihren epithelartigen Charakter und nehmen eine polygonale Form an. Der linke Mesoderm Schlauch verwandelt sich somit in einen soliden, aus polygonalen Zellen bestehenden Ballen, und diese Verwandlung stellt den ersten Schritt zu seinem vollständigen Zerfall dar, welcher in den späteren Stadien vollendet wird.

Es wurde früher erwähnt, dass die Keimscheibe von einer Zone kleiner Zellen umgeben sei. Hier ist der passende Ort, dieselbe etwas näher zu betrachten. Die Zone trifft man in jedem der drei aufgeführten Schnitte an. Sie erscheint daselbst in Form eines Zellenballens, dessen Zellen denjenigen des linken Mesoderm schlauches sehr ähnlich sehen; grösstentheils sind sie polygonal, manche jedoch abgerundet; ausser den in Ballen zusammengehäuften Zellen trifft man auch einige vereinzelte, und zwar liegen diese letzteren zwischen dem Mesoderm und der Zellenzone, haben jedoch ihre Aehnlichkeit mit den

Mesodermzellen nicht eingebüsst. Diese Aehnlichkeit sowie die Lage der erwähnten Zellen weist darauf hin, dass bei der Bildung der Zellenzone die Mesodermzellen auch einen Antheil nehmen. Damit soll nicht gesagt sein, dass die Zellenzone ausschliesslich von ihnen gebildet würde; auch den Kalymmocyten müssen wir eine bedeutende Rolle bei dieser Bildung zuschreiben.

Zur Ergänzung der hier bezüglich der Bauverhältnisse der Mesodermalschläuche mitgetheilten Thatsachen will ich noch einige Querschnitte schildern, welche von einer ziemlich gleich entwickelten Keimscheibe herrühren und auf Fig. 27—27 E abgebildet sind. Die sämtlichen Schnitte betreffen den hintern Theil der Keimscheibe, welcher zwischen dem hintern Rande dieser und den hintern Enden der Peribranchialröhren liegt, und können nur zur Erläuterung des Baues der Mesodermalschläuche und des hinteren Theiles der Darmhöhle dienen. Die beiden hintersten Schnitte (Fig. 27, 27 A) sind durch denjenigen Theil der Keimscheibe geführt, welcher hinter der Darmhöhle liegt (vergl. auch die Fig. 26—26 B); man sieht dort nur das Ectoderm und die beiden Mesodermalschläuche. Die letzteren sind unsymmetrisch entwickelt, wie es schon früher hervorgehoben wurde, doch hat der linke Mesodermalschlauch (Fig. 27, 27 A, *Msr*) seine Höhle noch nicht verloren; ein Stück derselben ist noch vorhanden und liegt dem axialen Band nahe an. Er ist aber bedeutend kleiner als der rechte geworden, da wir in dem nächstfolgendem Schnitte schon eine einzige Höhle treffen, welche den mittlern Theil des rechten darstellt. Sie ist von einer Epithelwand begrenzt und nimmt im axialen Theile der Keimscheibe ihren Platz. Von hier nach vorne zu wird der rechte Mesodermalschlauch immer enger, wie es durch Vergleichung der Fig. 27 B u. C leicht ersichtlich ist. In Fig. 27 C ist das vordere Ende des rechten Mesodermalschlaches getroffen, weil in dem nächsten Schnitte (Fig. 27 D) keine Höhle in demselben mehr zu sehen ist; der letzterwähnte Schnitt ist offenbar durch die vordere Wand des Muskelschlaches gegangen. Im axialen Theile sieht man nur einen ziemlich dicken Zellenhaufen, welcher in eine rinnenförmige Einstülpung der oberen Darmwand eingesunken ist. Der Zellenhaufen ist nichts anderes als die vordere Wand des rechten Mesodermalschlaches, während die Einstülpung (Fig. 27 D u. E) der oberen Darmwand die Anlage des Endostyls darstellt, welche schon von KOWALEWSKY ganz richtig beschrieben wurde. Im folgenden Schnitte (Fig. 27 E *Axm*) ist dieselbe tiefer, der über ihr liegende Zellenhaufen besteht aber aus einer geringen Zahl von Zellen, die den Raum zwischen dem Ectoderm

und Entoderm ausfüllen. Die letzteren gehören nicht mehr der Wand des rechten Mesodermschlauches an, sondern erweisen sich in den weiter folgenden Schnitten als selbständig und müssen als ein besonderer Theil des Mesoderms betrachtet werden, den ich als axiales Mesoderm (Fig. 27 E, *Axm*) bezeichnen will.

Fassen wir die hier erörterten Erscheinungen der Entwicklung des Mesoderms zusammen, so sehen wir, dass das ursprünglich aus zwei symmetrischen Hälften bestehende Mesoderm schliesslich in drei Theile zerfällt, welche alle ein verschiedenes Schicksal erleiden. Von den beiden primitiven Mesodermschläuchen bildet sich nur der rechte weiter aus, während sich der linke in einen Zellenballen verwandelt, welcher später in einzelne Zellen zerfällt. Der axiale Theil des Mesoderms, welcher sich später als die beiden übrigen differenzirt, tritt auch später als die letzteren als ein thätiger Theil des Embryonalleibes hervor. Eine überaus wichtige Rolle bei der Entwicklung des Cyathozoids spielt der rechte Mesodermschlauch, dessen hohe Bedeutung beim Aufbau des Embryonalleibes schon in dem Stadium sich äussert, mit dem wir die Beschreibung der Entwicklung des Cyathozoids schliessen.

Als ein Hauptmerkmal dieses Schlusstadiums, zu dessen Betrachtung wir jetzt übergehen, ist das Auswachsen der beiden Peribranchialröhren zu bezeichnen. Dieselben verlaufen vom vorderen Rande der Keimscheibe bis zum hinteren und stellen zwei blind geschlossene gekrümmte Röhren dar (Fig. 28 *Prbr*). Die Scheibe dehnt sich über die Dotterfläche bedeutend aus und nimmt eine ovale Gestalt an. Die Darmhöhle ist jetzt unter der ganzen Oberfläche der Keimscheibe ausgebreitet. Im axialen Theile hat sich das Endostyl weiter ausgebildet und ist nach hinten zu gewachsen. Es stellt eine rinnenförmige, nach vorne erweiterte Falte der oberen Darmwand dar und setzt sich nach hinten in die beiden durch den Druck der Peribranchialröhren entstandenen Falten fort (Fig. 28\*). Die Peribranchialröhren sind am stärksten in ihren hinteren, blind geschlossenen Enden erweitert: von der Mitte der Keimscheibe angefangen, nimmt ihr Lumen ab, so dass in ihren vorderen Theilen weder bei Oberflächenansichten noch an Schnitten eine Höhle mehr zu entdecken ist. Nach den früher vorhandenen äusseren Oeffnungen der Peribranchialröhren suchte ich auch vergebens, so dass ich endlich zum Schlusse kam, dass dieselben in einem Zwischenstadium obliterirt sein müssen und das weitere Wachstum dieser Röhren sich unter dem Ectoderm vollzieht. Darüber bin ich mit KOWALEWSKY nicht einverstanden, welcher die Cloacalöffnung

durch das Zusammenfließen beider Oeffnungen der Peribranchialröhren entstehen lässt. Nach dem, was ich zu beobachten im Stande war, scheint dieselbe eine selbständig entstandene Ectodermeinstülpung zu sein, in welche die beiden Peribranchialröhren später einmünden. Wann aber die Schliessung der erwähnten Oeffnungen stattfindet, kann ich leider nicht sagen, da mir das betreffende Stadium bis jetzt nicht zu Gebote stand. Das Nervensystem (*N*) ist bedeutend gewachsen, vom Ectoderm abgetrennt und hat eine cylindrische Gestalt angenommen. Bedeutende Veränderungen sind auch im Mesoderm eingetreten. Es kann allein von einem rechten Mesodermschlauch die Rede sein, weil der linke, schon im vorhergehenden Stadium stark veränderte Schlauch fast aus der Keimscheibe verschwunden ist. Der rechte Mesodermschlauch (*Pe*) ist bedeutend gewachsen und ziemlich weit nach vorne gerückt. Er liegt nun auf der rechten Seite der Keimscheibe dem rechten Peribranchialrohr dicht an und lässt einen erweiterten, blasenförmigen, vorderen Theil und einen röhrenförmigen hinteren Theil unterscheiden, welcher letzterer das rechte Peribranchialrohr eine ziemlich weite Strecke nach hinten begleitet. Diese kurze Beschreibung sowie die angezogene Abbildung genügt, um in diesem Schlauche den von KOWALEWSKY im ausgebildeten Zustand schon ganz richtig beschriebenen Pericardialsack zu erkennen. Der linke Mesodermschlauch verwandelt sich somit in den Pericardialsack; diese Verwandlung geht in ziemlich einfacher Weise vor sich: sie vollzieht sich durch Wachstum und eine unbedeutende Formveränderung des Mesodermschlauches. Damit sind aber auch einige Veränderungen im Bau der Wände des Mesodermschlauches verbunden, welche wir auf Querschnitten genauer kennen lernen werden.

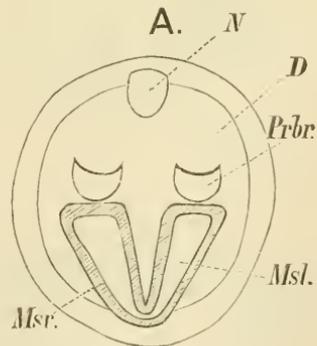
Fig. 29—29 C stellen vier Querschnitte aus der vordern Hälfte der Keimscheibe dar, welche etwa vom vordern Rande bis auf den vorderen Theil der Pericardialröhre reicht. Die Lage der Schnitte ist auf Fig. 28 angegeben, welche zu gleicher Zeit zur Orientirung über die allgemeine Organisation dienen kann. Folgen wir der Schnittserie von vorne nach hinten, so treffen wir zunächst den auf Fig. 29 abgebildeten Querschnitt durch das Gebiet des Nervensystems an. Die Nervenanlage (*N*) liegt gerade in der Mitte des Schnittes und lässt in sich eine Höhle erkennen (*Nh*), welche von einer Lage epithelartig angeordneter Zellen umgeben ist. Zu beiden Seiten des Ganglions sind zwei Zellengruppen gelagert, in denen man sogleich ihrer Lage nach die vordern Enden der Peribranchialröhren (*Prbr*) erkennt; aus ihrem Bau ersieht man, dass die vordern Partien der Peribranchial-

röhren der Höhlen entbehren und als solide Stränge erscheinen. Unter dem Ganglion liegt die ganz geschlossene Darmhöhle, an deren unterer Wand einige Dotterkalymmocyten haften. Die beiden folgenden Schnitte (Fig. 29 A u. B) treffen die Pericardialhöhle; dieselbe (*Pc*) erscheint auf den Schnitten in Form eines geräumigen, auf der rechten Seite der Keimscheibe liegenden, dünnwandigen Schlauches. Auf Fig. 29 A ist der mittlere, auf der folgenden der hintere Theil der Pericardialhöhle getroffen. Im erstern tritt eine Verdickung der splanchnischen, dem Darm anliegenden Pericardialwand hervor (Fig. 29 A, *H<sub>z</sub>*), welche die Anlage des Herzens bildet, dessen weitere Entwicklung in der folgenden Periode vor sich geht. Der hintere Theil der Pericardialhöhle, welcher sich durch sehr dünne und zellenarme Wände vom mittlern unterscheidet, ist durch den Druck des über ihm liegenden Peribranchialrohres in der Weise abgeschnürt, dass er aus zwei Abtheilungen, einer proximalen und einer distalen, zusammengesetzt zu sein scheint. Die erstere reicht bis zum axialen Theil der Keimscheibe, die zweite bleibt zur Seite des Peribranchialrohres liegen. Diese letztere setzt sich weiter nach hinten in das früher erwähnte Pericardialrohr fort; was die erstere anbetrifft, welche eigentlich den hintern Rand des Pericardialschlauches darstellt, so scheint dieselbe mit dem axialen Mesoderm in Verbindung zu stehen. In dem weiter nach hinten folgenden Schnitte (Fig. 29 C) sind nur das Pericardialrohr und das axiale Rohr getroffen; dieses letztere erscheint in Form einer der obern Darmwand aufliegenden Platte. Da dieser Schnitt in allen übrigen Beziehungen dem vorhergehenden vollkommen gleicht, so brauchen wir uns bei ihm nicht weiter aufzuhalten. Der nächstfolgende Schnitt (Fig. 29 D) ist durch den mittlern Theil der Keimscheibe geführt und kann zur Orientirung über die Topographie dieses Theils dienen. Er liegt ziemlich weit von dem eben beschriebenen ab und ist durch die Endostylregion der Darmhöhle geführt. Das Endostyl entfernt sich auch hier sehr wenig von seinem früher beschriebenem Zustande. Zu beiden Seiten des Endostyls liegen die Schnitte der beiden Peribranchialröhren, von denen die linke vom Pericardialrohr begleitet ist. Die beiden Röhren sind mit weiten Höhlen versehen. Das Pericardialrohr konnte ich in einigen nach hinten folgenden Schnitten beobachten; in der Nähe des hinteren Endes hört dasselbe auf. Der hinterste Schnitt (Fig. 29 E) ist durch diese beiden hinteren Aussackungen der Darmhöhle gegangen (Fig. 29 *Ds*) und lässt zwischen dem Ecto- und Entoderm einige Zellen und Zellengruppen erkennen, welche theils die

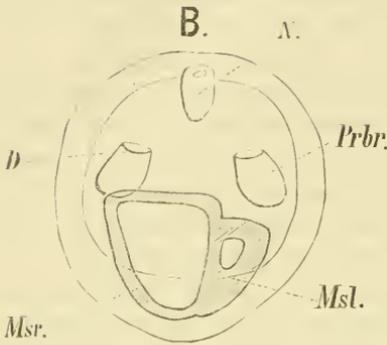
hintern Wände der Peribranchialröhren, theils freie Mesodermzellen darstellen.

In dem zuletzt beschriebenen Stadium erreicht die Keimscheibe die Entwicklungsstufe, in welcher sie ein zur Proliferation reifes Cyathozoid darstellt. Damit will ich die Beschreibung der ersten Entwicklungsperiode der Pyrosomen schliessen. Die Vorgänge, welche in diesem letzten Capitel geschildert wurden und welche die Entwicklung der Organe betreffen, sind so complicirt, dass ich es für angemessen halte, hier eine kurze Uebersicht derselben nach Stadien, welche durch gewisse Entwicklungszustände der Organe charakterisirt werden können, zu geben. Zur leichtern Orientirung gebe ich dazu einige nach den Schnitten zusammengestellte schematische Abbildungen der Keimscheiben; ich könnte zu demselben Zwecke die Abbildungen der Oberflächenansichten der Keimscheiben benutzen, doch sind dieselben für die Darlegung der verwickelten Bau- und Entwicklungsverhältnisse des Mesoderms nicht zu gebrauchen, weil das Mesoderm, in Folge seiner tieferen Lagerung im Innern der Keimscheibe, von aussen nicht sichtbar ist. Vorne habe ich drei Entwicklungsstadien notirt und die dieselben betreffenden Querschnitte beschrieben; hier will ich die Entwicklungszustände der Organe in diesen Stadien kurz andeuten.

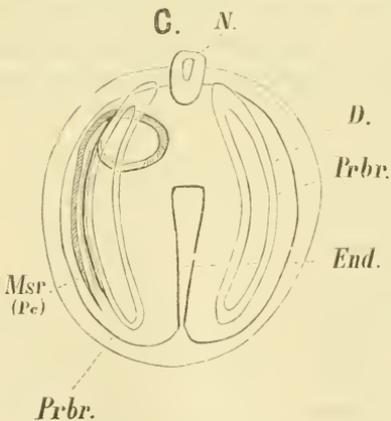
Stadium A. Das Nervensystem (*N*) tritt in Form einer vom Ectoderm gebildeten Nervenplatte auf; die beiden Peribranchialröhren (*Prbr*) erscheinen als zwei taschenförmige Einstülpungen des Ectoderms zu beiden Seiten der Längsaxe der Keimscheibe. Das Mesoderm (*Msr*, *Msl*) stellt einen Y-förmigen Sack dar, dessen Aeste den symmetrisch gestalteten und gleich entwickelten Cölomhöhlen entsprechen, während der kurze Stiel die gemeinschaftliche hintere Höhle repräsentirt. (Die Schnittserie Fig. 24.)



Stadium B. Das Nervensystem (*N*) ist wenig verändert. Die beiden Peribranchialröhren (*Prbr*) sind ausgewachsen und nach vorne gerückt. Die Mesodermschläuche (*Msr*, *Msl*), die ebenfalls etwas nach vorne und hinten ausgewachsen sind, verlieren ihre Symmetrie dadurch, dass der rechte Sack in die Breite wächst, der linke seine Höhle verliert. Auf der Darmhöhle bildet sich das Endostyl aus. (Die dazu gehörigen Schnittserien sind auf Fig. 26 und 27 abgebildet.)



Stadium C. Das Nervensystem (*N*) hat eine cylindrische Gestalt angenommen. Die Peribranchialschläuche (*Prbr*), welche sich inzwischen vom Ectoderm abgetrennt haben und nach vorne und hinten bedeutend ausgewachsen sind, laufen an den Keimscheibenrändern entlang und stellen zwei völlig geschlossene Röhren dar. Der linke Mesoderm Schlauch ist in Zellen zerfallen, der rechte (*Msr*, *Pc*) nach vorne bedeutend ausgewachsen und in die Pericardialhöhle verwandelt. Das Endostyl ist nach hinten gewachsen.



Zum Schluss will ich die hier dargestellten Ergebnisse meiner Untersuchung in folgenden Sätzen zur bessern Uebersicht zusammenstellen.

1. Das Ei der Pyrosomen ist meroblastisch.
2. Vor der Befruchtung treten aus dem Follikel epithel einige Zellen aus, welche als Kalymmocyten bezeichnet werden können.
3. Die Kalymmocyten dringen während der Furchung zwischen die Blastomeren ein und betheiligen sich, während sie dort eine starke

Veränderung ihres Protoplasmas und ihrer Kerne erleiden, am Aufbau des Embryonalleibes.

4. Die Differenzirung der Keimblätter beginnt mit der Theilung des gefurchten Keimes in zwei Schichten, eine obere und eine untere. Die erste stellt das Ectoderm, die zweite das Mesoentoderm dar. Das letztere enthält schon vor der weiteren Differenzirung drei Höhlenreihen, welche die Anlagen der Cölomhöhlen und der Chordahöhle darstellen.

5. Das Entoderm und das Mesoderm sind als Producte der weiteren Differenzirung des Mesoentoderms zu betrachten.

6. Das Ectoderm giebt dem Nervenganglion und den beiden Peribranchialröhren den Ursprung, von denen das erste als Ectodermverdickung, die beiden andern als Ectodermeinstülpungen auftreten. Die Peribranchialröhren trennen sich im Laufe der Entwicklung vom Ectoderm, wachsen nach vorne wie nach hinten aus und treten erst später mit der selbständig gebildeten Cloacalöffnung in Verbindung.

7. Von den beiden, bei ihrem Erscheinen gleich entwickelten Mesodermschläuchen entwickelt sich nur der rechte weiter fort und verwandelt sich in den Pericardialsack. Der linke Mesodermschlauch zerfällt, nachdem er seine Höhle verloren hat, in einzelne Zellen, welche theils vereinzelt bleiben, theils wahrscheinlich am Aufbau der die Keimscheibe umgebenden Zellenzone sich betheiligen.

### Erklärung der Abbildungen.

Taf. XXVI—XXVIII.

<i>Ez</i> Eizelle.	<i>Chf</i> Chromatinfäden.
<i>H</i> Anlage des Hodens.	<i>Chs</i> Chromatinschleifen.
<i>Fk</i> Follikel.	<i>Cs</i> Centrosoma.
<i>Kb</i> Keimbläschen.	<i>Fchk</i> Furchungskern.
<i>Kf</i> Keimfleck.	<i>F</i> Segmentationsfurche.
<i>Ov</i> Oviduct.	<i>Dke, De</i> Dotterkalymmoeyten.
<i>K</i> Keim.	<i>V</i> vorderer, <i>H</i> hinterer Theil der Keimscheibe.
<i>Nh</i> Nahrungsdotter.	<i>Ec</i> Ectoderm.
<i>Fc</i> Follikelzellen.	<i>Mscd</i> Mesoentoderm.
<i>Ov (pr), Ov (Rs), Ov (ds)</i> Theile des Oviducts.	<i>Chlein</i> Chordaeinstülpung.
<i>Sp</i> Spermatozoen.	<i>Colein</i> Cölomeinstülpung.
<i>N</i> Nervenplatte.	<i>Chh</i> Chordahöhle.
<i>Ch</i> Chorda.	<i>Ch</i> Cölomhöhle.
<i>Dh</i> Darmhöhle.	<i>En</i> Entoderm.
<i>Prbr</i> Peribranchialrohr.	<i>Ms</i> Mesoderm.
<i>Som</i> Somatopleura.	<i>Msl</i> linker Mesodermschlauch.
<i>Spl</i> Splanchnopleura.	<i>Msr</i> rechter Mesodermschlauch.
<i>Axb</i> Axialband des Mesoderms.	<i>Axm</i> axiales Mesoderm.
<i>Dsch</i> Deckschicht.	<i>Zz</i> Zellenzone.
<i>Kc</i> Kalymmoeyten.	

Fig. 1—1 D. Schnitte durch das in der Bildung des Oviducts be-  
griffene Ei.

Fig. 2. Längsschnitt durch das im Stadium der Dotterbildung sich  
befindende Ei.

Fig. 3. Ein ausgebreitetes Stück der Follikelwand mit dem daran  
haftenden Keime und Oviduct.

Fig. 4. Längsschnitt durch den vorderen Theil des Eies zur Zeit der  
Eliminirung des Keimflecks.

Fig. 5. Querschnitt durch das Keimbläschen nach der Eliminirung des  
Keimflecks.

- Fig. 6, 6 A. Zwei Schnitte durch das Keimläschen zur Zeit der Bildung der Chromatinschleifen.
- Fig. 7. Ein ausgebreitetes Stück der Follikelwand zur Zeit der Bildung der Kalymmocyten.
- Fig. 8, 8 A und 8 B. Längsschnitte durch den Oviduct und durch die Follikelwand eines in der Bildung der Kalymmocyten begriffenen Eies.
- Fig. 9, 9 A, 9 B. Längsschnitte durch ein etwas älteres Ei als auf Fig. 8.
- Fig. 10, 10 A. Zwei Schnitte durch den Keim vor dem Beginn der Furchung.
- Fig. 11, 11 A und 11 B. Schnitte durch ein in Zweitheilung begriffenes Ei.
- Fig. 12, 12 A. Querschnitte durch das Ei im Stadium der Dreitheilung.
- Fig. 13. Schnitt durch den Keim im Stadium der Achtheilung.
- Fig. 14. Schnitt durch den aus mehreren Blastomeren bestehenden Keim.
- Fig. 15, 16, 17, 18. Schnitte durch die in verschiedenen Stadien der Furchung sich befindenden Keime.
- Fig. 19. Verschiedene Verwandlungsstadien der Kalymmocyten.
- Fig. 20. Längsschnitt durch den Keim aus dem Schlusstadium der Furchung.
- Fig. 21, 21 A und 21 B. Längsschnitte durch die Keimscheibe aus dem Stadium der ersten Differenzirung der Keimblätter.
- Fig. 22—22 C. Querschnitte durch die Keimscheibe aus dem Stadium der Bildung des Mesoderms und des Entoderms.
- Fig. 23, 25, 28. Drei Keimscheiben in der Periode der Entwicklung der Organe.
- Fig. 24—24 G. Querschnitte durch die auf Fig. 23 abgebildete Keimscheibe.
- Fig. 26—26 B. Längsschnitte durch die auf Fig. 25 abgebildete Keimscheibe.
- Fig. 27—27 E. Querschnitte aus demselben Stadium wie Fig. 26.
- Fig. 29—29 E. Querschnitte durch die Keimscheibe aus dem Stadium Fig. 28.

# Observations upon the Development of the Teleostean Brain, with especial reference to that of *Clupea harengus*.

By

**Ernest W. L. Holt.**

(From the St. Andrews Marine Laboratory, Scotland.)

With Plates XXIX—XXXI and 4 Woodcuts.

---

## Preliminary.

The observations recorded in the present paper concern the developmental changes manifest in the brain of the Herring at each of the four following stages; — viz.

- I. Newly-hatched or early larval stage, total length about  $\frac{7}{24}$  inch.
- II. Early post-larval stage: approximate size = that of I.
- III.  $\frac{1}{2}$  inch stage.
- IV.  $\frac{3}{4}$  inch stage.
- V. The development of the pineal region; this is treated separately, and a fifth stage is introduced, viz. that of  $1\frac{1}{2}$  inch long.

## Methods.

My specimens were hardened in corrosive sublimate and glacial acetic acid (2 parts to 1) or in picro-sulphuric acid (KLEINENBERG'S solution). Others were placed at once in alcohol of 90  $\%$ .

Of these methods I prefer the second, which appeared to give better results than the first. The alcohol method is simple, but,

though frequently satisfactory, is not to be depended upon, as it has, of course, a tendency to shrink the tissues.

Of staining reagents, GRENACHER'S alcoholic solution of Borax-Carmine was found to give the best results, especially after picrosulphuric acid: the Naples solution was also useful. Various other stains were employed, but were less satisfactory.

The objects, after dehydration, were treated with oil of bergamot before turpentine, and were imbedded in hard paraffin. The sections were cut with a Cambridge Scientific Instrument Company's rocking microtome.

My observations, although made chiefly upon the Herring, extend also to the brains of the Sprat, and Viviparous Blenny, whilst I have enriched my paper by frequent references to McINTOSH and PRINCE'S work upon the Wolf-fish and other forms. With reference to one point, viz. the homology of the lamina terminalis, I have also made and examined sections of larval and adult amphibians (*Rana*, *Bufo* and *Lissotriton*).

### I. Newly-hatched or early larval stage.

Plate XXIX, figures 1—7. Woodcut-figs. 1 and 2.

At this stage, owing to the general conformation of the head, a strong flexure is observable in the brain; it affects the fore-brain, and the front part of the mid-brain. Its extent may be judged from the fact that in a series of transverse sections of a larva one day old, the first part of the brain to appear in section is the pineal body (fig. 1 *pn.*), whilst a little farther back (fig. 2), the cerebrum (*ce.*), thalamencephalon (*t. o.*), 3<sup>rd</sup> ventricle (*v. 3.*), and mid-brain (*m. b.*), appear in a single section.

The disposition of the brain at this stage is as follows. The short cerebral lobes project downwards and forwards, and above their posterior ends are seen the tips of the optic thalami, the space between these being overhung by the pineal body. The anterior part of the mid-brain is also somewhat bent downwards.

The third ventricle (fig. 2 *v. 3.*) is very large, extending forwards between the cerebral lobes (*ce.*) and outwards between these structures and the optic thalami (*t. o.*) so as to separate them laterally except for a narrow cellular margin. It also extends ventrally into a fold of the floor of the forebrain just in front of the optic commissure. A recess of the third ventricle (figs. 3 and 4 *r. v. 3.*) is thus formed

in a position exactly similar to that occupied by the structure, alluded to by ORR (Notes on the development of some Amphibians, Q. J. Mic. Sci., vol. XXIX, 1889, p. 310) in the embryo of *Amblystoma* as the optic groove; the latter, however, appears to be comparatively shallow. In the Herring the walls of this fold or recess consist of vesicular matter, and its lumen undergoes rapid transverse extension; further back, bands of fibres pass down from the optic thalami to the lateral walls, reducing the width of its lumen, and restricting the vesicular area to the central region. The white matter disappears, and the recess (fig. 4 *r. v. 3.*) passes back beneath the point of decussation of the optic nerves (*II*, fig. 4), and ends blindly as an ill-defined band of deeply staining cells. RABL-RÜCKHARD (7, pp. 125, 126) describes a similar structure in *Salmo*, in which form, however, the recess does not appear at any time to extend as far back as in the Herring. He concludes: „Die dünne ihn abschliessende Lamelle kann man nur der Lamina terminalis homologisiren“. Comparison with the brain of the larval and adult amphibian (Frog and Toad) certainly supports the view that the thin cellular floor of the recess is identical with the postero-ventral wall of the bilobed eminence which forms the lamina terminalis in the adult frog; but RABL-RÜCKHARD's theory, if I have not misinterpreted him, that it represents the whole lamina, appears somewhat improbable. The homologue of the thickened anterior portion of that structure must, I think, be looked for, in Teleosteans, in that part of the cerebrum (fig. 3 *ce.*) which lies between the recess (*r. v. 3.*) and the anterior commissure (*c. a.*).

The thin-walled part of the recess (fig. 4 *r. v. 3.*) seems to have its origin as a part of the cerebral floor which (like the pallium) fails to become converted into true brain tissue, whilst the growth of the adjacent parts, viz. the anterior commissure in front and the optic thalami and optic commissure behind, tends to thrust it out in the form of a fold. The cranial flexure is probably also to some extent instrumental in bringing about this condition, as we shall see later that with the diminution of the flexure, the fold becomes less strongly marked.

The cerebrum (figs. 2 and 5 *ce.*) consists for the most part of vesicular matter. Ventro-laterally it bears patches of white matter, divided anteriorly into dorsal and ventral limbs, by the intervention of irregular strands of cells.

The nasal sacs (fig. 2 and 5 *ol.*) are closely apposed to this region of the cerebrum, and from the ventral patch of white matter the short

and stout olfactory nerves (*I*, fig. 5) pass to the bases of the first-named (*ol.*).

Dorsally the cerebrum is cleft by a deep fissure, which partially divides it into two lobes; posteriorly it is shallower, and a narrow tract of fibres, the anterior commissure (*e. a.*), passes beneath it to connect the white matter of the opposite lobes: the roof of the cerebrum is very thin, consisting of a single layer of small cells (pallium of RABL-RÜCKHARD); it passes behind into the thicker roof of the thalamencephalon.

The optic thalami are considerable tracts of mingled fibrous and vesicular matter (figs. 1, 2, 3 and 5 *t. o.*) lying on either side of the third ventricle (*v. 3.*). They are not sharply defined from the cerebrum in front (*ce.*) or the mid-brain (*m. b.*) behind in their basal region (fig. 3), but their dorsal ends project as rounded and wholly vesicular apical prominences (figs. 1 and 2 *t. o.*) on either side of the pineal body (*pn.*), clear of either structure. A narrow tract connects the white matter of each thalamus with that of the cerebral lobe in front of it (fig. 3).

In the very early larval forms the lateral optic ventricles do not appear in the fore part of the mid-brain; the cerebral mass is cleft by a T-shaped fissure (fig. 3), its roof consisting of a thin cellular layer. The horizontal limb persists in later stages, separating the lateral elements of the tectum lobi optici. It becomes constricted behind, whilst from the centre of the vertical limb diverticula (fig. 3 *v. o.*), extend outwards into the cerebral mass, representing the first traces of the lateral optic ventricles.

The white matter of the tectum is seen laterally.

The angles formed by the lateral optic ventricles with the lower part of the cerebral fissure (fig. 5 *t. s.*) represent the tori semicirculares. On either side of these there appears a ridge (seen at a later stage in fig. 8 *f. g.*), which, passing back, extends inwards to unite with its fellow of the other side as the valvula or Fornix of GOTTSCHÉ, thus roofing over a part of the ventricle as the aqueduct of SYLVIIUS (fig. 6 *aq.*).

The optic ventricle extends back laterally to the extremity of the optic lobes (fig. 6 *v. o.*). The thin hinder walls of the latter are seen passing forwards (fig. 6), into the dorsal limb of the valvula, the ventral limb of which passes up as a thick fold, the cerebellum (*cb.*) tapering rapidly into the thin roof of the fourth ventricle, a condition which is shown at a later stage in fig. 10 (*f. g.* and *cb.*).

The pineal body and the fibrous tract roofing over the hind part of the third ventricle are treated at length on page 494.

The white matter, which forms on each side a dorso-lateral stratum of the tectum lobi optici, is connected by a narrow tract with that of the optic thalamus.

The roots of the solid optic nerves<sup>1)</sup> can at this stage be traced up through the external region of the thalami to the fore part of the tectum. The connection can be more easily followed in the later stages. Below the optic lobes the lateral white matter of the cerebral mass is seen to encroach on the vesicular area surrounding the median fissure or third ventricle, and in succeeding sections (cf. fig. 6), a well-marked transverse commissure (*c.d.*) crosses this and shuts off part of the ventricle as the lumen of the infundibulum (*in.*). The flexure of the brain at this stage brings this structure into the same section as the aqueduct of SYLVIVS (*aq.*) and cerebellum (*cb.*), though the latter are properly posterior to it.

I propose to term it the dividing commissure (commissura dividens), as it may be said, at its anterior extremity, to mark the ventral boundary of the fore- and mid-brains. As far as I know, it has not been noticed in other forms, but it is as well marked in the larval Sprat.

From its external border fibres extend downwards through the scattered vesicular matter of the posterior portions of the thalami into the great ventral commissure of the infundibulum<sup>2)</sup>, which lies (figs. 7 and 9 *c.i.*) immediately behind the optic commissure. A similar ventral commissure is described by Mc INTOSH and PRINCE in *Anarrhichas* (6, p. 910, pl. XXIV, fig. 6 *f.a.*).

A band of white matter also runs back along the dorsal part of the infundibulum, and disappears anteriorly to the pituitary body. With this exception the posterior wall of the infundibulum is wholly vesicular.

1) The optic nerves are solid in all the stages of the Herring which I have examined. In this they resemble those of the Goby ( $\frac{1}{2}\frac{1}{4}$  inch long) and differ from those of the young of *Anarrhichas*, *Labrus*, *Trigla* (cf. Mc INTOSH and PRINCE, 6, p. 909) and *Zoarces*.

2) This commissure appears to occupy the same position as the structure, which ORR terms the anterior band in the embryo of *Amblystoma* (op. cit., p. 311). The same observer remarks (p. 321) that his anterior band is identical in position with a „Commissur der basalen Vorderhirnbündel“ which, according to Dr. LUDWIG EDINGER (Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns), appears in all classes of Vertebrates.

The dividing commissure, after shutting off the lumen of the infundibulum, may be traced for some distance back along the ventral surface of the cerebral mass (*crura cerebri*); it decreases in size, and is removed from the immediate neighbourhood of the cerebral fissure by the interpolation of a central pillar of vesicular matter. At the point where the commissure is finally lost sight of (fig. 7), the central vesicular matter has assumed the form of a well-defined and restricted dice-box shaped patch of cells (fig. 7 *d. b.*). These cells, which stain with great intensity, are closely packed. The structure to which they give rise has on either side of it, separated by a narrow fibrous interval, a semilunar vesicular patch (*a. s.*), from the upper horn of which a line of cells can be traced (cf. left hand of fig. 7) to the posterior region of the lateral optic ventricle (*v. o.*), in which region it forms a dorsal boundary of the white matter of the mid-brain. A very slight fissure, which may be detected above this line of cells (fig. 7 *fs.*), I believe to be due to artificial causes.

Similar dice-box and semilunar areas are well-marked in the larval Sprat. Though differing slightly in contour and position, they appear to be homologous with the cellular differentiations in the peduncular region of the brain of the larval *Anarrhichas*, described and figured by Mc INTOSH and PRINCE (6, p. 911, pl. XXIII, fig. 6).

These areas give place posteriorly to a simple median band of vesicular cells, which descends from the cerebral fissure to the ventral edge, and stands out boldly from the white matter, which on either side of it forms the ventral third of the cerebral mass. No white matter is observable in the valvula and cerebellum at this stage.

At a point opposite the anterior end of the otocysts (woodcut-fig. 1) the white matter of the ventral portion of the cerebral mass (*medulla oblongata*) encroaches, on the median vesicular band, and divides it by a very narrow commissure (*c.*).

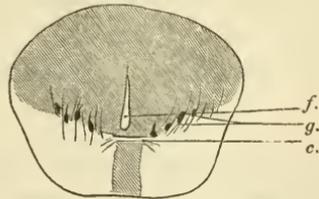


Fig. 1. Transverse section of brain of herring 1 day old, just behind infundibulum. *c.* commissure, *f.* cerebral fissure, *g.* ganglionic cells.

Strands of fibres pass at all points upwards into the vesicular matter, along the ventral edge of which appear large ganglionic cells (*g.*). Towards the hinder end of the medulla the arrangement of the tissues becomes simpler, and a broad

ventral commissure entirely replaces the median vesicular band which exists in front of it.

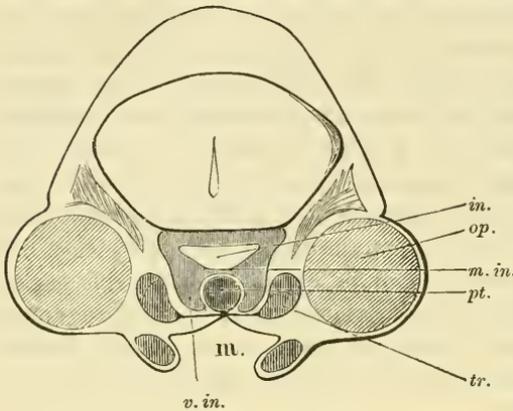


Fig. 2. Vertical transverse section, somewhat diagrammatic, taken through region of pituitary space of 1 day old herring. *in.* cavity of infundibulum, *m. in.* membranous wall separating above from pituitary body, *m.* mouth cavity, *op.* hinder wall of eye, *pt.* pituitary body, *tr.* mesoblastic mass representing future trabecular cartilage (cornu trabeculae), *v. in.* ventral wall of infundibular cavity.

hind the pituitary there lies the tapering extremity of the notochord.

The pituitary body (woodcut - fig. 2 *pt.*) is a roundish mass of deeply staining nucleated cells, closely applied ventrally to the membranous roof of the mouth (*m.*) in the region of the pituitary space.

Anteriorly and laterally it is embraced by the thick ventral wall of the infundibulum (*v. in.*).

This breaks down above the pituitary body, where by the latter becomes separated from the infundibular cavity (*in.*), only by a very delicate membrane, containing small scattered cells (*m. in.*).

Immediately be-

## II. Early post-larval stage.

Plate XXIX, figs. 8, 8a, 8b and 9. Plate XXX, fig. 10.

A change is now noticed in the position of the cerebrum. As in Elasmobranchs „an apparent rectification of the cranial axis“ (BALFOUR, 1, p. 398) has taken place, by the upward rotation of the cerebrum on its posterior end. It now lies more or less parallel to the long axis of the body. This change is doubtless due to the rapid development of the trabecular and oral cartilages, and consequent forward displacement of the mouth. The same cause seems to have determined the withdrawal of the recess of the third ventricle from its position beneath the optic commissure, for it is now seen in front of the same (cf. figs. 4 and 9 *r. v. 3., c. op.*).

The cerebrum tapers anteriorly and has a somewhat pyriform

outline at this stage. It is furrowed by the wall of the third ventricle for the posterior half of its length. No structural change is observable in its roof (figs. 9 and 10 *pa.*), which resembles that of *Anarrhichas* (cf. 6, p. 910, pl. XXIV, fig. 5 *fbr.*).

The anterior commissure (figs. 9 and 10 *ca.*) is situated further forward and is broader than in the earlier stage. The third ventricle (*v. 3.*) passes for a considerable distance in front of the commissure referred to, and the cerebrum appears in transverse section as a vesicular mass with dorso-lateral patches of white matter: from the latter the olfactory nerves pass forwards and outwards to the nasal sacs, now removed to some little distance from the cerebrum, and disposed partly in front of it.

In section the tips of the optic thalami appear as before, above the hinder ends of the cerebral lobes. The fibrous bridge over the third ventricle is now more fully marked, as is its posterior extremity, the posterior commissure (fig. 8 *b c.p.*). The tips of the tectum lobi optici (figs. 8 and 9 *t.l.o.*) are seen above the foregoing, and the optic thalami (*t.o.*) are rather broader than formerly.

The tori semicirculares (fig. 8 *t.s.*) appear as well-marked eminences on either side of the fissure of the mid-brain, posterior to the opening of the third ventricle. The optic lobes are seen in a more advanced condition. The lateral optic ventricles (fig. 8 *b v.o.*) extend outwards and downwards, in posterior sections (fig. 8) almost severing the tectum (*t.l.o.*) from the cerebral mass.

A few cells appear along the dorso-lateral white matter of the tectum and a deeply staining tract of cells (fig. 8 and 10 *t.c.*) connects the thick lateral elements of the tecta, arising from the dorsal surface near their inner margins (see fig. 8).

A noticeable feature at this stage is the great increase in the size of the mid-brain. The sides of the valvula (fig. 8 *f.g.*) again appear as ridges, external to the tori (*t.s.*), which unite further back. The posterior ends of the lateral optic ventricles are broader, and extend more inwards than in the earlier stage.

The thick cerebellar fold (fig. 10 *cb.*) very soon, by the reduction of its central region, takes on the appearance of bilaterally symmetrical elements united by a fine band of cells. It passes (figs. 9 and 10) into the thin roof of the fourth ventricle (*t.v. 4.*).

The dividing commissure is not as well-marked as in earlier stages. The infundibulum has undergone a certain amount of vertical flattening, the lateral expansions representing the future lobi inferiores.

Immediately behind these the 3<sup>rd</sup> or oculomotor nerves pass out from the centre of the crura cerebri. The relations of the infundibulum to the pituitary body (fig. 9 *pt.*) remain unchanged. The former extends back as a thin-walled sac (*in.*) some way above the notochord; its walls are here somewhat plicated, a condition which appears to become much more marked in *Anarrhichas* (cf. 6, p. 915, pl. XXIII, fig. 4).

### III. $\frac{1}{2}$ inch stage.

Plate XXX, fig. 17. Plate XXXI, fig. 20. Woodcut-fig. 3.

Since the last stage the cerebrum has undergone a further upward rotation, and the olfactory lobes are now seen as bulbous masses projecting from its front end. From the anterior ventral edge of each lobe the olfactory nerve passes outwards to the nasal mucous membrane. Each olfactory lobe consists, histologically, of fibrous matter, with a few scattered deeply staining cells, and a narrow peripheral margin (a condition very similar to that met with in the next stage and shown in figure 15). It is constricted at its point of origin from the cerebrum, as in later stages (cf. fig. 18 *l. ol.*), but its height is as yet insignificant.

Changes have occurred in the pineal region. The anterior ends of the lateral optic ventricles (fig. 20 *v. o.*) are seen divided by a pale median septum (*s.*), resting ventrally on the fibrous tract (of which the lateral extremities are seen at *t. f.*) bridging over the third ventricle. The septum breaks down before the posterior end of the tract is reached. It is treated at greater length in the next stage.

Fibres from the roots of the optic nerves can be easily traced up into the fore part of the optic lobes. The thin cellular roof of the optic ventricle (fig. 20 *t. c.*) shows a marked downward folding in the middle line. The ventral commissure of the infundibulum is unchanged.

White matter enters more largely into the composition of the infundibulum than formerly. After the splitting off of the latter, a broad belt of white matter, taking the place of the posterior region of the dividing commissure, forms the ventral part of the cerebral mass (crura), and becomes connected on either side with the white matter of the tectum lobi optici.

The lumen of the infundibulum becomes trifid, as in *Anarrhichas* (cf. 6, p. 915) having an inverted T-shape in transverse section. Its

sides are greatly expanded and the lobi inferiores are somewhat constricted off from the rest. A band of white matter passes back into the infundibulum (cf. the next stage fig. 16) internal to each lobus (*l.i.*).

Since the last stage the valvula has grown forward so that its anterior end appears in transverse section before its lateral connection with the cerebral mass (cf. fig. 8 *f.g.*) is visible. The cerebellum is stout, and is now internally fibrous. The fourth ventricle (fig. 17 *v.4.*) is deeper than before, with steep sides.

Striking changes are now observed in the tissue of the cerebral mass. The 3<sup>rd</sup> or oculomotor nerves are more conspicuous than formerly. They spring from the centre of the floor of the crura, and pass (cf. *III*, fig. 16) outwards between that structure and the infundibulum, their course lying in the grooves (probably caused by their presence) behind the bases of the lobi inferiores (*l.i.*). Fibres may be traced upwards from their roots into two longitudinally disposed bands (cf. fig. 16a *f.l.*), which pass back, one on each side of the middle line, and are not lost sight of till near the end of the medulla oblongata.

Groups of very large ganglionic cells and scattered vesicular matter appear amongst the ventral white matter of the cerebral mass. These, towards the commencement of the fourth ventricle (fig. 17 *v.4.*), become differentiated into well-marked, very complex areas (*a.g.*) of mixed ganglionic, vesicular and fibrous matter, lying externally to the longitudinal fibrous bands (*f.l.*).

The two areas become connected by the very fine transverse commissure, noticed in the last stage (cf. woodcut-fig. 1 *c.*), which divides the longitudinal bands into dorsal and ventral elements (of which the former shortly disappears) and bridges over the median strand of vesicular matter. At the point where the large auditory nerves are seen passing (fig. 17 *VIII*) from the upper lateral region of the medulla oblongata, downwards between it and the inner wall of the auditory capsule to the acoustic maculae, the central transverse commissure is succeeded by two fibrous bands, which cross each other obliquely without intermingling (fig. 17 *c.cr.*). They form the centre of a sort of St. Andrews' cross of fibres, the dorsal limbs of the cross passing to the nerve roots, whilst the fibres of the ventral limbs ramify among the complex ganglionic areas (*a.g.*).

Thus the auditory apparatus of each side is enervated, at least in part, by the brain tissue of the opposite side. The cerebellum,

noticed very shortly above, has undergone considerable increase since the last stage: instead of terminating in the dorsal region a little behind the optic lobes (cf. fig. 10 *cb.*) it is elongated, and much thicker in the posterior region, which is bent at an obtuse angle to the anterior part (see woodcut-fig. 3). The posterior extremity is bent upwards somewhat sharply, and passes into the thin roof of the fourth ventricle (*t.v.4.*) which is thrown into folds by the backward extension of the cerebellum. The vesicular matter of the latter is divided into

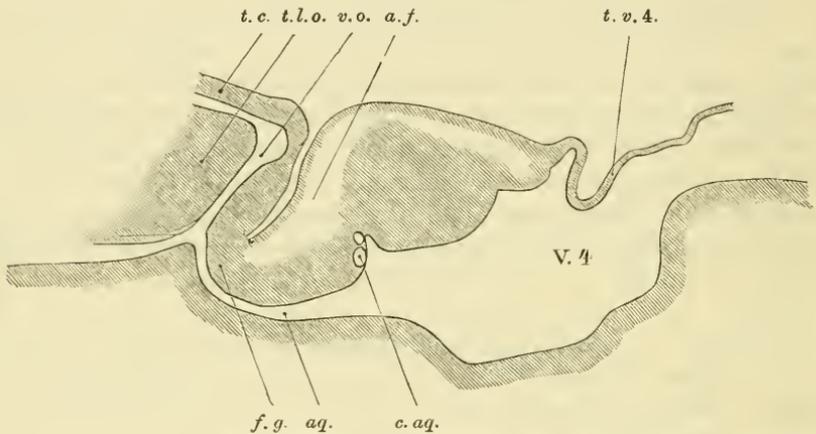


Fig. 3. Vertical longitudinal section of cerebellum of  $\frac{1}{2}$  inch herring. Z. D, Oc. 2 cam. luc. *a.f.* fibrous area of cerebellum, *aq.* aqueduct of SYLVIUS, *c.aq.* commissure of ditto, *f.g.* valvula, *t.c.* roof of optic ventricle, *t.l.o.* tectum lobi optici, *t.v.4.* roof of 4th ventricle, *v.o.* optic ventricle, *v.4.* 4th ventricle.

a thin dorsal and a thicker ventral stratum by the intervention of a considerable fibrous area (*a.f.*).

In the anterior half of the structure a fibrous band (*c.aq.*), as in *Anarrhichas* (cf. 6, p. 915) crosses over the aqueduct of SYLVIUS (*aq.*) to the lateral regions of the cerebral mass. It is immediately succeeded by a smaller band, where lateral extremities are fused with those of the first named.

#### IV. $\frac{3}{4}$ inch stage.

Plate XXX, figs. 12, 13, 14, 15, 16 and 16 a. Woodcut-fig. 4.

The olfactory lobes (fig. 15 *l.ol.*) are more elongated than in the last stage, and the constriction at their point of origin is better marked

a transverse commissure (*c. ol.*) unites their bases. The olfactory nerves turn outwards.

Just behind the pineal body a septum (figs. 12, 13 and 14 *s.*), noticed at the last stage, separates the vesicular tips of the optic ventricles (figs. 12 and 13 *v. o.*). It appears to be formed by an inturning of their thin roofs, and internally by fibrous matter passing upwards and forwards from the dorsal part of the fibrous tract over the third ventricle (*t. f.*) to the roof of the optic ventricle. A few large cells appear in its fibrous portion (cf. fig. 12). Ventrally it rests on the fibrous tract (fig. 12 *t. f.*); passing back it becomes thinner, and soon loses its connection with the same, persisting for awhile (figs. 13 and 14) as a cellular leaf-like appendage (*s.*) of the thin roof of the optic ventricle, with a few internal longitudinal fibres. A similar septum, the „central process“ of those observers, is described by Mc INTOSH and PRINCE in *Anarrhichas* (cf. 6, p. 913, pl. XXIII, fig. 5).

The solid optic nerves are at this stage very thick and longer than before, owing to the outward displacement of the eyes. Fibres may be now very easily traced from their roots into the optic lobes.

Fibres (fig. 16 *fi.*) are also seen passing upwards from the cerebral mass across the optic ventricles (*v. o.*) to the tectum lobi optici (*t. l. o.*).

Mc INTOSH and PRINCE noticed (6, p. 908) the flattening of the brain in the Herring of  $\frac{1}{12}$  inch. This is intensified with age, and is now very strongly marked, the brain being also much elongated.

A new feature is presented in the appearance of large ganglionic cells in the tori semicirculares (fig. 16 *t. s.*) about the region of the splitting off of the infundibulum (*in.*). Here the vesicular matter of the cerebral mass is for the most part confined to the dorsal surface, i. e. the floor of the optic ventricle (*v. o.*) and its central depression, the cerebral fissure.

White matter forms a very conspicuous dorsal stratum in the tectum lobi optici (*t. l. o.*), extending to the extreme lateral angle, but falling short of the internal edges of the thick lateral elements of the tectum. Deeply staining cells occur along the dorsal surface of the white stratum, forming a meagre superficial layer, and are sparsely distributed deeper in its substance (cf. 16), in such a manner as to suggest the differentiation of two future cellular layers. Beyond these I can see no signs of the numerous layers found by STIEDA (9, p. 40, Taf. 2, fig. 29 a) in *Perca*. The ganglionic cells of the tori persist back below the valvula (fig. 16 a *f. g.*) on either side of the aqueduct of SYLVIUS (*aq.*).

The lobi inferiores (figs. 16 and 16 a *l.i.*) are well-marked, with peripheral vesicular and internal fibrous matter. The oculomotor nerves (*III*, fig. 16) and longitudinal fibrous bands of the medulla are unchanged. The latter, in the anterior part of their course, present the appearance of circular pale areas (fig. 16 a *f.l.*) amongst the vesicular tissue on either side of the aqueduct of SYLVIVS (*aq.*). From the point of origin of the auditory nerves, unchanged since the last stage (cf. fig. 17), the ganglionic areas (*a.g.*) persist back on either side of the fibrous bands to the hinder end of the medulla.

Where the cerebellum passes into the roof of the fourth ventricle, the brain case appears square in section. The narrow aqueduct of SYLVIVS (fig. 16 a *aq.*) opens posteriorly into the fourth ventricle (as in earlier and later stages, cf. woodcut-fig. 3 and fig. 18), which appears in transverse section as a deep dorsal fissure of the medulla (woodcut-fig. 4 *v.4.*), the lateral elements of which, forming the side

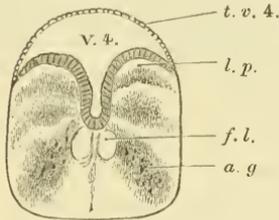


Fig. 4. Vertical transverse section of Medulla oblongata of  $\frac{3}{4}$  inch herring. Somewhat diagrammatic. *a.g.* ganglionic area, *f.l.* longitudinal fibrous bands, *l.p.* lobus posterior, *t.v.4.* roof of fourth ventricle, *v.4.* fourth ventricle.

walls of the ventricle, are raised up into conspicuous rounded mounds, the lobi posteriores (*l.p.*); the latter are connected by the thin cellular roof of the ventricle (*t.v.4.*), arising from their dorso-lateral regions. As in the next stage the lobi (cf. fig. 18 *l.p.*) do not extend far back. The lateral elements of the medulla (walls of the fourth ventricle) soon approach each other dorsally, so as to shut off the lower part of the brain cavity as the central canal. The walls recede again a little further back, leaving once more an undivided cavity in transverse section (as in woodcut 4), but the whole cavity gradually narrows, whilst the thin cellular roof of the ventricle (*t.v.4.*) is gradually drawn in closer, and, opposite

the last trace of the auditory capsule, the walls are again dorsally approximated, and the fourth ventricle finally disappears. The central canal is continued back into the spinal cord.

Behind the lobi posteriores, just after the first shutting off of the central canal, a small nerve (*Cr. IX*) springs from the dorso-lateral region of the medulla, and runs backwards between that structure and the brain case. Towards the hinder end of the otocystic region, the chondrocranium is pierced on either side of the parachordal portion, by a single elongated foramen, which affords exit along a narrow and

partially constricted anterior groove to the above nerve, whilst its wider posterior portion receives a much stouter nerve, the vagus (*Cr. X*) which passes down from the dorso-lateral region of the medulla immediately above it. Both nerves pass outwards under the auditory capsule.

The cerebellum may, for convenience, be divided into an anterior and a posterior portion, the boundary being at the commissural bands noticed in the last stage (cf. woodcut-fig. 3 *c. ag.*). The anterior region shows no marked change: the bands, however, lie somewhat closer together, and, with the growth of the whole organ, have been carried a short distance back, with the result that their lateral extremities come to be forwardly directed. As the general contour of the organ undergoes little or no alteration between this and the next stage it is convenient to refer to the figure of the latter (fig. 18) as illustrating the present condition. It will be seen, by comparing woodcut-fig. 3 with fig. 18, that the dorsal angle of the cerebellum above the commissural bands (*c. ag.*) has been pushed forward from its earlier position by the increase in bulk of the posterior region, whilst a secondary fold has been formed between the angle referred to and the hind wall of the optic ventricle. Another result of this increase is the bending down of the posterior on the anterior region, causing a deep vertical fold of the cerebellar floor just behind the commissural bands (fig. 18 *c. ag.*), a condition faintly indicated in the earlier stage (cf. woodcut-fig. 3). Three fine transverse bands of fibres appear amongst the vesicular tissue lining the front wall of this fold, the most posterior (and dorsal) of which occupies its apex (fig. 18 *c. c.*).

The only noteworthy change arrived at in the  $1\frac{1}{2}$  inch stage is the fusion of the two anterior and earliest bands, which now form a single fairly stout commissure (fig. 18 *c. ag.*).

## V. The development of the pineal region.

(Infra-pineal Recess, Superior Commissure, Pineal Gland and associated parts.)

Plate XXIX, figs. 1 and 8 a. Plate XXX, figs. 10, 11, 12, 13 and 14.  
Plate XXXI, figs. 18—22.

In the  $\frac{1}{2}$  inch herring the large pineal body (fig. 20 *pn.*), to be discussed hereafter, is bent forwards over the roof of the thalamen-

cephalon, which is seen (*t. th.*) as a single layer of columnar cells passing forwards from the front wall of the pineal stalk (infra-pineal process). Where the roof of the thalamencephalon passes into that of the cerebrum, the cells rapidly diminish in size, the latter structure (*pa.*) consisting of a single layer of very small roundish cells.

Below the broadest part of the pineal body a slight downward fold (*f.*) is noticed in the thalamencephalic roof.

Transverse sections show a very narrow commissure joining the white matter of the tips of the optic thalami at the origin of the roof from the pineal stalk. The same commissure (fig. 11 *s. c.*) is also revealed by horizontal sections in the early post-larval stage, and a few fibres are seen to pass up from it into the pineal body (fig. 11 *pn.*). This is evidently the homologue of the commissure recognised by BALFOUR and PARKER in *Lepidosteus* (3, p. 379) and by BALFOUR (2, pp. 355—356) in *Scyllium* as representing the grey or middle commissure of higher vertebrates.

It has also been recognised by Mc INTOSH and PRINCE in *Anarrhichas* (6, p. 909). In the young Ammocoete SHIPLEY (8, p. 357) noticed what is evidently the same commissure, and adopted for it the name of superior commissure, given by OSBORN to a similar structure described by him in some Amphibians. The former observer suggests that it is similar in topographical relationships to the commissure of the pineal stalk in the mammalian brain. However this may be, the term is convenient.

The fold of the thalamencephalic roof previously noticed appears to be the first trace of the shutting off of the Recessus infrapinealis of HOFFMANN (5, p. 102), who has given a very clear account of its development in the *Salmonidae*. In the herring it would appear to be much later in appearing. It is evidently homologous, as suggested by Mc INTOSH and PRINCE in *Anarrhichas*, with the great vesicle in the roof of the thalamencephalon in *Lepidosteus* (cf. BALFOUR and PARKER, 3, p. 376), the development of which appears to commence in a similar manner (cf. 3, p. 379).

In view of RABL-RÜCKHARD'S (7, p. 127) researches the fold must also be regarded as the homologue of that, which in Elasmobranchs acquires a vascular (choroidal) plexus, and becomes the tela choroidea of the thalamencephalic roof. For convenience of definition I would propose to term it, in Teleosteans at least, the Velum infra-pineale.

However, while BALFOUR (1, p. 399) shows that in *Scyllium* the

first traces of the fold (velum) and the pineal evagination arise simultaneously, the former immediately in front of the latter, HOFFMANN shows that in *Salmo* the velum arises after the pineal body has passed through its earliest stage, and at some little distance in front of it. The same may be said of the Herring, only that the velum arises considerably later than in *Salmo*.

BALFOUR remarks (1, p. 400) that the roof of the thalamencephalon becomes „very much shortened up by the approximation of the cerebral rudiment to the mid-brain“, and it may be assumed, I think, that this shortening brings about the formation of the fold, or velum. Thus the latter is, in Elasmobranchs, in the first instance due to the upward rotation of the cerebrum, and this is equally the case in Teleosteans.

In later stages in the Herring (cf.  $\frac{3}{4}$  inch stage) the two limbs of the fold (velum) are seen to be closely apposed to each other, the whole projecting downwards and somewhat backwards as a keel-shaped structure.

As in the young *Lepidosteus*, the recess extends laterally over the tips of the optic thalami (fig. 20), but its roof never acquires more than a single layer of cells. The velum never extends back to the same extent as in *Salmo* (cf. HOFFMANN, 5, Taf. IV, Fig. 16) or even *Anarrhichas* (cf. Mc INTOSH and PRINCE, 6, pl. XXIV, fig. 2). The recess is well seen in a vertical longitudinal section (figs. 18 and 19 *r. i. p.*) of a  $1\frac{1}{2}$  inch Herring. The superior commissure is very well marked, lying (fig. 19 *s. c.*) at the point of origin of the roof from the pineal stalk.

SHIPLEY's discovery of the superior commissure just in front of the pineal body in the Ammocoete would appear to negative BALFOUR and PARKER's (3, p. 377) suggestion of a possible homology between the thalamic vesicle in *Lepidosteus*, and the so-called pineal body of *Petromyzon*. The commissure, when both structures are present, seems to lie invariably behind the recess (or vesicle) as in *Lepidosteus*, whereas, in *Petromyzon*, it lies in front of what SHIPLEY considers to be the pineal body; nor does the development of that structure, as described by the latter observer, show any reason for supposing that he has misinterpreted it.

I have examined the infrapineal recess (figs. 21 and 22 *r. i. p.*) in several larval and post-larval stages of *Zoarces viviparus*. The condition is similar to that of the Herring (cf. fig. 19 *r. i. p.*), but the velum (*f.*) is deeper and does not extend backwards at all, although

it may do so in earlier stages. In a post-larval form (fig. 22) it extends slightly forwards. This is perhaps due to the greater upward rotation of the cerebrum, and the absence of that flattening so noticeable in the Herring's brain. The superior commissure of the blenny (figs. 21 and 22 *c. s.*) is remarkable, in being distinctly double from the earliest stage at which I have studied it. At first the two fasciculi are equal in calibre, but with age the dorsal outgrows the ventral one (cf. figs. 21 and 22). In the post-larval stage the apex of the velum (fig. 22 *f.*) is thickened, and lodges a fine transverse commissural band (*co.*).

In the Herring of  $\frac{3}{4}$  inch, a continuous fibrous tract (fig. 12 *t. f.*) runs back in the middle line between the pineal stalk and the posterior commissure, forming a fibrous bridge over the third ventricle; it is thickened immediately behind the pineal stalk (fig. 12), where it supports the median septum (*s.*) of the optic ventricle; further back (fig. 13) it thins out, thickening again as the transverse posterior commissure (fig. 14 *c. p.*). The tract is seen to be formed by fibres passing upwards from the optic thalami (figs. 12 and 13 *t. o.*), and then forwards along the middle line towards the pineal stalk. A layer of cells underlies the tract, and cells at intervals intervene throughout its substance. It has a double nature throughout, which is more easily made out at a later stage, viz  $1\frac{1}{2}$  inch (fig. 19 *t. f.*).

This tract, which I propose to term the Labium invaginatum of the optic ventricle, is in reality a backwardly directed fold of the brain-roof, continuous anteriorly with the hind wall of the pineal stalk, and posteriorly with the tectum lobi optici, and thus bears to those structures the same relationships as the valvula does to the latter and to the cerebellum (cf. fig. 18 *t. f.* and *f. g.*). The posterior commissure (fig. 19 *c. p.*) marks the apex of the fold. The great backward extension, thinness, and close adherence of the limbs of the fold must be regarded as the result of the excessive flattening of the brain in this form. In the post-larval blenny, where no such flattening exists, the fold (fig. 22 *t. f.*) is much shorter, and its limbs are much less closely applied and thicker. RABL-RÜCKHARD'S figures (7, Taf. VII, figs. 17—19) make the double nature of the fold in *Salmo* very apparent.

The pineal body in the early larval stage is a roundish knob-like structure projecting forwards from a constricted stalk. It is solid at this stage (fig. 1 *pn.*), consisting of a single outer layer of small roundish cells, and an inner fibrous area, interspersed with small cells.

In the early post-larval stage the body is still solid, but con-

siderably flattened, and pointed anteriorly, having thus a leaf-like contour in vertical longitudinal section (fig. 10 *pn.*). As previously noticed (p. 492) it receives a few fibres from the superior commissure (fig. 11 *c. s.*), and numerous fibres (fig. 10 *fi.*) pass from the optic thalami to the hind wall of its stalk by way of the labium invaginatum, (fibrous tract over the third ventricle).

At the  $\frac{1}{2}$  inch stage, the pineal body (fig. 20 *pn.*) has grown greatly and assumed a sac-like form by the development of a wide lumen. The wall consists of two or three layers of small roundish cells with large nuclei, and are much crenated. Preparations give the appearance of fibres crossing the lumen, but this is probably due to the presence of a coagulable fluid, as in the pineal eye of *Petromyzon* (cf. BEARD, 4, p. 62, fig. 9).

There is at this stage a fairly well marked constriction of the lumen of the pineal body into proximal and distal vesicles (fig. 20 *pn.*).

At the  $1\frac{1}{2}$  inch stage the body is still larger. Very little coagulable fluid is present. The walls are thicker, and consist of an outer layer of small roundish cells, a middle fibrous, and an internal epithelial layer of small cells, the outlines of which are difficult to determine. Externally the walls are comparatively smoother. Internally, the epithelial layer is thrown into innumerable folds or crenations (cf. fig. 19) by the varying thickness of the middle layer, which is thickest dorsally, giving the pineal wall in that region an internally convex appearance in vertical longitudinal section. The cartilage of the tegmen cranii (*t. cr.* of figs.) completely overhangs the pineal body at this stage. The walls of the pineal stalk are wholly vesicular except for a delicate bridge of longitudinally disposed fibres (fig. 19 *fi.*) passing up along the posterior wall from the fibrous tract (labium), and thus from the optic thalami.

The constriction of the pineal lumen, to which I have alluded above, is still present, but is comparatively inconspicuous, owing to the crenation of the lining membrane (cf. fig. 19). BEARD, speaking of *Ammocoetes* and *Petromyzon*, remarks (4, p. 58) that „very early in development the pineal body is divided into two vesicles, a dorsal one, the parietal eye, and a more ventrally situated one, which never possesses black pigment, and never presents any resemblance to an eye“. The last part of BEARD's remark applies well enough, in the stages which I have studied, to the whole pineal body of the Herring. There is never any approach to an eye-like structure, and I do not think that the distal part of the body in the Herring has the same

morphological significance as the dorsal vesicle (or parietal eye) in *Petromyzon*. There is certainly some resemblance between the two structures, but I think that this is, so to speak, accidental, and that, in the Herring, the constriction is to be regarded merely as an exaggeration of that folding of the pineal walls which occurs in other Teleosteans, as shown by RABL-RÜCKHARD in *Salmo* (7, Taf. VII, figs. 17—19).

I have shown (p. 492) that in the early post-larval Herring the pineal body, as yet solid, receives fibres from the optic thalami (fig. 11 *t. o.*) by way of the superior commissure (*c. s.*) and also (fig. 10 *f.*) by way of the labium. In the  $1\frac{1}{2}$  inch stage fibres (fig. 19 *f.*) still pass from the optic thalami to the hinder pineal wall by way of the labium (*t. f.*), and this is equally the case in the post-larval blenny (fig. 22 *f.*). These facts derive some interest from the following words of BEARD on the parietal eye (4, p. 68): „I still hold to the view that the organ has been developed in connection with the paired eyes. For this conclusion the two sorts of end elements, rods and cones, described by me in *Petromyzon*, are of importance; as is also the fact that fibres have been traced from the optici thalami to the epiphysis.“

My researches were undertaken with a view of ultimately working at Clupeoid anatomy in the Normal School of Science and Royal School of Mines, South Kensington, at the suggestion of my teacher, Professor HOWES. My best thanks are due to Professors Mc INTOSH and HOWES for criticism and advice, to Professor Mc INTOSH for the use of the St. Andrew's Marine Laboratory and of the University library, while to Professor HOWES, and to his demonstrator, Mr. M. F. WOODWARD, my acknowledgements are due for their kindness in procuring me books and references.

## VI. Explanation of the Plates.

### Plate XXIX, Figs. 1 to 9.

- Fig. 1. Vertical transverse section of anterior extremity of head of 1 day old herring. ZEISS A, Oc. 4. Cam. Luc.  $\times 2$ .
- Fig. 2. A similar section taken somewhat behind fig. 1. Z. A, Oc. 4. Cam Luc.  $\times 2$ .
- Fig. 3. A similar section taken further back: showing traces of lateral optic ventricles (*v.o.*). Recess of third ventricle in front of infundibulum (*r.v.3.*) and last trace of anterior commissure (*c.a.*). Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 4. A similar section taken through optic commissure of newly hatched herring, showing recess of third ventricle below optic commissure.
- Fig. 5. A similar section of 1 day old herring taken shortly behind the region of fig. 2: showing olfactory nerve (*I*), passing to olfactory sac (*ol.*). Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 6. A similar section taken just in front of optic commissure, showing cerebellum (*cb.*), and dividing commissure (*c.d.*), shutting off lumen of infundibulum (*in.*) from third ventricle. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 7. A similar section taken behind fig. 6, showing ventral commissure of infundibulum (*c.i.*), and dice-box (*d.b.*) and semilunar areas (*s.a.*) of mid-brain. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 8. Vertical transverse section through mid-brain of early post-larval herring, showing tori semicirculares (*t.s.*), and tips of valvula (*f.g.*). Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 8a. A similar section taken through optic thalami and pineal body of early post-larval herring. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 8b. A similar section taken somewhat behind fig. 8a. Z. D, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 9. Vertical longitudinal section of brain of early post-larval herring. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.

## Plate XXX, Figs. 10—17.

- Fig. 10. Section similar to 9, but somewhat oblique: showing anterior commissure (*c. a.*) and pineal body (*pn.*). Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 11. Oblique horizontal section of the same, showing superior commissure (*c. s.*) passing from optic thalami (*t. o.*). Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 12. Vertical transverse section taken through anterior part of optic ventricle of  $\frac{3}{4}$  inch herring, showing septum (*s.*) and labium invaginatum or fibrous tract (*t. f.*) bridging over third ventricle.
- Figs. 13 and 14. Sections behind 12: showing disappearance of septum.
- Fig. 15. A similar section through bases of olfactory lobes of  $\frac{3}{4}$  inch herring, showing commissure (*c. ol.*) uniting them. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 16. A similar section taken through mid-brain and infundibulum, showing passage of fibres (*fi.*) from cerebral mass to tectum. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 16 a. A similar section taken further back, showing valvula (*f. g.*) and pituitary body (*pt.*). BECK  $\frac{1}{2}$  inch. Cam. Luc.
- Fig. 17. A similar section through mid-brain of  $\frac{1}{2}$  inch herring, showing fourth ventricle (*v. 4.*) and cruciform commissure (*c. cr.*) of auditory region. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc.

## Plate XXXI, Figs. 18—22.

- Fig. 18. Vertical longitudinal section of brain of  $1\frac{1}{2}$  inch herring, showing olfactory lobes (*l. ol.*) and commissural bands of cerebellum (*c. aq.* and *c. c.*). BECK  $\frac{1}{4}$  inch. HARTNACK Prism.
- Fig. 19. Pineal region of last. Z. A, Oc. 4. Cam. Luc. showing labium invaginatum (*t. f.*), infrapineal recess (*r. i. p.*), velum infrapineale (*f.*) and superior commissure (*c. s.*).
- Fig. 20. A similar section of  $\frac{1}{2}$  inch herring, rather lateral, showing commencement of velum infrapineale (*f.*). Z. D, Oc. 4. Cam. Luc.
- Fig. 21. A similar section of larval *Zoarces viviparus*, about  $1\frac{1}{2}$  inch: showing double nature of superior commissure (*c. s.*).
- Fig. 22. A similar section across the brain of an early post-larval *Zoarces viviparus*.

## Reference Letters.

- a.g.* Ganglionic area of medulla oblongata.  
*aq.* Aqueduct of SYLVIVS.  
*a.s.* Semicircular vesicular area.  
*a.a.* Anterior commissure.  
*c.aq.* Commissural band over aqueduct of SYLVIVS.  
*cb.* Cerebellum.  
*c.c.* Posterior commissural band of cerebellum.  
*ç.cr.* Cruciform commissure of medulla in region of optic nerves.  
*c.d.* Dividing commissure.  
*ce.* Cerebrum.  
*c.f.* Coagulable fluid.  
*c.i.* Ventral commissure of infundibulum.  
*co.* Commissural band in ventral edge of velum.  
*o.l.* Commissure at base of olfactory lobes.  
*c.op.* Optic commissure.  
*c.p.* Posterior commissure.  
*c.s.* Superior commissure.  
*d.b.* Dice-box shaped vesicular area.  
*f.* Velum infrapineale: fold of thalamencephalic roof.  
*f.g.* Fornix of GOTTSCHÉ, or valvula.  
*fi.* Fibres.  
*fs.* Fissure.  
*in.* Lumen of infundibulum.  
*l.i.* Lobus inferior.  
*l.ol.* Olfactory lobe.  
*l.p.* Lobus posterior.  
*m.b.* Mid-brain.  
*ol.* Olfactory sac.  
*pa.* Pallium, or roof of cerebrum.  
*pn.* Pineal body.  
*pt.* Pituitary body.  
*r.i.p.* Recessus infrapinealis.  
*r.v.3.* Recess of the third ventricle.  
*s.* Septum in anterior region of optic ventricle.  
*t.c.* Thin cellular median part of roof of optic ventricle.  
*t.cr.* Tegmen cranii.  
*t.f.* Labium invaginatum, or fibrous tract over the third ventricle behind the pineal body.  
*t.l.o.* Tectum lobi optici.  
*t.o.* Optic thalamus.  
*t.s.* Torus semicircularis.  
*t.th.* Roof of thalamencephalon.  
*t.v.4.* Roof of fourth ventricle.  
*v.o.* Optic ventricle.  
*v.3.* Third ventricle.  
*v.4.* Fourth ventricle.
-

### VII. List of Memoirs referred to.

1. BALFOUR, F. M., Development of Elasmobranch fishes. Works of F. M. BALFOUR, London 1885.
2. BALFOUR, F. M., Comparative Embryology, vol. 2, London 1885.
3. BALFOUR, F. M., and PARKER, W. K., Structure and development of *Lepidosteus*. Phil. Trans., 1882, pt. 2, p. 360—442.
4. BEARD, J., Parietal eye of Cyclostome fishes. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 29, N. S. 1889, p. 55—73.
5. HOFFMANN, C. K., Zur Ontogenie der Knochenfische. Arch. f. Mik. Anat., vol. 23, 1884, p. 45—108.
6. Mc INTOSH, W. C., and PRINCE, E. E., Development and life histories of the Teleostean food and other fishes. Trans. R. S. Edinburgh, vol. 35, 1890, part 3 (no. 19), p. 665—946.
7. RABL-RÜCKHARD, Dr., Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische. Arch. f. Anat. u. Phys.: Anat. 1882, p. 111—138.
8. SHIPLEY, A. E., Points in the development of *Petromyzon fluviatilis*. Quart. Journ. Micr. Sc., vol. 27, N. S. 1887, p. 325—370.
9. STIEDA, L., Studien über das centrale Nervensystem der Knochenfische. Zeitschr. f. wiss. Zool., vol. 18, 1868, p. 1—67.

## Sur les Otocystes des Nuculida.

Par le Dr. PAUL PELSENER,  
Professeur à l'Ecole normale de Gand.

### I.

Dans tous les Mollusques jusqu'ici étudiés les otocystes constituent, à l'état adulte, des cavités sans communication avec l'extérieur. En effet :

1. L'existence d'un canal continuant ventralement la cavité otocystique a été constatée chez certains Céphalopodes (*Sepia*, *Octopus*) par KÖLLIKER<sup>1)</sup>, OWSJANNIKOW et KOWALEWSKY<sup>2)</sup>, et BOLL<sup>3)</sup>; mais ce canal ne possède pas d'orifice extérieur. L'embryogénie a montré, en effet, que les vesicules auditives, formées par invagination de l'ectoderme, se ferment et perdent leur communication avec le dehors, pendant le développement (voir BOBRETZKY<sup>4)</sup>, RAY LANKESTER<sup>5)</sup> et GRENACHER<sup>6)</sup>), ce dernier ayant démontré que le „canal de KÖLLIKER“ est le reste de la communication primitive de l'otocyste avec l'extérieur).

1) KÖLLIKER, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, p. 105 et 164.

2) OWSJANNIKOW et KOWALEWSKY, *Ueber das Centralnervensystem und das Gehörorgan der Cephalopoden*, *Mém. Acad. Pétersbourg*, (sér. 7) t. 11, no. 3, p. 20 et 31.

3) BOLL, *Beiträge zur vergleichenden Histologie des Molluskentypus*, *Arch. f. mikr. Anat.*, Bd. 4, Suppl. p. 83.

4) BOBRETZKY, *Observations sur le développement des Céphalopodes* (en russe), *Bull. Soc. Imp. Amis Sci. Nat. Anthrop. et Ethnogr. Moscou*, t. 24, pl. V, fig. 52.

5) RAY LANKESTER, *Summary of zoological observations made at Naples in the winter of 1871—72*, *Ann. Mag. Nat. Hist.* (ser. 4), t. 11, p. 81.

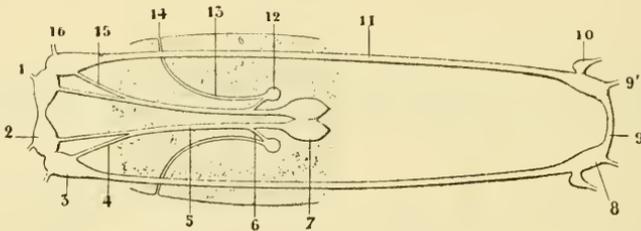
6) GRENACHER, *Zur Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, *Zeitschr. f. wiss. Zool.*, Bd. 24, p. 437.

2. D'autre part, LEYDIG<sup>1)</sup>, LACAZE-DUTHIERS<sup>2)</sup> et autres, ont décrit, chez certains Gastropodes adultes, un canal continuant antérieurement la cavité de l'otocyste, dans l'intérieur du nerf otocystique; mais, contrairement à ce qu'avait indiqué SCHMIDT<sup>3)</sup>, ce canal ne communique pas d'avantage avec le dehors. Et il a été constaté chez tous les Gastropodes proprement dits (incl. Pteropoda), que l'invagination ectodermique qui donne naissance à l'otocyste, se ferme d'assez bonne heure.

3. Il en est de même chez les Lamellibranches ou Pélécy-podes, où la formation de l'otocyste par la fermeture d'une cavité d'invagination a été observée par HATSCHKEK<sup>4)</sup> et ZIEGLER<sup>5)</sup>. Et aucun adulte de ce groupe n'a montré de trace d'un canal otocystique, même sans communication avec l'extérieur.

## II.

Une disposition unique parmi les Lamellibranches, et même parmi les Mollusques adultes, s'observe dans l'otocyste des Nuculidæ (*Nucula*, *Leda*, *Yoldia*).



Système nerveux central et otocystes de *Nucula*, vus dorsalement; la partie teintée représente une portion du pied.

1. nerf des palpes, 2. ganglion cérébral, 3. ganglion pleural, 4. connectif pleuro-pédieux, 5. connectif pédieux, 6. nerf otocystique, 7. ganglion pédieux, 8. ganglion viscéral, 9. commissure des ganglions viscéraux, 9. nerf palléal postérieur, 10. osphradium ou organe olfactif de SPENGLER, renflement ganglionnaire situé à l'origine du nerf branchial, 11. commissure viscérale, 12. otocyste, 13. canal otocystique, 14. orifice du canal otocystique, 15. connectif cérébro-pédieux, 16. nerf palléal antérieur.

1) LEYDIG, Ueber das Gehörorgan der Gasteropoden, Arch. f. mikr. Anat., Bd. 7, p. 217.

2) LACAZE-DUTHIERS, Otocystes ou capsules auditives des Mollusques, Arch. d. Zool. Expér. (sér. 1), t. 1, p. 138 etc.

3) A. SCHMIDT, Ueber das Gehörorgan der Mollusken, Zeitschr. f. ges. Naturwiss., Bd. 8, 1856, p. 403 (*Physa fontinalis*).

4) HATSCHKEK, Ueber Entwicklungsgeschichte von *Teredo*, Arb. Zool. Inst. Wien, t. 3, p. 15.

5) ZIEGLER, Die Entwicklung von *Cyclas cornea* LAM., Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, p. 548.

Si l'on examine la suite des sections transversales sériées, faites sur ces animaux, on constate que :

1. L'otocyste reçoit un nerf qui sort du connectif pédieux (6, dans la figure ci-avant), avant que ce dernier atteigne le ganglion pédieux; l'innervation cérébrale de l'otocyste des Lamellibranches, observée seulement chez *Anodonta*<sup>1)</sup> et *Pecten*<sup>2)</sup>, paraît donc générale, comme chez les autres Mollusques.

2. La cavité de l'otocyste est continuée en avant par un canal (13, dans la figure ci-avant), d'abord parallèle au connectif pédieux (5), puis dirigé vers la surface du pied, où il débouche antérieurement, dans la partie supérieure, par un orifice difficile à voir quand on ne cherche pas à l'endroit précis où l'on sait qu'il se trouve.

3. L'otocyste ne renferme ni otolithe ni otoconies; sa cavité est remplie de petits corps très irréguliers et semi-opaques, offrant l'aspect du contenu sableux du rectum. Ces petits corps sont en effet, simplement, des grains de sable provenant du dehors, introduits par le canal otocystique, et nullement des otolithes ou otoconies qui sont toujours de forme régulière et d'une parfaite transparence.

L'aspect de ce contenu est tellement caractéristique, que von JHERING, qui l'a observé chez *Nucula*<sup>3)</sup>, le décrit comme formé de nombreuses otoconies „de forme irrégulière“.

Quant à l'otolithe vu par le même auteur chez *Leda*<sup>4)</sup>, c'est certainement un corps un peu plus gros provenant aussi du dehors, car les *Leda* que j'ai examinés, avaient les otocystes vides ou remplis de corps étrangers, mais non d'otolithes; au surplus, les otocystes ouverts sont toujours dépourvus de ces derniers (exemple: Crustacés Décapodes), dont le rôle est alors joué par les corps étrangers susdits.

Les spécimens étudiés des genres *Nucula*, *Leda* et *Yoldia* avaient atteint leur complet développement, maturité sexuelle et taille adulte.

On peut donc dire que: les Lamellibranches de la famille des Nuculidæ possèdent, à tous les âges, des otocystes communiquant librement avec le dehors, et qu'ils sont même les seuls Mollusques connus présentant cette disposition.

C'est là assurément un caractère archaïque, qui confirme l'opinion que j'ai émise plusieurs fois sur ces animaux (Nuculidæ), que je con-

1) SIMROTH, Ueber die Sinneswerkzeuge unserer einheimischen Weichtiere, Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 26, p. 27, pl. XVII, fig. 56.

2) VON JHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken, p. 54, pl. VI, fig. 25.

3) VON JHERING, Die Gehörwerkzeuge der Mollusken, p. 24.

4) *ibid.* p. 24.

sidère comme les plus primitifs des Lamellibranches actuels<sup>1)</sup>, — opinion basée sur la conformation de leurs branchies, de leur système nerveux (présence d'un ganglion pleural et d'un connectif pleuropédieux, 3 et 4 de la figure ci-avant)<sup>2)</sup>, de leurs organes rénaux et génitaux<sup>3)</sup>, et sur plusieurs autres faits que je ferai connaître ultérieurement.

---

1) PELENEER, Sur la classification phylogénétique des Pélécy-podes, Bull. Scientif. France et Belgique, t. 20, p. 42 et suiv.

2) PELENEER, Sur la conformation du système nerveux central des Pélécy-podes, Comptes Rendus Acad. Paris, t. 111, p. 245.

3) PELENEER, Sur la conformation primitive du reiu des Pélécy-podes, Comptes Rendus Acad. Paris, t. 111, p. 583.

# Studien über opisthopneumone Lungenschnecken.

Von

**Dr. Ludwig H. Plate,**

Privatdocent der Zoologie und Assistent am zoolog. Institut in Marburg i./H.

---

## I.

### Die Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*.

Hierzu Tafel XXXII—XXXVII.

#### Einleitung.

Die Literatur über die gegenwärtig unter dem Namen der Pulmonaten zusammengefasste Molluskenabtheilung hat schon eine ausserordentliche Ausdehnung gewonnen und trägt den verschiedensten Seiten zoologischer Forschung Rechnung, da ihre Objecte einem grösseren Kreise von Fachgelehrten und Freunden der Naturbeobachtung zugänglich sind als irgend eine andere Gruppe der ganzen Klasse. Trotzdem fehlen planmässige Studien nach einer Richtung hin fast vollständig, was um so mehr zu verwundern ist, als diese gerade diejenige ist, welche bei der Erforschung anderer Thiergruppen in den letzten Jahrzehnten mit besonderer Vorliebe gepflegt ist, und zwar in solchem Maasse, dass man sie als eines der im Vordergrund des Interesses stehenden Ziele der modernen Zoologie und als eines der charakteristischen Merkmale der derzeitigen zoologischen Forschung bezeichnen kann. Diese Richtung weist auf die methodische und von richtiger Fragestellung ausgehende Erforschung der Verwandtschaftsbeziehungen der Pulmonaten hin, ein Gebiet, dessen Bearbeitung zur Zeit eigentlich nur durch v. IHERING in seinem grossen, die Phylogenie der Mollusken überhaupt behandelnden Werke (35) und in einigen wenigen Abhandlungen von SEMPER, SPENGLER, R. BERGH, welche eine

Kritik an demselben zu üben bestrebt waren, in ganz provisorischer Weise in Angriff genommen ist. Und doch giebt es für den Malacozoologen wohl kaum eine Frage, die mit grösserer Berechtigung zur Zeit aufgeworfen werden kann als diejenige nach der muthmaasslichen Herkunft der Lungenschnecken, jener Molluskenabtheilung, die in der Anpassung an ein den Stammformen ursprünglich fremdes Medium, an den Aufenthalt ausserhalb des Wassers, einen so hohen Grad von Umbildungsfähigkeit verräth. Sind wir doch sicher, dass jeder Fortschritt, den die Forschung in der genannten Richtung macht, eine Erweiterung allgemeiner morphologischer und biologischer Erkenntniss zur Folge haben wird.

Dass den Bestrebungen, die Verwandtschaftsbeziehungen der Pulmonaten aufzuklären, bis jetzt ein so geringes Interesse entgegengebracht wurde, hat einen sehr triftigen, leicht aufzudeckenden Grund. Es fehlen zur Zeit noch alle Angriffspunkte für derartige Untersuchungen, indem nur vage Muthmaassungen darüber bestehen, welche Gruppen von Gattungen als die niedrigst organisirten und den hypothetischen Stammformen am nächsten stehenden anzusehen sind. Es gilt also zunächst noch die Vorarbeiten zu erledigen, welche das Material für eine Erkenntniss der Phylogenie der Lungenschnecken zu sammeln haben; sie werden naturgemäss eine möglichst gründliche Darstellung der Anatomie aller derjenigen Pulmonaten zu erbringen haben, bei denen eine primitive Organisation vermuthet werden kann. Es werden dies unter den Basommatophoren vornehmlich die Amphiboliden, Gadinien, Auriculaceen und Onchidien, unter den Stylommatophoren die Vaginuliden und Janellen sein. Die nachfolgenden Blätter sollen einen kleinen Beitrag in der genannten Richtung liefern. Anstatt jene Gruppen einzeln nach einander einer monographischen Bearbeitung zu unterziehen, habe ich es zunächst für zweckmässiger erachtet, von einer etwas allgemeineren Fragestellung auszugehen. Da sich die Pulmonaten ohne Zweifel von marinen Gastropoden ableiten, so können ihre Stammformen entweder den Opisthobranchien oder den Prosobranchien nahe gestanden haben, denn diese stellen die Hauptäste der Gastropoden dar, an welche sich alle übrigen Familien der Schnecken als Seitenzweige anfügen. Nun ist es klar, und im Einzelnen durch v. IHERING für seine „Branchiopneusten“ weiter ausgeführt worden, dass die Pulmonaten durch den Bau der Geschlechtsorgane, des Nervensystems und der Zunge auf die Hinterkiemer, speciell auf die Tectibranchien, als Ausgangsformen hinweisen. Um so mehr muss es befremden, dass sich dieselben in der Lagerung des Herzens zum

Respirationsorgan ebenso verhalten wie die Vorderkiemer, dass sie prosopneumon sind, und dass die Vorkammer des Herzens vor der Kammer und hinter der Lunge liegt. Nun gibt es unter den Lungenschnecken vier sehr von einander abweichende Gruppen, welche diejenige Stellung des Herzens zur Lunge aufweisen, die man von den Pulmonaten überhaupt erwarten sollte: sie sind opisthopneumon, und ihre Vorkammer liegt hinter der Kammer. Es sind dies die vier Familien der Peronien, der Vaginuliden, der Janellen und der Testacellen. Sie regen die Frage an, deren Beantwortung diese „Studien“ in erster Linie gewidmet sind, nämlich ob die Opisthopneumonie dieser Gattungen als ein Erbtheil opisthobranchiater Stammformen oder als eine secundäre Erwerbung angesehen werden muss. Die vorliegende Abhandlung sucht die letztere Alternative für die Gattung *Testacella*, eine Landschnecke, die gegenwärtig mit andern fleischfressenden und kieferlosen Formen zu der Gruppe der Agnatha vereinigt wird, zu erweisen. Für denjenigen, der die vor drei Jahren erschienene ausführliche Monographie der *Testacella haliotidea* von LACAZE-DUTHIERS (9)<sup>1)</sup> gelesen hat, wird dieses Resultat freilich a priori klar gewesen sein, denn diese Schnecke trägt trotz ihrer hochgradig umgeänderten eigenartigen Organisation noch so deutlich den Charakter einer echten Helicide zur Schau, dass von vornherein nur diese Deutung der Opisthopneumonie zulässig erschien. Wenn ich trotzdem die Testacellen in den Kreis dieser Untersuchungen hereingezogen habe, so waren folgende Erwägungen hierbei maassgebend. Erstens erschien eine Nachuntersuchung einer so vom Typus abweichenden Thierform an sich wünschenswerth. Zweitens war für das Verständniss derselben noch eine empfindliche Lücke auszufüllen, insofern wir dem Nestor der französischen Zoologen zwar eine Fülle von Angaben über die Besonderheiten der Organisation verdanken, aber ihn nicht den Versuch wagen sehen, dieselben als Ausflüsse besonderer Lebensgewohnheiten und als Anpassungserscheinungen an diese nachzuweisen und damit erst dem Verständniss nahe zu bringen.

Es blieb also noch die Aufgabe zu lösen, eine einleuchtende Erklärung für die Entstehung der Opisthopneumonie, der inversen Nierenstellung und anderer für die Testacellen charakteristischer Organisationsverhältnisse zu finden. Zur Erreichung dieses Zieles musste es drittens wünschenswerth erscheinen, einerseits möglichst viele Arten

---

1) Die eingeklammerten Zahlen verweisen auf das am Schlusse der Arbeit zusammengestellte Literaturverzeichniss.

der Gattung *Testacella*, andererseits nächstverwandte Genera eingehend zu untersuchen, um so eine breitere Grundlage für die Beurtheilung des jeweiligen Ausbildungsgrades jener Differenzirungen und deren Entstehungsursachen zu gewinnen. Unter den Agnatha steht nun nur die Gattung *Daudebardia* den Testacellen besonders nahe, wie dies schon 1856 von P. FISCHER in seiner „Monographie des *Daudebardia*“ hervorgehoben wurde, und zwar weisen die Körpergestalt, die geringere Grösse des Schlundkopfes, der mehr typische Bau der Mantelhöhle und manche andere Organisationsverhältnisse darauf hin, dass die Testacellen von *Daudebardia*-artigen Stammformen sich ableiten; dies war die Veranlassung, auch zwei Species der Gattung *Daudebardia* mit in den Kreis der Untersuchung zu ziehen, obwohl dieselben nicht ausgesprochen opisthopneumon gebaut sind.

Der Literatur über die Testacellen und Daudebardien in dieser Einleitung eine eingehendere Besprechung zu widmen, erscheint überflüssig, denn sehen wir ab von den zahlreichen, rein systematischen Abhandlungen, welche eine nähere Berücksichtigung hier nicht verdienen, so sind nach der grundlegenden Monographie der Testacellen von GASSIES und FISCHER (8) aus dem Jahre 1856 und der eben citirten Monographie der Daudebardien aus demselben Jahre nur drei Forscher, nämlich DE LACAZE-DUTHIERS (9), PFEFFER (7) und POLLONERA (11, 41) aufgetreten und haben sich Verdienste um die Erkenntniss der Anatomie jener Gattungen erworben; ich werde daher ihre Angaben im Anschluss an die Schilderung der eigenen Beobachtungen besprechen.

Um nun gleich die wichtigsten allgemeinen Resultate der letzteren vorweg zusammenzufassen, so sehe ich dieselben in dem Nachweis:

1) dass viele eigenartige Organisationsverhältnisse der Testacellen in geringerer Differenzirung auch bei den Daudebardien angetroffen werden, so dass diese die vermittelnde Brücke von den Hyalinen zu den Testacellen schlagen;

2) dass die abweichende Lagerung von Niere und Herz im Dache der Lungenhöhle auf zwei Ursachen zurückgeführt werden kann, die beide in Anpassung an die animalische Kost in Wirkung traten, nämlich auf die Verschiebung der Mantelhöhle an das hintere Körperende und auf die Entstehung eines Luftreservoirs der Athemkammer, woraus weiter folgt, dass die Testacellen von prosopneumonischen Schnecken abstammen und ihre Opisthopneumonie secundär erworben ist;

3) dass die Hypothese des diphyletischen Ursprungs der Pulmonaten (v. JHERING's Branchiopneusten und Nephropneusten) unvereinbar ist mit der Thatsache, dass die Testacellen im hintersten Winkel

der Lungenhöhle ein Geruchsorgan besitzen, welches offenbar homolog ist dem von SPENGLER für die übrigen Abtheilungen der Gastropoden nachgewiesenen Sinnesorgane.

Eine mehr specialisirte Zusammenfassung der Resultate wird den Schluss der ganzen Abhandlung bilden. — Hinsichtlich der angewandten Untersuchungsmethoden sei bemerkt, dass ich die Thiere zunächst im Alcoholbecken unter der Lupe präparirt und sodann einzelne Organe in Schnittserien zerlegt habe. Zur Färbung bediente ich mich des HEIDENHAIN'schen Hämatoxylin-Chromkali-Verfahrens in der von APATHY (42) angegebenen Modification, welche bequem zu handhaben ist und sehr schöne Bilder liefert, namentlich von Organen mit faseriger Structur. Um die Kerne deutlicher hervortreten zu lassen, wurden die so tingirten Schnitte vielfach mit DELAFIELD'schem Hämatoxylin nachgefärbt.

Zur Ausführung der Untersuchung stand mir folgendes Material zur Verfügung, das ich grösstentheils der Collegialität anderer Gelehrten verdanke, denen ich hiermit meine aufrichtigste Erkenntlichkeit ausdrücke. Leider aber war dasselbe hinsichtlich der Zahl der Individuen und deren Conservirung nicht immer völlig genügend, und Lücken und Mängel der folgenden Darstellung sind hierauf theilweise zurückzuführen.

1. *Testacella fischeriana* BGT., 2 Exemplare, welche von Herrn Dr. KOBELT im Jahre 1884 in der Nähe der Stadt Algier unter Steinen gesammelt worden sind. Ich verdanke dieselben der SENCKENBERG'schen Naturforschenden Gesellschaft in Frankfurt a. M., in deren Besitze sich noch einige Exemplare befinden.

2. *Testacella bisulcata* RISSO, 1 Exemplar, welches Herr Prof. O. SCHNEIDER (Dresden) in San Remo gesammelt und mir freundlichst zur Verfügung gestellt hat.

3. *Testacella haliotidea* DRAP., 7 Exemplare auf sehr verschiedenen Altersstufen, welche von Herrn C. POLLONERA am „Collino“ von Turin gefunden und mir bereitwilligst überlassen wurden. Der Liebenswürdigkeit desselben Herrn verdanke ich auch die beiden folgenden Species:

4. *Testacella maugei* FÉR., 2 Exemplare aus Lissabon.

5. *Testacella gestroi* ISSEL, 1 Exemplar vom Monte Gennargentu auf Sardinien.

6. *Daudebardia sauleyi* BGT., 1 Exemplar aus Beirut, von Herrn Pfarrer G. NAEGELE in Waltersweier bei Offenburg durch den Director des hiesigen zoologischen Institutes, Herrn Prof. GREEFF, käuflich erworben und mir freundlichst übergeben.

7. *Daudebardia rufa* FÉR., in grösserer Anzahl am Niederwald-Denkmal bei Rüdesheim gesammelt. Da die *Daudebardia rufa* zu den seltensten und am wenigsten beobachteten Schnecken unseres Landes gehört, so schliesse ich hier einige Bemerkungen über Fundort und Lebensweise derselben an. Das Thier hält sich, wie alle Species dieser Gattung, nur an sehr feuchten Stellen auf, scheint aber in Deutschland weit verbreitet zu sein und wird sich in vielen Gebieten wohl nur durch seine versteckte Lebensweise der Beobachtung bislang entzogen haben. CLESSIN (1) zählt in seiner Excursions-Mollusken-Fauna mehrere, allerdings nur dem südlichen und mittleren Deutschland angehörige Fundorte auf, die aber räumlich so getrennt und zerstreut sind, dass man zu der Annahme gedrängt wird, die *D. rufa* müsse eine viel weitere Verbreitung besitzen und werde sich vielerwärts in Mittel- und Süd-Deutschland, wo die geeigneten Localitäten sich vorfinden, nachweisen lassen. Bei Heidelberg und Aschaffenburg, wo das Thier früher schon gefangen worden ist, habe ich dasselbe vergeblich gesucht, an letzterem Orte in Begleitung des Herrn Dr. med. FLACH an derselben Stelle, wo es einige Jahre früher nicht selten anzutreffen war. Auch an den Abhängen der Ruine Stein bei Nassau, wo FR. BORCHERDING (2) noch jüngst das Thier beobachtete, hatte ich kein Glück, obwohl Witterung und Jahreszeit günstig waren, und ebensowenig ist es mir gelungen, der *Daudebardia* in der Umgebung von Marburg i. H. zu begegnen. Nach vielen vergeblichen Bemühungen lernte ich in den Abhängen des Niederwaldes bei Rüdesheim ein Terrain kennen, wo unsere Schnecke nicht allzu selten ist. Sie hält sich hier im Buchenhochwalde zwischen abgefallenen Blättern auf. Da sie, wie gesagt, nur an sehr feuchten Plätzen lebt, so muss der Sammler sein Augenmerk vornehmlich auf Gruben und Vertiefungen richten, wie solche in der Nähe des Nationaldenkmals auf der Höhe des Gebirgsrückens vorkommen. Da die Thiere nicht, wie die Mehrzahl unserer heimischen Schnecken, im Winter sich tief in die Erde eingraben, so ist die an Niederschlägen reichste Hälfte des Jahres, vom Herbst bis zum Frühling, die geeignetste Zeit zum Sammeln. Die ersten Exemplare fand ich Ende September 1889 in einem ca. 7 Fuss tiefen Erdloche, welches dicht neben dem Hauptwege, der vom Denkmal zur „Rossel“ führt, auf dessen rechter Seite liegt. Die oberflächlichen Laubschichten waren hier dürr und trocken,  $\frac{1}{2}$  Fuss unter denselben hingegen feucht, und hier waren die Thiere relativ häufig, so dass ich in ungefähr  $2\frac{1}{2}$  Stunden 9 Exemplare sammeln konnte. Während der eigentlichen Wintermonate, wenn der Schnee den Waldboden überall

gleichmässig durchfeuchtet, sind die Daudebarden ausserordentlich viel schwerer zu bekommen, da sie dann nicht gezwungen sind, sich auf die nassen Vertiefungen zu concentriren, sondern sich überall hin ausbreiten können. So gelang es mir Mitte Januar 1890, zu einer Zeit, wo eine ungewöhnlich milde Witterung herrschte und der Schnee seit einigen Tagen überall geschmolzen war, innerhalb 6 Stunden angestrengtesten Suchens nur 2 Thiere zu erbeuten. — Die Daudebarden sind, wie ihre nächsten Verwandten, die Testacellen, nächtliche Thiere. Man begegnet ihnen daher am Tage stets in stark zusammengezogener Stellung und mit eingezogenen Fühlern, was auffallend wäre, wenn sie sich beständig unter den das Tageslicht abschliessenden oberflächlichen Laubschichten aufhielten. Sehr wahrscheinlich kriechen sie, wie die Testacellen, in der Dämmerung und Nachts aus der Tiefe hervor. Auch in der Gefangenschaft, in der sie sich Monate lang halten lassen, wenn man ihnen von Zeit zu Zeit Erde giebt, die reich an kleinen Würmern und Insectenlarven ist, liegen sie am Tage ganz ruhig, bald zwischen den Blättern, bald etwas in die Erde eingegraben, und werden erst gegen Abend munter. Trotz mancher Bemühungen habe ich nie beobachten können, wie sich die Thiere ihrer Beute mittelst ihres colossalen Schlundkopfes bemächtigen. Legt man ihnen am Tage kleine Würmer unmittelbar vor die Mundöffnung, so ergreifen sie dieselben nicht; sie scheinen dieselben vielfach überhaupt nicht zu bemerken, denn sie kriechen über dieselben hinweg, ohne weiter Notiz von ihnen zu nehmen, doch ist dieses Verhalten vielleicht nur eine Folge des unbehaglichen Gefühles, welches das Tageslicht den Thieren verursacht. KOBELT (4) sagt, dass die Daudebarden auch Ihresgleichen als Nahrung nicht verschmähen, doch habe ich mich hiervon nie überzeugen können, obwohl ich sehr verschieden grosse Individuen Monate lang zusammengehalten habe, und zwar so, dass ihnen zeitweise jede andere Fleischnahrung fehlte. Irgend welche anderweitigen biologischen Erscheinungen von besonderem Interesse waren an meinen Gefangenen nicht wahrzunehmen, namentlich nichts, was an die von HANS LEDER (3) beobachteten sogenannten — *horribile dictu* — „elektrischen“ Zuckungen der Haut von *D. lederi* erinnert hätte. Dieser berichtet nämlich von dem genannten Thiere: „nimmt man es in die Hand und schliesst dieselbe, ohne zu drücken, so fühlt es sich natürlich schon durch die Handwärme sehr unbehaglich und sucht sich aus dieser Lage zu befreien. Es streckt sich ein wenig aus und zieht sich dann wieder ruckweise, wobei die Zeitintervalle aber ausserordentlich klein, eben noch fühlbar sind, zusammen, wobei man ein eigenthümliches Gefühl

empfindet, das ich am liebsten — und es ist dies wohl auch das Wahrscheinlichste — auf elektrische Eigenschaften des kleinen Thieres zurückführen möchte. Die kleinen Schläge gehen scheinbar von der ganzen Oberfläche der Schnecke aus und sind doch noch stark genug, dass ich glaube, ein Vogel, der dieselbe zwischen dem Schnabel hielte, liesse dieselbe unverweilt fallen.“

Nach diesen einleitenden Bemerkungen beginne ich mit meinem eigentlichen Thema, der Schilderung der Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*, und gliedre dieselbe in folgende Capitel:

- I. Körpergestalt, Grösse, Färbung, Sculptur der Haut, Mantel.
- II. Fussohle und Fussdrüse.
- III. Die Histologie der Haut.
- IV. Der Verdauungsapparat.
- V. Die Mantelhöhle und die Lagerung der in ihr befindlichen Organe.
- VI. Weitere Bemerkungen über Niere, Ureter und Herzbeutel.
- VII. Die Entstehung der inversen Stellung von Herz und Niere der Testacellen.
- VIII. Der Harnapparat der Gattungen *Limax*, *Amalia* und *Arion*.
- IX. Das Gefässsystem.
- X. Das Nervensystem.
- XI. Das Geruchsorgan der Testacellen und der Pulmonaten überhaupt.
- XII. Die Geschlechtsorgane.
- XIII. Zusammenfassung und Schluss.

Obwohl ich im Allgemeinen bemüht gewesen bin, mich in Terminologie und Figurenbezeichnung möglichst an LACAZE-DUTHIERS anzulehnen, um meinen Nachfolgern den Vergleich beider Arbeiten zu erleichtern, habe ich mich doch nicht entschliessen können, die von ihm und seinen Schülern befolgte Art der Orientirung eines Mollusks nachzuahmen, denn es erscheint mir unsinnig, Thiere, die fast durchweg mit ihrer Längsaxe am Boden kleben, senkrecht vor dem Beschauer aufzurichten, und ganz mit Recht schreibt neuerdings F. BERNARD (36, p. 103): „Je crois inutile de supposer un Gastéropode marchant sur un plan vertical et se tenant comme un bipède“. Ich orientire daher so, wie es CUVIER zuerst mustergültig den Anatomen gezeigt hat.

## Vergleichende Anatomie der Gattungen *Daudebardia* und *Testacella*.

### I. Körpergestalt, Grösse, Färbung, Sculptur der Haut, Mantel.

#### 1. *Daudebardia rufa* DRAP.

Das Habitusbild der *D. rufa* ist zwar schon verschiedentlich Gegenstand der Schilderung gewesen, und es sind daher einzelne Wiederholungen in den folgenden Angaben nicht zu vermeiden; ich glaube aber dennoch, auf eine allgemeine Beschreibung der Körpergestalt nicht verzichten zu dürfen, weil eine ausschliessliche Beschränkung auf neue Angaben diese für den nicht genau über die Pulmonaten unterrichteten Leser schwer verständlich machen würde.

Der Körper der *D. rufa* gleicht einem Kegel, der an seinem spitzen Pole quer abgestutzt und durch eine Ebene, welche parallel zur Längsaxe des Körpers läuft, abgeflacht ist. Diese Ebene stellt die Gleitfläche des Körpers, den Fuss, dar, während das abgestutzte Ende dem Kopfe der Schnecke entspricht (Fig. 1). Die Länge des Körpers ist bei einem und demselben Individuum je nach dem Contractionszustande sehr schwankend — siehe unten —, und in demselben Maasse variirt auch die Höhe. Als auffallendste Erscheinung im Habitusbilde finden wir die kleine, bis zu drei Windungen aufweisende Schale mit dem von ihr bedeckten Mantel und Eingeweidesack ganz an das Hinterende des Körpers, die Basis des Kegels, gerückt, so dass im Zustande völliger Ausdehnung Körper und Fuss nur wenige Millimeter den Eingeweidesack nach hinten überragen; schon bei mässiger Contraction wird dieser Schwanzanhang so unbedeutend, dass die hintersten Windungen der Schale genau über dem hintersten Körperpole liegen. Der Kegelgestalt entsprechend steigt die Rückenfläche nach hinten allmählich empor; ihr höchster Punkt liegt unmittelbar vor dem Mantelwulste (*c*, Fig. 1, 3, 4), welcher den Vorderrand der Schale umgiebt. Der unter der vordersten und breitesten Schalenwindung gelegene Mantel (*m*, Fig. 3) setzt sich nach vorn in eine breite Hautfalte, die Nackenfalte (*mk*, Fig. 3, 4), fort und bildet mit dem sich an ihn anschliessenden Eingeweidesack die hintere Begrenzung des Körpers (Fig. 1). Die Ebene des Mantels steht schräg auf derjenigen der Fussfläche, je nach dem Contractionszustande ist aber der von beiden Ebenen gebildete Winkel ein sehr verschiedener.

Kriecht das Thier völlig ausgestreckt dahin, so ist derselbe klein, und und Mantel und Schale neigen sich nur wenig zur Gleitfläche; anders dagegen, wenn das Thier, wie es häufig geschieht, sich auf die Hälfte der ursprünglichen Länge zusammenzieht, wodurch die Eingeweide so nach hinten gedrängt werden, dass das Thier vor dem Mantelwulste erheblich anschwillt und die Schale fast rechtwinklig zur Ebene des Fusses gestellt wird (Fig. 1).

Am Kopfe stehen zwei Paar Fühler, von denen die oberen „Augenträger“ ( $t^1$ ) im ausgestreckten Zustande etwa 6 mal so lang sind wie die unteren „Fühler“ ( $t^2$ ). Die Ommatophoren stehen weiter nach aussen als die Fühler (Fig. 2), so dass man bei Betrachtung von oben oder unten beide Paare übersehen kann. Die Augenträger besitzen einen hohen Grad von Contractilität. Völlig ausgestreckt sind sie pfriemenförmig, an der Basis nur wenig breiter als an der leicht angeschwollenen Spitze. Beim geringsten Reize ziehen sie sich jedoch zusammen, wobei die Basis sich verbreitert; sie verkleinern sich auf diese Weise bis auf  $\frac{1}{6}$  der ursprünglichen Länge und stülpen sich darauf erst, falls der Reiz andauert, handschuhfingerartig ein. Der Augenfleck liegt nicht genau an der Spitze der vorderen Anschwellung, sondern ein klein wenig nach hinten verschoben, aber in der dorsalen Medianlinie. Die unteren Fühler sind stiftförmig und nur sehr klein.

Die sanft abgerundeten Seitenflächen des Körpers werden durch eine sehr deutliche, doppelwandige Längsfurche ( $f$ , Fig. 1, 2, 3) von der Dorsalfläche des „Fussaumes“ ( $fs$ ) getrennt. Diese Furche läuft vom hintersten Körperpole bis zu den Seitenrändern der Mundöffnung, welche auf der Ventralseite des Kopfes, unterhalb der Wurzeln der kleinen Fühler und über dem vorderen Fussrand gelegen ist ( $o$ , Fig. 2); sie möge in Zukunft als „Fussaumfurche“ bezeichnet werden. Vier andere Rillen auf der Rückenfläche des Thieres haben die Aufmerksamkeit der Beobachter schon vielfach auf sich gelenkt. Es sind dies die sog. „Schleimfurchen“ (Fig. 1, 3, 4  $sf$ ), von denen 2 dorsale und 2 laterale unterschieden werden können. Erstere laufen dicht neben und parallel der Medianlinie der Rückenfläche vom Mantelwulste bis zur Basis der Augenträger; letztere beginnen ebenfalls am Mantelwulste, aber mehr nach aussen, dort, wo Rücken- und Seitenflächen des Körpers in einander übergehen, und ziehen schräg nach unten und vorn, so dass sie etwas hinter den Fühlern in die Fussaumfurche anlaufen. Ob diese vertieften Linien die Bezeichnung „Schleimfurchen“ wirklich verdienen, soll weiter unten bei Besprechung der Histologie der Haut erörtert werden.

Betrachtet man die Rücken- und Seitenfläche des Körpers mit einer Lupe, so erblickt man die eigenartige Felderung, welche für die Haut der Pulmonaten überhaupt charakteristisch ist. Wie sofort auffällt, ist dieselbe zwischen und längs den dorsalen Schleimfurchen eine ungewöhnlich regelmässige. Die kleinen Rillen laufen in ziemlich gleichmässigen Abständen parallel zu einander und senkrecht zu jenen, so dass eine Reihe von viereckigen Feldern die Medianlinie des Rückens auszeichnet (Fig. 4). Auch die von aussen an die Dorsalfurchen angrenzenden Felder lassen eine ähnliche Regelmässigkeit erkennen, während die übrigen Partien des Rückens und der Seiten bis hinab zur Fussaumfurche von zahlreichen polygonalen, in Grösse und Gestalt variablen Feldern bedeckt sind (Fig. 3). Auch der Fussaum und die ihn begleitende Furchung sind parquettirt, und zwar wieder in grösserer Regelmässigkeit, da die Grenzlinien der Felder ziemlich senkrecht auf dem Seitenrand des Fussaums stehen (Fig. 3).

An die Schilderung dieser Hautdifferenzirungen reihen wir eine Beschreibung derjenigen Körpertheile an, welche erst nach der Entfernung der Schale deutlich zu Tage treten; es sind dies der Eingeweidessack, der Mantel und die Mantel- oder Nackenfalte. Der spiralig aufgerollte Eingeweidessack stellt einen getreuen Ausguss der kleinen Schale dar. Dass die Zahl der Windungen etwas geringer als bei der Schale ausfällt, höchstens bis auf  $2\frac{1}{2}$  angegeben werden kann (Fig. 3), liegt daran, dass die letzte Spiraltour ein kleines Grübchen zwischen sich fasst. Die ganzen zwei letzten Windungen werden fast nur von der Leber (Fig. 3, 4 *lep*) ausgefüllt, während die grosse hierauf nach vorn folgende halbe Windung vom Mantel (*m*) überdeckt wird, der den Herzbeutel (*per*), die Niere (*re*) und das Lungengewebe einschliesst. Der Rand des Mantels ist mit Ausnahme der als Athemloch (*atg*) auf der rechten Seite fungirenden Oeffnung allseitig mit der Körperwandung verwachsen; indem er sich über diese Verwachsungslinie noch weiter fortsetzt, und zwar ebenfalls allseitig, bildet er die ringförmige „Mantelfalte“, deren Continuität auch an einer Stelle, seitlich vom Athemloch, unterbrochen wird, deren Mächtigkeit jedoch im Umkreise der Lungenhöhle nicht überall die gleiche ist. Am stärksten ist sie längs der vorderen Verwachsungsnahnt entwickelt. Sie bildet hier einen fleischigen Lappen, die „Nackenfalte“ oder „Nackenkappe“ von ungefähr halbmondförmiger Gestalt (*mk*, Fig. 3, 4), welche sich als aus drei Abschnitten zusammengesetzt erweist. Auf die Anwachsline folgt zunächst ein breites, fleischiges Band (Fig. 3 *a*), das von einem zweilippigen Wulste (*b*) am freien Rande umsäumt wird,

und vor demselben in den dritten Abschnitt, die dünnhäutige Falte *c*, übergeht. Die Schale überdeckt die Nackenfalte nur in ihrem basalen Theile *a*, so dass der Doppelwulst *b* sich dem Schalenrande vorlagert. In der geschilderten Ausbildung setzt sich nun die Mantelfalte vom Vorderrande der Lungenhöhle auch auf deren rechten Seitenrand bis zum Athemloche fort, wobei aber der Abschnitt *c* dicker und breiter wird, so dass er neben dem Spiraculum die Gestalt eines fleischigen dreieckigen Lappens annimmt.

Auch längs des linken Seitenrandes der Lungenhöhle treffen wir die Mantelfalte in typischer Ausbildung, nur sind hier sämtliche Theile, vornehmlich *c*, viel schmaler, was auf Querschnitten (Fig. 54 *a'*, *b'*, *c'*) leicht zu beobachten ist. Erst dort, wo sich die Mantelfalte auf die hintere Basallinie des Eingeweidessackes fortsetzt und längs derselben wieder auf die rechte Seite hinüberzieht, den Eingeweidessack halbkreisförmig an seiner Wurzel umgreifend, erst auf dieser Strecke gehen die Lippenwülste verloren, und *a* und *c* verschmelzen zu einer dicken, nicht weiter gegliederten Hautfalte. Auf der rechten Seite zeichnet sich dieselbe durch besondere Mächtigkeit aus (Fig. 3 *d*) und läuft dann nach vorn neben dem Athenloch in einen zungenförmigen Fortsatz aus, der sich bis unter den von vorn her nach hinten laufenden Theil der Mantelfalte fortsetzt und hier mit der Rückenfläche des Körpers verwächst. So entsteht rechts neben dem eigentlichen Athemloche, das (auf Fig. 3 nicht sichtbar) in der Linie der seitlichen Verwachsungsnaht des Mantels liegt, ein von aussen allein sichtbarer „Athemgang“. Auf dem Querschnitte Fig. 56 ist die Verwachsung der unteren Hautfalte *d* mit der Körperwandung, die Lage des Athemganges (*aty*) zwischen *c* und *d*, ferner das daneben liegende Athemloch (*atl*), endlich die Einmündung der Kloake (*kl*), welche den After und die Uretermündung aufnimmt, in den Athemgang leicht wahrzunehmen. — Alle unter der Schale liegenden Theile der Körperoberfläche, also die Haut des Eingeweidessackes und der Mantel mit seinen Anhängen, sind glatt, ohne jede Spur von Felderung.

Die *D. rufa* gehört zu den kleineren Schnecken unserer Fauna. Das grösste Exemplar, welches mir je zu Gesicht gekommen ist, war ein Thier, das ich zwei Monate in der Gefangenschaft gehalten hatte. Es erreichte im völlig ausgestreckten Zustande 2 cm Länge. Seine grösste Breite betrug ungefähr in der Mitte des Körpers 4—5 mm, seine grösste Höhe kurz vor dem Mantelwulste 4 mm. Die Augenträger maassen bei grösstmöglicher Streckung 4 mm, während die unteren Fühler nur ca.  $\frac{1}{5}$  so lang waren. Der kleine, hinter der Schale befindliche Schwanz war beim Kriechen fast so lang wie der Längs-

durchmesser der Schale, nämlich 4 mm. Alle diese Maasse änderten sich aber sofort, wenn das Thier durch unsanfte Berührung zur Contraction gebracht wurde. Es vermochte sich dann bis auf die Hälfte der ursprünglichen Länge, nämlich 1 cm, zusammenzuziehen, während die Höhe bis auf 6 mm stieg und auch die Breite entsprechend zunahm. Solche Riesenexemplare gehören jedoch zu den grössten Seltenheiten. Die Mehrzahl der ausgewachsenen Individuen erreicht nur eine Länge von  $1-1\frac{1}{2}$  cm. Werden die Thiere durch irgend welchen Reiz zur Contraction gebracht, so äussert sich dieselbe nicht selten im Rückenintegument stärker als im Fusse. Es bedingt dies eine sehr merkwürdige Stellung der Schnecke, welche in Fig. 7 dargestellt ist; die Spitze der Fussfläche krümmt sich im Bogen nach oben und bildet so gleichsam einen Theil des Rückens.

Die Färbung der *D. rufa* passt wenig zu ihrer Umgebung, so dass ein Uebersehen der Thiere beim Sammeln zwischen todtm Laube nicht leicht möglich ist. Da dieselben Tags über sich zwischen den eng zusammenklebenden feuchten Blättern verborgen halten und nur Nachts hervorkriechen, so haben sie irgend welche Schutzfärbung nicht nöthig. Den Rücken und die Fühler bedeckt ein reines Schwarzblau, das sich auch auf den oberen Rand der Seitenflächen ausdehnt. Unterhalb desselben geht die Färbung ziemlich unvermittelt in ein helles Weissgelb über, welches auch über die übrigen Körpertheile und den ganzen Fuss sich ausbreitet. Nur an den Seiten des Schwanzes tritt die schwarzblaue Färbung des Rückens, wenn auch etwas abgedämpft, wieder hervor, und ferner finden sich auf dem Mantel zerstreute bräunliche Flecke. Abweichende individuelle Färbungen werden selten beobachtet; so ist zuweilen bei alten Thieren der Fussaum und die Fussfläche hell rostgelb überlaufen. KOBELT's Angabe (4), dass die Thiere in der Jugend rein weiss seien, habe ich nicht bestätigen können; sie zeigten dieselbe Färbung wie im Alter.

## 2. *Daudebardia saulcyi* BGT.

Die Gestalt des Körpers, des Mantels und die Hautsculptur entsprechen fast völlig der vorhergehenden Art, soweit ich hierüber nach Untersuchung nur eines, noch dazu nicht besonders gut conservirten Exemplares urtheilen kann. Da auch die Färbung beider Arten die gleiche ist, so lassen sie sich äusserlich auf den ersten Blick nur an der Verschiedenheit der Schalen und der Körpergrösse unterscheiden, worüber man das Nähere in PAUL FISCHER's Monographie der Daudebardien (5) angegeben findet. Eine genauere Untersuchung lehrt noch

folgende unwesentliche Besonderheiten der *D. saulcyi* kennen. Die Ebene der Lungenhöhle steht ungewöhnlich steil auf der Fussfläche. Das von mir untersuchte Thier hatte sich beim Absterben nur wenig contrahirt; trotzdem bildeten jene Flächen, bis zur Durchschneidung verlängert, einen Winkel von etwa  $70^{\circ}$  (Fig. 8 a). An der Nackenfalte ist der dorsale Abschnitt (*a*) sehr dick, einen rundlichen Wulst bildend, die beiden Lippenfalten (*b*) sind deutlicher ausgeprägt als bei *D. rufa*, hingegen ist der dünnhäutige Saum *c* mit seinem dreieckigen Zipfel vor dem Athemgange schwächer entwickelt. Die Mantelfalte hinter demselben (*d*) gliedert sich in eine Leiste, welche über dem Athemloch mit den von vorn herziehenden Lippenfalten *b* verwächst, und in einen nach vorn gerichteten, sich unter *c* legenden Zipfel. — Die Felderung zwischen den beiden Dorsalfurchen ist nicht so regelmässig wie bei *D. rufa*, indem die von einer Furche ausgehenden Querlinien die andere meist nicht erreichen. Die Fussaumfurchung ist breiter als bei *D. rufa* und flacher, so dass sie mehr wie ein schmaler gefelderter Streifen erscheint.

### 3. Die Testacellen.

Auf eine allgemeine Schilderung der Körpergestalt der Testacellen gehe ich hier nicht ein, da dieselbe schon von einer Anzahl von Forschern (6, 7, 8), darunter erst vor wenigen Jahren auf das gründlichste von LACAZE-DUTHIERS (9) für die *T. haliotidea* FER., gegeben worden ist. Ich greife vielmehr hier nur einige Punkte heraus, welche mir der Beachtung werth erscheinen. — Das Verhältniss der Körperlänge des Thieres zur Grösse des Mantels und der Schale ist bei den verschiedenen Arten ein verschiedenes. Unter den fünf von mir untersuchten Arten hat *T. maugei* relativ die längste Schale und Mantelhöhle. Bei einem in Alcohol getödteten und daher ziemlich contrahirten Exemplar von etwas über 30 mm Länge betrug die grösste Längsaxe der Schale 15 mm. Dasselbe Verhältniss von 2:1 fand ich bei einem zweiten Spiritusexemplar, während bei einem dritten noch mehr zusammengezogenen Thiere die Schale mehr als  $\frac{1}{2}$  der Körperlänge erreichte. Bei *T. haliotidea*, *bisulcata* und *fischeriana* ist die Länge des Mantels eine viel geringere; sie gleicht ungefähr  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$  der Körperlänge der Spiritusexemplare. Endlich bei *T. gestroi* ist dies Verhältniss noch etwas mehr zu Ungunsten des Mantels ausgefallen. — Hinsichtlich der Hautsculptur besteht zwischen den Gattungen *Daudebardia* und *Testacella* bekanntlich der Unterschied, dass letztere nur zwei Längsfurchen am Seitenrande des Rückens aufweist,

erstere hingegen ausser diesen zwei mediane Schleimfurchen besitzt, aber dennoch zeigt die Felderung längs der Rückenmediane bei beiden Gattungen grosse Aehnlichkeit. Bei manchen Testacellen, z. B. bei *T. bisulcata*, *fischeriana*, *haliotidea* und *maugei*, laufen nämlich hier zwei Längsreihen von regelmässigen kleinen Feldern hin, die nach aussen von zwei schwach, aber deutlich ausgeprägten Längsfurchen begleitet werden (Fig. 8, 9 f). In der Nähe der Schale verschmelzen die beiden Längsreihen zu einer (Fig. 9) und rufen dann dasselbe Bild wie bei *Daudebardia* hervor. Hingegen werden dieselben in der Nähe des Kopfes sehr undeutlich, indem die medianen Felder kleiner und unregelmässiger werden und sich dann von ihren Seitennachbarn nicht mehr unterscheiden lassen. Es kommt auch vor, dass bei 2 Individuen derselben Art diese Felderung nicht mit gleicher Deutlichkeit ausgeprägt ist. So trat dieselbe bei dem Exemplar von *T. fischeriana*, welches der Figur 8 zu Grunde gelegt wurde, sehr scharf hervor, während dieselbe bei einem zweiten Individuum nur in der Mitte des Rückens constatirt werden konnte. Bei einer Art endlich, *T. gestroi*, zeichneten sich die medianen Felder nicht mehr vor den benachbarten aus. Wie schon LACAZE-DUTHIERS für *T. haliot.* angegeben hat, sind die Felder auf dem Rücken, zwischen den Lateralfurchen, kleiner als auf den Seiten des Körpers. Es kommt jedoch zuweilen (*T. fischeriana*, Fig. 8) vor, dass mehrere kleine Felder durch tiefere Rillen zu einem grösseren Polygon vereinigt werden, und in diesem Falle kehrt sich das Verhältniss um. *T. bisulcata* ist dadurch ausgezeichnet, dass sich Schrägfurchen (Fig. 9 f') in paralleler Anordnung von den Medianreihen nach hinten und aussen bis zu Lateralfurchen erstrecken; in der Nähe des Kopfes werden sie undeutlich. — Zum Unterschiede von den Daudebardien kehren bei allen Testacellen ähnliche Schrägfurchen, die aber von hinten nach vorn gewandt sind, an den Körperseiten wieder. In der Nähe des Kopf- und des Schwanzendes werden sie sehr undeutlich, und aus diesem Grunde lässt sich ihre Zahl jederseits nicht genau bestimmen. Für *T. maugei* stellt sich dieselbe auf ca. 8—9, für *T. gestroi* und *fischeriana* auf ca. 12, bei *T. bisulcata* und *haliotidea* steigt sie noch höher, auf ca. 15 (Fig. 8, 9 f'). Zwischen 2 benachbarten Schrägfurchen liegen jedesmal zwei Reihen von Feldern, die aber selbst wieder durch zarte Rillen, die von ihnen ausstrahlen, parquettirt erscheinen können. Die Zickzacklinie (Fig. 9 f'''), welche diese zwei Reihen von einander trennt, ist zuweilen ebenso stark ausgeprägt wie die eigentlichen Schrägfurchen f'', zu denen sie dann leicht gerechnet werden kann. — Die bei den Daudebardien so deut-

lich ausgebildete Fussaumfurche ist bei den Testacellen nur als eine zarte Linie (*ff*, Fig. 8, 9) angedeutet.

Besonders charakteristisch für den Habitus der Testacellen sind zwei Befunde: einmal die Lage der Mantelhöhle und der Schale am hintersten Körperende und zweitens der völlige Schwund des Eingeweidebruchsackes. Leber und Zwitterdrüse liegen vollständig in der eigentlichen Leibeshöhle, und der kleine hakenförmig nach rechts gekrümmte Fortsatz, in den der Mantel am Hinterende ausläuft (*sp*, Fig. 10, 12), stellt nur die äusserste Spitze der Lungenhöhle dar. Diese Verhältnisse sind schon von LACAZE-DUTHIERS eingehend und richtig dargestellt worden, während GASSIES und FISCHER die Leber bis in die kleine Spitze der Schale aufsteigen lassen, und ich pflichte jenem auch darin bei, dass man als Ursache der Entstehung dieser eigenartigen Reduction wohl nur die Lebensgewohnheiten anführen kann. Sobald die *Daudebardia*-ähnliche Stammform der Testacellen anfang den Regenwürmern nachzustellen, wurde jedesmal beim Eindringen in die engen Erdgänge derselben ein Druck nach hinten auf den damals schon rudimentären Eingeweidesack ausgeübt und dieser dadurch allmählich nach hinten verlagert, während der Hals gedehnt wurde und an Grösse beträchtlich zunahm. Dieser letztere Umstand hatte dann nach dem Gesetze der Correlation der Organe eine weitere Reduction des Eingeweidesackes zur Folge. Diese Betrachtungsweise macht es auch verständlich, warum die Schale und Mantelhöhle nicht, wie es noch bei *Daudebardia* der Fall ist, frei über der Rückenfläche liegt, sondern tief in dieselbe eingesunken ist, weil dadurch eine weitere Annäherung an einen wurmähnlichen Habitus erreicht wurde. Betrachtet man nämlich den Mantel nach Entfernung der Schale von oben, so bemerkt man rings um denselben herumlaufend eine tiefe Rinne, die Peripalleal-Furche von LACAZE-DUTHIERS (Fig. 10, 12 *pf*). Auf Querschnitten tritt es noch deutlicher hervor, dass dieselbe nur durch ein Einsinken der Mantelhöhle in die Körpermasse entstanden ist (Fig. 73 *pf*) und dass, ebenso wie bei einer *Helix* die hinteren Windungen des Eingeweidesackes frei über dem Rücken des Hinterkörpers liegen, auch hier das Hinterende der Mantelhöhle über dem Boden der Peripalleal-Einsenkung schwebt (Fig. 22 *pf'*). — Wenn ich jetzt auf den Bau der Mantelanhänge näher eingehe, so geschieht dies nicht, weil ich bei den 5 von mir untersuchten Arten wesentliche Abweichungen von der LACAZE-DUTHIERS'schen Beschreibung gefunden habe, sondern weil ich glaube, dass die den Testacellen zukommenden Besonderheiten sich leicht aus dem bei *Daudebardia* vorliegenden

Befunde ableiten lassen. Ein Vergleich der Abbildung 4 von *D. rufa* mit Fig. 10 von *T. fischeriana* zeigt sofort, dass sich an die Mantelanwachslinie *vw* bei beiden Arten allseitig eine ringförmige Falte ansetzt, die am linken Rande nur schwach, vorn und namentlich am rechten Rande stärker ausgebildet ist. An den beiden letzteren Stellen finden wir dieselben drei Abschnitte vor, die wir schon bei *D. rufa* besprochen haben: einen dicken fleischigen Basaltheil *a*, der mit einer Doppellippe *b* von geringer Grösse abschliesst, und einen dritten Theil *c*, der am Vorderrande, wie Längsschnitt Fig. 74 zeigt, nur schwach ausgeprägt ist, dagegen am rechten Rande zu einem dicken Wulste (Fig. 10 und 72, *c*) anschwillt. Die für die Mantelflächen von *Testacella* charakteristische Bildung tritt uns zuerst am linken Seitenrande entgegen: der Basaltheil *a'* (Fig. 10 u. 72, 73) und die Lippen sind zwar vorhanden, aber von geringer Grösse, dagegen ist *c'* zu einer sehr breiten faltenreichen Membran entwickelt, die beim todten Thier spiralg aufgerollt in der Peripalleal-Furche liegt, dagegen vom lebenden, wie wir durch LACAZE erfahren, über diese Furche ausgebreitet wird und so dieselbe von oben zudeckt. In der gleichen Ausbildung schlägt sich nun der Mantelanhang unter der Mantelöhlenspitze *sp* auf die rechte Seite hinüber und erfährt hier eine zweite für *Testacella* charakteristische Umgestaltung. Aus der kleinen, den Athemgang nach hinten abschliessenden Falte der *Daudebardia* (*d*, Fig. 3) ist eine lange, mässig breite Platte (*d*, Fig. 12) geworden, die erst sichtbar wird, wenn man die geschilderte obere Falte (*a+c*) nach links auf den Mantel hinauf geklappt hat, und der bei jener canalförmige Athemgang hat sich in einen breiten Athemspalt umgewandelt. Die Platte *d* heftet sich genau an die Verwachsungslinie *vw* und nimmt dadurch Theil an der Begrenzung des Athemloches (*atl*). Sie ragt nach vorn bis zum Vorderrande der Mantelhöhle und trägt ebenso wie ihr Homologon auf der linken Seite *a'* einen breiten membranösen Anhang *d'* (Fig. 12 u. 72), über dessen physiologische Bedeutung man zweifelhaft sein kann. Ich nehme an, dass diese breite Ringfalte, die nur am Vorderrande schwach entwickelt ist, aus dem kleinen bei *Daudebardia* vorhandenen Anhang (Fig. 54 *c'*) entstanden ist und sich in demselben Maasse verbreiterte, als die Peripalleal-Furche an Tiefe zunahm, zu deren Schutze, besonders um das Eindringen von Erde in dieselbe zu verhindern, sie sich anlegte. — Bei Betrachtung der LACAZE'schen Abbildung 9, welche eine *T. bisulcata* darstellt, deren unterer Mantelsaum von beiden Seiten nach oben über die Schale geklappt ist, so dass diese völlig von dem in Rede stehenden Anhang verdeckt wird, könnte man auf die Vermuthung kommen,

diese Bildung mit den „Schalenlappen“ (10, p. 4 u. 5), die bei manchen Pulmonaten, z. B. Vitrinen, *Helicarion*-Arten, angetroffen werden, zu vergleichen; doch, glaube ich, kann hier weder für eine physiologische noch für eine morphologische Gleichwerthigkeit irgend ein Beweis erbracht werden. Dass sich die Lappen zum Schutze der Schale auf dieser ausbreiten sollten, ist direct von der Hand zu weisen, da ja eben die Schale selbst zum Schutze dient und bei ihrer Festigkeit eines weiteren Schutzes nicht mehr bedarf; es könnte daher nur ein anderer Grund sein, der die Thiere veranlasste, jene Mantellappen über dieselbe auszubreiten. Ein solcher wäre etwa, auch die Schale mit einer Schleim absondernden Hautschicht zu bedecken, um so das Thier allseitig mit einem die Schnelligkeit der Bewegung in den Regenwurm-löchern fördernden Secret zu benetzen. Auch diese Ansicht lässt sich nicht aufrecht erhalten, weil eine Untersuchung dieser unteren Mantelanhänge lehrt, dass Schleimdrüsen sich nur auf der äusseren dorsalen Fläche derselben in grösserer Menge vorfinden, dagegen auf der inneren (die natürlich, wenn die Lappen sich über die Schalen schlagen, zur äusseren wird) fehlen, während sie doch gerade hier vorhanden sein müssten, um jenen Zweck zu erfüllen. Auch scheint, nach den Angaben von LACAZE, diese Haltung der Lappen nur bei *T. bisulcata* beobachtet zu sein, und selbst bei dieser nur in Ausnahmefällen, so dass die Annahme, diese Bildungen seien Schutzeinrichtungen für die Peripalleal-Furche, zunächst noch nicht in ihrer Berechtigung beeinträchtigt wird. — Morphologisch betrachtet, sind die unteren Mantelanhänge der Testacellen auch völlig verschieden von den Schalenlappen der *Vitrina*- und *Helicarion*-Gruppe und documentiren sich als Bildungen sui generis, für die ein in gleicher Stärke entwickeltes Homologon nicht nachzuweisen ist. Die Schalenlappen jener Gattungen sitzen stets oberhalb der Nackenfalte (resp. der Nackenfalten). Diese stellt nur den vorderen, besonders stark entwickelten Theil einer ringförmigen, längs der ganzen Mantelanwachslinie sich ausbreitenden Hautduplicatur dar, die nur rechts neben dem (eigentlichen) Athemloche durch einen Schlitz unterbrochen ist und dadurch in derselben Weise wie die bei *Daudebardia* mit *mk* (Fig. 3) und *d* bezeichneten Theile einen canalförmigen Athemgang herstellt. Die Nackenfalte einer *Vitrina* ist daher homolog den von uns mit *a+c* bei *Daudebardia* und *Testacella* bezeichneten Anhängen. Ein Homologon der Schalenfalte (resp. -falten) einer *Vitrina* fehlt diesen Gattungen und kann höchstens in dem Lippenwulst *b* angedeutet gesehen werden, denn denkt man sich diesen verbreitert und nach rückwärts über das Peristom der Schale geschlagen, so würde eine echte „Schalenfalte“ damit gegeben sei.

## II. Die Fussohle und die Fussdrüse.

Die Fussohle ist bei allen Daubebardien und Testacellen durch zwei mehr oder weniger deutlich ausgeprägte Längsfurchen in drei Felder, zwei seitliche und ein mittleres, getheilt, von denen jene mit zahlreichen kleinen Quersfurchen bedeckt sind, während dieses völlig oder annähernd glatt und etwas heller gefärbt ist. Die Breite des Mittelfeldes im Verhältniss zu den Seitenfeldern ist nun bei den einzelnen Arten etwas schwankend. Bei den beiden Daubebardien (*D. rufa* Fig. 2, *D. saulcyi* Fig. 13) sind alle drei Felder ungefähr gleich breit, höchstens das mittlere etwas breiter als jedes der benachbarten. Die Längsfurchen sind scharf ausgebildet. Die Querstrichelung der Seitenfelder ist eine sehr regelmässige, etwas schräg nach hinten und innen gerichtete, und jede Quersfurchung setzt sich auch auf die dorsale Fläche des Fussaumes fort. Die von LACAZE-DUTHIERS von der Fussfläche seiner *T. haliotidea* gegebenen Abbildungen zeigen das Mittelfeld etwas mehr als  $\frac{1}{3}$  so breit wie die ganze Fussfläche, ein Verhalten, das ich für Exemplare der *T. maugei* constatiren konnte, während es für die von Turin stammenden Exemplare der *T. haliotidea* nicht zutrifft. Es bestärkt mich dies in der schon von C. POLLONERA (11) geäusserten Ansicht, dass die von dem französischen Gelehrten untersuchte *T. haliotidea* nicht dieselbe Art, sondern eine nahe Verwandte der von dem italienischen Zoologen und mir untersuchten Form gewesen ist. Bei den mir vorliegenden Exemplaren der *T. haliotidea* ist der Unterschied zwischen Mittel- und Seitenfeld überhaupt nur ein sehr geringer. Er spricht sich nur in etwas hellerer Färbung und weniger ausgesprochener Querrunzelung aus. Längsfurchen zwischen denselben sind überhaupt nicht zu sehen, und die Breite des Mittelfeldes lässt sich daher nicht ganz genau angeben, beträgt aber höchstens  $\frac{1}{5}$  der Gesamtbreite. Ungefähr dieselben Verhältnisse treffe ich bei *T. bisulcata* (Fig. 14) und bei *T. fischeriana* an (Fig. 9 a), bei letzterer Art noch mit der Eigenthümlichkeit, dass auf dem Mittelfelde und zum Theil auch auf den inneren Rändern der Seitenfelder zahlreiche kleinere und grössere warzenförmige Erhebungen sitzen. Sie finden sich bei allen Exemplaren, welche im Museum der SENCKENBERGischen Gesellschaft zu Frankfurt a. M. aufbewahrt werden (etwa 7), und der Erhaltungszustand derselben ist, wie zwei auf Schnitten untersuchte Thiere zeigten, ein so guter, dass diese Plaques nicht auf Rechnung einer mangelhaften Conservirung gesetzt werden

können. Bei *T. gestroi* endlich ist die Dreitheilung der Sohle auch deutlich wahrzunehmen. Dass dieselbe (Fig. 15) vorn so viel breiter als hinten erscheint, beruht wohl nur auf besonderen Muskelcontractionen, die beim Absterben eintreten.

Die Fussdrüse ist bei beiden Gattungen ein stark entwickeltes, schlauchförmiges Gebilde, das zwar im Wesentlichen bei beiden gleich gebaut ist, im Einzelnen aber doch manche Unterschiede erkennen lässt. Zunächst ist schon die Lage derselben eine verschiedene. Bei den Daubebardien liegt die ganze Drüse als ein gerades Rohr vollständig innerhalb der Fussmuskulatur (Fig. 16), während sie bei den Testacellen in ganzer Länge frei in der Leibeshöhle liegt. Betrachten wir ihren histologischen Aufbau zunächst bei *Daudebardia*. Die zwei mir zur Verfügung stehenden Arten weichen hinsichtlich derselben nur in ganz unwesentlichem Detail von einander ab, doch gilt das Folgende speciell nur für *D. rufa*, da mir nur von dieser Art wirklich gut conservirte Schnitte zugänglich waren. Die Drüse ist fast so lang wie das ganze Thier, denn sie reicht von ihrer Mündung unterhalb der Mundöffnung bis zu einer Höhe nach hinten, die dem Hinterrande des Eingeweidesackes entspricht. Das Kaliber des Drüsenrohres ist überall das gleiche mit Ausnahme des hintersten Endes, wo es schmaler ist. Dabei bleibt aber die histologische Structur überall dieselbe, so dass die Betrachtung des in der Fig. 16 dargestellten, aus der Höhe der Cerebralganglien stammenden Schnittes genügt, um den Bau der ganzen Drüse zu erkennen. Der Drüenschlauch ist in die obersten Muskelschichten des Fusses eingebettet; nur zwei dünne Lagen von Muskelfasern, die zwischen sich stellenweise eine Blutlacune bilden, trennen denselben von der Leibeshöhle, in welcher die über der Drüse hinziehende Arterie *ar. ped.* schon liegt. Die Drüse besteht aus zwei Bestandtheilen, erstens dem erwähnten Schlauche, welcher das Secret nach aussen leitet, und zweitens den eigentlichen Drüsenzellen, die sich in sehr grosser Anzahl unter der Ventralfläche und neben den Seitenwänden des Schlauches in den aus Muskeln und Bindegewebszellen zusammengesetzten Fusskörper einsenken. Die langen Ausführgänge dieser retortenförmigen Drüsenzellen, die sich durch dichte und dunkle Körnelung des Plasmas leicht bemerkbar machen, münden längs einer schmalen Linie, die genau der Mediane der Ventralwand des Schlauches entspricht, in diesen ein. Die Rücken- und Seitenwände desselben weisen ein kleinzelliges cubisches Epithel auf. An der Ventralwand hingegen werden die Zellen höher, tragen lange Flimmerhaare und bilden zwei stark vorspringende

längs gerichtete Leisten. Die so im Drüsenkanal gebildete Rinne nimmt die Ausführgänge jener Drüsenzellen auf.

Die Gestalt der Fussdrüse der Testacellen, ihre Lage und Befestigungsweise am Boden der Leibeshöhle und ihre Zusammensetzung aus einem vorderen, an Drüsenzellen reichen Abschnitt und aus einem hinteren, mit zickzackförmig hin und hergewundenem Canallumen, der keine Drüsenzellen aufweist, diese Thatsachen sind von LACAZE-DUTHIERS schon für die *T. haliotidea* nachgewiesen worden, und ich habe sie für die fünf von mir untersuchten Arten bestätigen können. Immerhin bleibt noch einiges zu berichtigen und zu ergänzen. So betheiligt sich das hinterste Ende des Drüsenschlauches nicht an dem schlangenförmig hin und her gewundenen Verlauf, der eben erwähnt wurde, sondern erstreckt sich gerade und ohne Windungen nach hinten, so dass man an der Fussdrüse drei Abschnitte zu unterscheiden hat, die als drüsiger, gewundener und gerader bezeichnet werden können. Ferner ist LACAZE-DUTHIERS hinsichtlich der Histologie des Organs zu ganz anderen Resultaten als ich gekommen. Dass das grössere Volumen des vordersten Abschnittes dadurch bedingt wird, dass ein dicker Mantel von dicht an einander liegenden, retortenförmigen Drüsenzellen den Schlauch umgiebt und zwischen dessen Epithelzellen einmündet, scheint ihm ganz verborgen geblieben zu sein, denn er sagt nur: „La couche de cellules destinées à la sécrétion a, dans cette partie, des proportions tout autres que dans la partie inférieure. Les éléments constitutifs sont aussi plus remplis de granulations, plus ovoïdes et moins allongées; des intervalles paraissent entre ces éléments comme des diverticulum latéraux“. Wir finden also bei *Testacella* den vordersten Abschnitt der Drüse im Wesentlichen in derselben Weise aufgebaut, wie die ganze Drüse bei *Daudebardia*. Auch der Cilienbesatz auf der ventralen Wandung des Schlauches ist beiden gemeinsam, jedoch fehlen bei *Testacella* die Längsleisten, und ferner öffnen sich die Drüsenzellen nicht längs einer schmalen medianen Zone, sondern vertheilen sich über die ganze Wandung des Schlauches, wobei sie freilich in der Mehrzahl auf der Ventralfläche ausmünden; es hängt dieses mit der Anordnung der Drüsenzellen zusammen, die vorne auch von oben den Schlauch bedecken, während sie mehr nach hinten nur seitlich und ventralwärts von demselben sich ausbreiten. Im gewundenen Abschnitt des Drüsenschlauches bildet das Epithel zahlreiche niedrige Zotten und kleine Leisten und bedeckt sich allseitig mit niedrigen, sehr dicht stehenden Cilien. Besondere Drüsenzellen sind nicht zu erkennen, auch nicht nach Anwendung von Häma-

toxylin, welches dieselben im vordersten Abschnitt stark tingirt. Es betheiligen sich hier also wohl alle Zellen gleichmässig, wenn auch nur im geringen Maasse, an der Secretion. Endlich im hintersten gestreckten Theile des Organs begegnen wir wieder einer localisirten Ausscheidung. Der Charakter des Epithels bleibt im Wesentlichen der gleiche; aber von der dorsalen Medianlinie (Fig. 17 von *T. haliotidea*) stülpt sich dasselbe in Gestalt einer dicken Falte in das Lumen herein und trägt hier keine Cilien. Der Querschnitt dieser Falte erscheint kugelig und verzüngt sich stiel förmig an der Basis. Das Innere derselben wird dicht von kleinen Bindegewebszellen erfüllt, an die sich nach aussen unter dem niedrigen Epithel grosse, blasenförmige Zellen anschliessen, die zwischen den Epithelzellen zeitweilig ihr Secret zu ergiessen scheinen (Fig. 18). Erwähnt sei auch noch, dass eine dünne Ringmuskellage das Epithel von aussen in ganzer Länge des Drüsen-schlauches umgiebt und durch seine Contractionen wohl die Ausleitung des Secrets unterstützt.

Vergleichen wir die im Vorstehenden gemachten Angaben mit dem durch die Arbeiten von SEMPER (15), LEYDIG (14), SOCHACZEWER (13), SIMROTH (16), SARASIN (12) und HOUSSAY (16a) über die Histologie der Fussdrüse Bekannten, so ergibt sich, dass für dieses Organ bei *Daudebardia* jene Längsleisten, bei *Testacella* die physiologische und histologische Sonderung in drei verschiedene Abschnitte insofern charakteristisch sind, als sie bei anderen Pulmonaten noch nicht nachgewiesen sind. An jene Längsfalten erinnern übrigens die Lamellen, welche nach SARASIN von der Decke der Fussdrüse von *Helix nemoralis* und *personata* herabhängen. Vielleicht kommt den ventralen Längsleisten eine weitere Verbreitung zu, wenigstens machen die von SOCHACZEWER für *Arion empiricorum* und *Helix nemoralis* gegebenen Abbildungen dies wahrscheinlich, mit denen freilich die SARASIN'sche Zeichnung der letzteren Art nicht übereinstimmt. Dass Sinneszellen in der Fussdrüse nicht vorkommen, hat schon SIMROTH mit Recht gegen SOCHACZEWER behauptet.

### III. Die Histologie der Haut.

Betrachtet man die Haut des Rückens der *D. rufa* auf einem Querschnitte unter der Lupe, so fallen sofort zwei Zonen sehr deutlich ins Auge, eine äussere schmale, von schwärzlicher Farbe, und eine innere, ungefähr 4 mal so breite, welche weisslich gefärbt ist. In der unteren Hälfte der Seitenwandungen und im Fusse ist dieser Gegensatz nicht zu bemerken. Er wird hervorgerufen durch zahlreiche kleine,

sich verästelnde und durch Ausläufer mit einander anastomosirende Bindegewebszellen (Fig. 6 a), die mit schwarzen Pigmentkörnchen erfüllt sind und die schwarzblaue Färbung des Rückens bedingen. In der dorsalen Hälfte der Seitenwandungen ist die Zahl derselben eine sehr viel geringere, und an deren Basis fehlen sie sogar ganz. Die Sonderung in diese zwei Regionen fällt ungefähr zusammen mit derjenigen, welche allen Pulmonaten zukommt, und über die wir vornehmlich durch SEMPER und LEYDIG unterrichtet worden sind, nämlich in eine äussere Drüsen- und eine innere Muskelschicht. Dieselben sind nur in folgender Hinsicht von einigem Interesse. Die Zellen des Epithels schildert LEYDIG als von einer Cuticula bedeckt und an der Basalfläche in franzenartige Fasern auslaufend. Von der Richtigkeit dieser Angabe habe ich mich bei *Arion empiricorum* überzeugen können. Hier bei *D. rufa* aber hat das Epithel eine etwas andere Beschaffenheit. Die Cuticula derselben ist gut ausgebildet und lässt eine äussere schmale, dunkle und eine innere breite und etwas hellere Lage unterscheiden. Eine ähnliche derbe Begrenzung umgibt nun jede Epithelzelle auf allen Seiten; auf einem optischen Horizontalschnitt treten daher die Zellcontouren sehr deutlich hervor (Fig. 5). Die basale Wand springt an den mit Sublimat conservirten Thieren meist bogenförmig nach innen vor (Fig. 6), und an sie heften sich die radial verlaufenden Muskeln (*mu'*) und die Ausläufer vieler Bindegewebszellen an, eine Zerfaserung aber kommt an der Epithelzelle nicht vor. Der Kern derselben ist so gross, dass er fast die ganze Zelle erfüllt. Cilien trägt das Hautepithel nur an der Fusssole und, etwas grösser ausgebildet, an der dorsalen Fläche des Fussaumes, hier aber in ununterbrochener Continuität. — LEYDIG hat gezeigt, dass die grosse Drüsen, welche in der Haut der Pulmonaten vorkommen, theils Schleim, theils Pigment oder Kalkkörperchen absondern. Die ersteren sind stets einzellig, die letzteren hingegen pflegen sich mit dem bindegewebigen Maschennetz zu verbinden und mehrkernige, mit einander anastomosirende Schläuche zu bilden. Die *Daudebardia* nimmt nun insofern eine besondere Stellung unter den Stylomatophoren ein, als Drüsen der letzteren Gruppe bei derselben überhaupt nicht vorkommen. Sämmtliche Hautdrüsen sind einkernig, besitzen nur einen schmalen, protoplasmatischen Belag im Grunde der kochflaschenförmigen Zellmembran; sie sind demnach als Schleimdrüsen anzusprechen. Ihrem Inhalte nach zerfallen sie in zwei verschiedene Gruppen. Die einen (Fig. 6 g) sind erfüllt von zahllosen homogenen, bald heller, bald dunkler erscheinenden Schleimkügelchen, die sich bei Anwendung von DELAFIELD'schem

Hämatoxylin intensiv blau färben. Am Rücken und den Körperseiten stehen sie an Zahl hinter den Drüsen der zweiten Gruppe zurück, sind aber sehr zahlreich und fast ausschliesslich im Fusse vertreten. Bei der zweiten Drüsensorte ist das Secret homogen (*pgl'*), von grauer oder hellgelblicher Färbung, und wird von dem erwähnten Farbstoff überhaupt nicht angegriffen. Da beim Absterben offenbar ein Theil des Secrets entleert wird, bildet der Schleim in der Regel einen centralen Hohlraum, in dem zuweilen noch einige Körnchen liegen. Unter den Daudebardien kommen einige wenige — von 7 darauf hin untersuchten Thieren nur eins — Individuen vor, bei denen einzelne dieser Drüsen sich in Pigmentdrüsen umgewandelt haben (*pgl*). Das Secret hat dann eine braungelbe Färbung und körnige Beschaffenheit angenommen. Diese Zellen habe ich in meiner vorläufigen Mittheilung (17) über den Bau der *D. rufa* als einzellige, unverzweigte Pigmentdrüsen bezeichnet. — Pigmentzellen von gleicher Färbung, aber ganz anderem Bau und anderer Entstehung — es sind umgewandelte Bindegewebszellen — finden sich in der Haut der *Daudebardia* weit verbreitet, werden aber immer nur einzeln oder in sehr geringer Anzahl bei einander liegend angetroffen. LEYDIG erwähnt ihresgleichen nicht. Es sind grosse, rundliche Zellen von einem durchschnittlichen Durchmesser von 29—36  $\mu$ . Sie werden vollständig erfüllt von einer homogenen, braungelben Masse (Fig. 6 *pbi*), und unter der zarten Zellmembran erkennt man hier und da einen zarten, körnigen, vielleicht protoplasmatischen Belag und — auffallend genug — im Innern des Pigments einen dunkeln Kern mit Nucleolus. Diese Zellen liegen stets in einiger Entfernung unter dem Epithel und können daher ihr Secret, resp. umgewandeltes Plasma nie entleeren. Sie sind daher wohl aus jenen grossen, mit dunklem, körnigen Protoplasma versehenen Bindegewebszellen (*bi'*) hervorgegangen, die in der Haut der Mollusken so weit verbreitet sind. — Die schwarzen, die blaue Rückenfärbung bedingenden Pigmentzellen wurden schon oben kurz erwähnt (Fig. 6 *a*). Der Farbstoff tritt in Körnern auf, die in den Zellen des Rückens so massenweise vorhanden sind, dass sie dieselben vollständig erfüllen und den Kern verdecken. Auch in den zarten Verbindungsfäden lagert sich derselbe ab. — Unter den sog. „Schleimfurchen“ liegen die Hautdrüsen nicht zahlreicher als an anderen Stellen des Integumentes. Eine besonders starke Secretion findet also nicht längs derselben statt.

*D. rufa* und *sauleyi* besitzen ausser den erwähnten einzelligen Schleimdrüsen noch ein besonderes, Schleim absonderndes Organ, das wahrscheinlich identisch ist mit der von STREBEL (44) für *Glandina*,

*Streptostyla* und *Strebelia* neben der Afteröffnung nachgewiesenen Drüse. Dieselbe ist auf seinen Abbildungen mit *md* bezeichnet. Ein Unterschied scheint, nach den Zeichnungen zu urtheilen, nur insofern zu bestehen, als diese „Schleimdrüse“ bei jenen Gattungen sich nach innen vom Athemloch, also in die Mantelhöhle, oder wenigstens in den Athemgang öffnet — man vergl. z. B. seine Fig. 2, Taf. XXI —, während sie bei den Daudebardien ganz unabhängig von der Athemöffnung und über derselben ausmündet. Dieselbe liegt nämlich völlig eingebettet und daher äusserlich nicht sichtbar in jener verdickten Partie der rechtsseitigen Mantelfalte, welche das Dach des „Athemganges“ bildet. Bei *D. rufa* ist sie eine einfache, sackförmige Einstülpung, deren Boden sich zu einigen Falten erhebt und dadurch kleine Seitentaschen erzeugt. Bei *D. saulcyi* sind die letzteren länger und tiefer, so dass das Organ aus mehreren Drüsenschläuchen sich zusammensetzt. Der histologische Aufbau (Fig. 54, 61 x) ist bei beiden Arten gleich; die Epithelzellen sind hoch, schmal, cylindrisch, mit basalem, kleinem Kern, vacuolig erscheinendem Protoplasma und zarter Cuticula. Die Oeffnung liegt bei *D. saulcyi* neben und über, bei *D. rufa* über und etwas hinter der Athemöffnung.

Die Haut der *D. saulcyi* habe ich keiner näheren Untersuchung unterzogen, da das eine Exemplar zu mangelhaft conservirt war. Die von LACAZE-DUTHIERS für *T. haliotidea* gemachten Angaben lassen sich noch in folgenden Punkten erweitern. Die Epithelzellen werden nach aussen von einer gut entwickelten Cuticula bedeckt. Auf allen übrigen Seiten begrenzt sie hingegen eine zarte Membran, wodurch sie sich demnach von *D. rufa* unterscheiden. Nach innen zu verjüngen sich die Zellen, wie der französische Gelehrte richtig angiebt, seine andere Beobachtung hingegen: „on en trouve d'autres plus petites et arrondies ou polyédriques, qui établissent l'union des sommets entre eux et l'union des épithéliums proprement dits avec les fibres sous-jacentes“ kann ich nicht bestätigen. Man sieht auf Schnitten sehr deutlich, wie diese verschmälerten Enden der Zellen getrennt neben einander liegen und nicht durch zwischengeschobene Zellen verbunden werden. Ich finde sogar, dass vielfach die Zellen sich nur an der Cuticula gegenseitig berühren, an den Seiten jedoch durch schmale Spalten von einander getrennt werden; es ist dies aber wohl nur auf Schrumpfungen zurückzuführen. LACAZE verlegt das die Körperfärbung bedingende Pigment ebenfalls in die Epithelzellen, wie ich glaube, mit Unrecht, denn dieses hat seinen Sitz, ebenso wie bei *Daudebardia*, in kleinen sternförmigen, anastomosirenden Bindegewebszellen, die unter

dem Epithel liegen und dicht mit bräunlichen oder schwarzen Körnchen erfüllt sind. Schliesslich sei noch erwähnt, dass auch bei *Testacella* der Mangel echter Farb- und Kalkdrüsen und die Anwesenheit zweier Sorten Schleimdrüsen, wie bei der anderen Gattung, nachgewiesen werden konnte.

#### IV. Der Verdauungsapparat.

##### 1. *Daudebardia rufa*.

Der Verdauungscanal der *D. rufa* weist, abgesehen von der ausserordentlichen Grösse des Schlundkopfes, wenig besonders bemerkenswerthe Verhältnisse auf. An die querspaltige Mundöffnung schliesst sich eine kurze, längsfaltige „Mundhöhle“ (Fig. 20 *mh*) an, welche nach hinten in den fast der halben Körperlänge gleich kommenden Schlundkopf (*ph*, Fig. 89) führt. Genau in der Mitte seiner Rückenfläche entspringt ein mässig grosser Oesophagus (Fig. 89 *oes*), dessen Lage in der Leibeshöhle mancherlei Veränderungen ausgesetzt ist. Zuweilen findet man ihn über der hinteren Hälfte des Pharynx gerade nach hinten ziehen, seltener krümmt er sich auf dessen linke Seitenwand hinab, und bei der Mehrzahl der untersuchten Thiere wandte er sich auf der rechten Seite, den Schlundkopf umfassend, zum Boden der Leibeshöhle. Er geht äusserlich ganz allmählich in den Magen (*st*) über, ist aber von diesem durch andere Beschaffenheit des Epithels scharf abgesetzt, wie man schon bei Betrachtung der Innenfläche mittels einer Lupe erkennt (Fig. 21). Der Magen stellt eine an beiden Enden sich verjüngende, längliche Erweiterung dar, die vom Darm äusserlich nicht scharf abgegrenzt werden kann. Aus histologischen Gründen rechne ich ihn bis zur Einmündung der beiden Gallengänge. Der Darm ist kurz im Vergleich mit dem der vegetabilisch sich nährenden Pulmonaten. Nachdem er anfangs eine kleine Strecke nach hinten gelaufen ist, biegt er scharf um, steigt nach vorne, um etwa in der Höhe des Pylorus wieder umzubiegen und längs der rechten Körperwand gerade nach hinten zum Athemgange zu ziehen. Der Darm bildet also eine vordere und eine hintere Schlinge, die zusammen eine S- oder ringförmige Figur beschreiben. Schliesslich dringt der Darm in Gestalt einer kurzen, U-förmigen Schleife, die als Enddarm bezeichnet wird, in die Wandung der Mantelhöhle ein und öffnet sich mit dem After (*an*) in den Athemgang. Beachtenswerth ist, dass der Darm nicht in den Eingeweidebruchsack sich fortsetzt, sondern dieser wird ausschliesslich von der hinteren Leberportion

erfüllt. Wenden wir uns nunmehr zu einer Schilderung des histologischen Aufbaues dieser Organe.

Die Mundhöhle gleicht als Einstülpung der äusseren Haut ganz dieser letzteren, nur nimmt die Cuticula eine grössere Dicke an. Der Beginn des Schlundkopfes wird erstens durch eine plötzlich auftretende Verdickung der muskulösen Wandung und zweitens durch den von PFEFFER (18) entdeckten Kiefer (Fig. 20 *ki*) bezeichnet. Der letztere ist ein leicht bogenförmig gekrümmtes und schmales Chitingebilde, das auf dem Querschnitt keilförmig erscheint und daher von zwei Chitinplatten, die im spitzen Winkel zu einer glatten Schneide (Fig. 19 *e*) zusammenstossen, gebildet wird. Beide Platten sind nicht gleich breit, so dass man ihre Ränder (*a* und *b*) bei Betrachtung von der Fläche gleichzeitig übersehen kann. Der zwischen beiden Platten liegende Raum wird von Muskeln erfüllt, die den Kiefer an der Dorsalwand des Schlundkopfeingangs befestigen. Die Platten erscheinen fein und parallel der schneidenden Kante gestrichelt, was auf ein successives Wachsthum derselben hinweist. Die Flächen sind ganz glatt, nur in der Mitte der schmäleren (Fig. 22 *a*) deuten zarte Leisten die bei anderen Landpulmonaten vielfach so ausgesprochene Bildung von Furchen und Rippen an. Bei einem sehr grossen Individuum von 2 cm Länge mass die Sehne des vom Kiefer beschriebenen Bogens 0,92 mm, seine Schmalaxe 0,115 mm. Unter der Lupe ist derselbe demnach sehr deutlich zu erkennen.

Der Schlundkopf ist ein recht complicirtes Gebilde, das sich aber ohne Schwierigkeit auf die bei den Pulmonaten im Allgemeinen beobachteten Verhältnisse zurückführen lässt. P. FISCHER (5) hat für *D. sauleyi* eine ganz richtige, wenn auch sehr kurze Beschreibung gegeben. Bei der Betrachtung des Schlundkopfes (Fig. 23) fällt zunächst seine ungewöhnliche Länge auf, welche etwas weniger als der halben Körperlänge gleichkommt, und dann die Lage der Oesophagusmündung. Dieselbe liegt nicht, wie bei der Mehrzahl der Pulmonaten, am Hinterrande der Rückenfläche, sondern genau in der Mitte derselben, und schon hieraus kann man schliessen, dass der Schlundkopf der Daubebardien aus demjenigen einer typischen Lungenschnecke durch ungewöhnliche Streckung der Hinterwand desselben entstanden ist, was durch genaue Zergliederung des Organs vollauf bestätigt wird. Seine Gestalt gleicht einem Cylinder, der sich in der vorderen Hälfte von vorn nach hinten nur wenig, in der hinteren dagegen sehr stark verdickt und dadurch eine Art Keulenform annimmt. Die Seitenflächen dieser hinteren Anschwellung sind etwas abgeplattet und leicht

grubenförmig vertieft (Fig. 23), während die Rückenmediane zu einer Furche eingesunken ist, in der ein schmaler Wulst, die Radulascheide *rs*, ruht. Da dieselbe sich auch etwas auf die abgerundete Hinterwand herüberschlägt (Fig. 20 *rs*), so kann man mit PFEFFER (7) sagen, die Hinterwand bilde zwei muskulöse, vorspringende Seitenbacken (Fig. 26, 27 *d*). In den unter und vor diesen befindlichen Seitengruben entspringen die zwei starken Schlundkopfretractoren (jederseits einer) mit einer eiförmigen Verbreiterung. Etwas hinter dem Schlundkopf verschmelzen sie, nachdem sie zuvor durch den Nervenschlundring (siehe später) getreten sind, zu einem unpaaren Muskel (Fig. 89, 26 *ret*), welcher am Boden der Leibeshöhle nach hinten zieht und sich dabei der linken Seitenwand des Körpers nähert (Fig. 89 *ret*). Er dringt dann in den Eingeweidebruchsack und steigt bis in dessen letzte Windung, um hier als ein echter Columellarmuskel mit der Schalenspinde zu verwachsen. Die Antagonisten der Retractoren sind in einer grösseren Anzahl zarter Fäden gegeben (Fig. 26 *prt*), die an den Seitenflächen des Schlundkopfes entspringen und sich neben und unter der Mundhöhle an der Kopfhaut inseriren. Die Schlundkopfwandung ist rein muskulös, und da sie fast ausschliesslich aus Ringfasern sich zusammensetzt (Fig. 24, 25 *u*), erscheint sie äusserlich fein querstreifig. Nur längs der Mitte der Unterseite findet sich eine längsstreifige Zone (Fig. 27 *u''*), welche vorne schmal ist, hinten aber sich verbreitert und hier bis an die Seitenbacken heranreicht. Aus der Betrachtung des parallel zur Längsaxe geöffneten Schlundkopfes (Fig. 20) ersieht man, dass diese längsstreifige Partie (*u''*) sich dem umgeschlagenen Theile *u'* der eigentlichen Ventralwand *u* anlegt. Die eben citirte Abbildung ist nach einem Schlundkopfe gezeichnet worden, der nicht genau in der Mediane, sondern etwas neben dieser halbirt worden ist. Wie man sieht, wird die Schlundkopfhöhle fast ganz von dem langen Stützbalken der Radula (*car*) erfüllt, der wie ein Halbrohr längs der Mediane vertieft ist. Er geht hinten direct in die muskulöse Wandung über, wird aber ausserdem durch einige Muskeln in der Schlundkopfhöhle befestigt. So verbindet ihn in der vorderen Hälfte jederseits ein breites, aus vielen quengerichteten Fasern gebildetes Band (Fig. 22, 24, 25 *c*) mit den Seitenwänden, und hierzu gesellen sich noch einige feinere Fäden (*d'*, *d*), die aber zum Theil sich an der ventralen Radulapartie inseriren. Die mit den Zähnen besetzte Zungenmembran hat nämlich bei den Daubardien eine solche Ausdehnung erreicht, dass sie nicht nur die ganze vom Stützbalken gebildete Rinne auskleidet (Fig. 20 *r*), sondern sich auch um den

Vorderrand desselben herum auf die Unterseite bis zu deren Mitte fortsetzt. Die aus Bindegewebe und Epithel gebildete Membran, welche der die Zähnen tragenden Chitinplatte anliegt, läuft noch weiter nach hinten in mehrere längsgerichtete und an der Schlundkopfwandung befestigte Muskeln (Fig. 20, 22 *m* u. *b*) aus. Die Radula liegt nur auf der Vorderhälfte des Stützbalkens frei zu Tage, hinter der Oesophagusöffnung tritt sie in einen Längswulst (*y'*, Fig. 20) herein, der vom Dache der Schlundkopfhöhle in die Rinne des Stützbalkens hereinhängt und diese vollständig ausfüllt. Es ist dies derselbe Längswulst, den ich schon bei der Beschreibung der äusseren Gestalt des Schlundkopfes erwähnte und von ihm sagte, dass er den Anfang der Radula umhüllte und so zur Radulascheide (Fig. 23 *rs*) werde. Das Epithel (Fig. 28 *d.ep.*), welches diese Radulascheide allseitig auskleidet, steht in continuirlichem Zusammenhange mit demjenigen der Schlundkopfhöhle, so dass jene nur als ein in die Dorsalwand von dieser eingestülptes Divertikel anzusehen ist, dessen Lumen, wie jene Abbildung zeigt, U-förmig gestaltet ist. Das unter der Radulamembran liegende Epithel steht an den Seitenrändern überall in directem Zusammenhange mit dem Epithel der Schlundkopfhöhle, von dem es nur einen eigenartig modificirten Abschnitt darstellt (Fig. 24, 25). Der in Fig. 25 dargestellte Schnitt liegt schon hinter der vom ventralen Radularabschnitt bedeckten Strecke. Der mit *rs'* bezeichnete Blindsack heftet sich hinten an den mit *m* in Fig. 20 bezeichneten Muskel, während seine dorsale Wand weiter nach vorn die umgeschlagene Radula trägt, wie dies aus Fig. 24 ersichtlich ist.

Vergleichen wir nach dieser Schilderung den Schlundkopf der *D. rufa* mit dem eines typischen Landpulmonaten, etwa einer *Helix* — siehe RÖSSLER'S (19) Fig. 1, Taf. XXIV — so stellen sich der ausserordentlich mächtig entwickelte und dabei horizontal gerichtete Stützbalken der Radula und diese selbst als die charakteristischen Elemente dar, welche bei ersterer alle Abweichungen hervorgerufen haben. Durch die Grössenzunahme dieser Organe ist der geräumige Theil der Schlundkopfhöhle, welcher vor der Zunge einer *Helix* liegt, zu dem unscheinbaren Blindsack *rs'* geworden, ist die sonst steil abfallende Hinterwand zur hinteren Hälfte der Rückenfläche erhoben und hat die Endpapille der Zungenscheide ihre ursprünglich ventrale Lage mit einer rein dorsalen vertauscht.

Zum Schluss mögen hier noch einige histologische Bemerkungen über den Schlundkopf folgen. SEMPER (15, p. 354) verdanken wir die Mittheilung, dass sich Flimmerepithel im Schlundkopfe nur an

einer Stelle finde, nämlich auf einem Wulste, „der sich vom Schlunde aus an der oberen Wandung der Mundhöhle bis ziemlich weit nach vorn hinzieht“. Ich will dieselbe nicht direct als unrichtig hinstellen, obwohl es mir wenig wahrscheinlich ist, dass auf der dicken, das Schlundkopfepithel bedeckenden Cuticula Flimmercilien überhaupt vorkommen, und möchte dieselbe nur als für *Daudebardia* nicht zutreffend bezeichnen. — Das Gewebe, welches den Stützbalken der Radula aufbaut, hat eine sehr verschiedene Beurtheilung gefunden. SEMPER behauptete, es sei rein muskulöser Natur. CLAPARÈDE (22) und KEFERSTEIN (21, p. 1191) finden neben den Muskelfasern noch echte Knorpelzellen, SICARD (20, p. 45) giebt für *Zonites algirus* an: „Cet appareil se compose d'une partie fondamentale cartilagineuse“, LACAZE-DUTHIERS erwähnt ebenfalls echte Knorpelzellen für *Testacella haliotidea*, und GARTENAUER (24) spricht von einer „knorpeligen Platte der Zunge“ von *Helix*, *Arion* und *Limax*. Mir will es nicht gelingen, Knorpelzellen bei *D. rufa* nachzuweisen, und ich halte die SEMPER'sche Darstellung wenigstens für diese Art für allein zutreffend. Ein Blick auf die Figg. 24, 25, 28 zeigt, dass der Stützbalken fast ganz aus radial gerichteten Quermuskeln sich aufbaut, die auf jenen Querschnitten in ganzer Länge getroffen sind. Zwischen denselben schieben sich hier und da Bündel von längsgerichteten Muskelfasern (*lm*), die auf jenen Abbildungen im Querschnitt getroffen sind. In Fig. 24, einem weit nach vorn liegenden Schnitte, ist die Zahl solcher Längsbündel eine beträchtliche, und namentlich am dorsalen Rande häufen sie sich. Fig. 25 gehört einer etwas mehr nach hinten gelegenen, die Oesophagus-Mündung einschliessenden Region an. Hier haben dieselben schon etwas an Zahl abgenommen und am hinteren Schlundkopfe (Fig. 28) fehlen sie fast völlig. Die Längsfasern sind demnach in der vorderen Hälfte des Stützbalkens viel reichlicher als in der hinteren entwickelt und finden sich vornehmlich unter den dorsalen Längskanten der Seitenflächen. In den Figuren 29—31 gebe ich Abbildungen bei stärkerer Vergrößerung. Die erste derselben entspricht einem parallel mit der Medianebene durch die eine Seitenwand der Stützbalkenrinne geführten Schnitte. Die Längsfasern sind mit *a*, die radialen mit *b*, die in der dritten Raumdimension vereinzelt auftretenden Muskeln mit *c* bezeichnet. Die Längszüge stehen hier und da durch schräg gerichtete Seitenzweige mit einander in Verbindung. Den feineren Bau studirt man am besten auf Querschnitten. Fig. 30 stellt eine in der Nähe der ventralen Mediane eines solchen gelegene Partie dar, Fig. 31 seine dorsale Kante. Der Stützbalken wird von

einer zarten Membran allseitig umhüllt, die sich mit Hämatoxylin gleichmässig bläulich färbt und deren kleine Kerne daher nur schwer zu erkennen sind. Auf der Innenfläche (*in*), welche die eigentliche Rinne auskleidet, ist sie etwas dünner als auf der äusseren. In den sich eng an einander schmiegenden Radialmuskeln sind die Fibrillen und der längliche in der äusseren Hälfte zwischen diesen eingebettete Kern ohne Mühe nachzuweisen. Dort, wo die Längsmuskeln in Bündeln zusammenliegen, finden sich kleine, blasse, rundliche Zellen zerstreut zwischen diesen (*bi*). Es sind offenbar Bindegewebszellen, denn zu Gunsten ihrer knorpligen Natur vermag ich nichts anzuführen; es fehlt jede sie umhüllende Intercellularsubstanz.

Auf die Anordnungsweise der Zähne der Radula gehe ich hier nicht ein, da dieselbe schon vielfach Gegenstand der Schilderung gewesen ist und ausserdem ganz mit der von LACAZE-DUTHIERS für *T. haliotidea* beschriebenen übereinstimmt. Ein Mittelzahn fehlt vollständig. P. FISCHER (5) und alle späteren Autoren behaupten, die Zähne der *Daudebardia* seien von denjenigen der *Testacella* leicht dadurch zu unterscheiden, dass letztere auf der nach unten und hinten gerichteten Fläche des Zahnes einen besonderen Haken (*crochet*) besitzen, der durch eine Einbuchtung eben dieser Fläche entsteht. Diese Angabe ist nicht für alle *Daudebardia*-Arten richtig. In jeder Hälfte einer Querreihe stehen bei *D. rufa* etwas über 20 Zähne. Zählt man sie von der Mediane nach aussen, so bemerkt man an Zahn 5–10 eine den Testacellen ganz gleiche Bildung (Fig. 32), nur ist die Einbuchtung so klein, dass der Haken dicht über dem Basalknöchelchen sitzt. Die weiter nach aussen stehenden entbehren desselben (Fig. 33). Auf dieser Abbildung sind auch die Falten zu erkennen, welche die Radularmembran vor jedem Zahn bildet und so ein den Zahnreihen entsprechendes Streifensystem erzeugt.

In welcher Weise wird nun der geschilderte complicirte Apparat bei der Nahrungsaufnahme in Thätigkeit treten? Welche Schlüsse lassen sich aus dem anatomischen Befunde auf die Physiologie des Schlundkopfes ziehen? Aufgabe desselben ist nicht, die Beute, d. h. den kleinen Regenwurm, in kleine Stücke zu reissen, sondern denselben in toto oder in grossen Fetzen in den Oesophagus zu schieben. Es geht dies daraus hervor, dass man im Magen stets nur sehr grosse Theile jenes Thieres antrifft. Das Hervorstülpen der Radula aus der Mundöffnung besorgen die Protractoren (Fig. 26 *prt*), die mit ihrer Spitze nach hinten gerichteten Zähne werden sodann in die Haut des Wurmes eingeschlagen und derselbe, indem die Retractoren *ret*

den Pharynx zurückziehen, in die Schlundkopfhöhle befördert. Contrahiren sich nun die so mächtig entwickelten Radialmuskeln des Stützbalkens der Radula und einen Moment vorher die Ringmuskeln der Schlundkopfwandung, so wird der Wurm fest in die Zungenrinne gepresst und durch deren dichten Zahnbesatz an jeder Bewegung gehindert. In den Oesophagus gelangt der Bissen nun dadurch, dass die Muskeln *d'*, *d* (Fig. 22) abwechselnd mit den Muskeln *m*, *b* (Fig. 20, 22) in Thätigkeit treten. Durch Contraction der ersteren wird nämlich der die Stützbalkenrinne auskleidende Theil der Radula nach hinten, durch solche der letzteren nach vorn gezogen, und so gelangt die mit dem Secret der Speicheldrüsen schlüpfrig gemachte Nahrung allmählich in den Schlund. Der Kiefer kann wohl nur die Function haben, allzu grosse Beutestücke zu zerschneiden, wozu ihn sein scharfer, glatter Rand in hohem Maasse befähigen wird. Ein Vor- und Rückwärtsbewegen der Radula kann auch noch in anderer Weise bewirkt werden; der Stützbalken ist, wie die Untersuchung lehrt, sehr elastisch; contrahiren sich nun gleichzeitig die kleinen Retractoren der Zungenmembran *m* und *b*, so wird die Radula und damit auch der Stützbalken nach hinten gezogen und letzterer durch seine Elasticität beim Erschlaffen derselben wieder nach vorn geschoben. Wahrscheinlich bedient sich die *Daudebardia* immer gleichzeitig beider Methoden zur Bewegung der Radula.

Ueber die zwei Speicheldrüsen ist wenig zu sagen. Sie liegen als zwei flache, ovale, mehr oder weniger in die Länge gestreckte Gebilde (Fig. 89 *sal*) dem Anfange des Magens auf und werden durch Bindegewebe längs ihrer medianen Ränder an einander geheftet. Schon unter der Lupe bemerkt man, wie die einzelligen Drüsen sich zu Packeten anordnen und dem Organ dadurch einen lappigen Bau geben (Fig. 34). Der Speicheldrüsengang (Fig. 89 *d. sal*) zieht, wie immer, mit dem Oesophagus durch den Schlundring und mündet neben demselben in den Schlundkopf. Er setzt sich von aussen nach innen zusammen aus einer bindegewebigen Umhüllung, einer Muskelzone mit Längs- und Ringfasern und einem niederen Epithel, an dem ich eben so wenig wie SEMPER und SICARD Cilien entdecken kann. VON SIEBOLD's gegentheilige Angabe (23, p. 320) beruht daher sicherlich in ihrer Allgemeinheit auf einem Irrthum.

Der Oesophagus ist in seiner hinteren Grenze nur bei Betrachtung des inneren Epithels vom Magen deutlich zu unterscheiden. Oeffnet man beide Organe durch einen ventralen Längsschnitt, so bemerkt man an der Dorsalwand des ersteren 4—5 Längsleisten, die

unter der Lupe glatt erscheinen (Fig. 21 *ocs*). Auf dem Querschnitte (Fig. 35) fallen sie durch ihre Grösse den meist kleineren ventralen Falten gegenüber sofort auf. Im Magen (*st*) werden dieselben zahlreicher, bedecken sich mit vielen niedrigen Seitenzotten, und kleinere Leisten schieben sich unregelmässig zwischen die grösseren. Dies gilt jedoch nur für den Magen im leeren Zustande. Bei Thieren, deren Magen durch grosse Fleischballen stark ausgedehnt ist, verstreichen die Leisten und Zotten ganz oder erhalten sich doch nur an einzelnen, mehr contrahirten Stellen, und wahrscheinlich wird man die gleiche Erscheinung unter Umständen auch im Schlunde beobachten können. Das Epithel beider Organe wechselt sehr in der Höhe, je nachdem Contractionszustande der es von aussen umhüllenden Muskelschicht, die in eine innere Längs- und äussere Ringfaserzone zerfällt. Die Cuticula ist deutlich ausgebildet. SEMPER's Beobachtung, die auch von GARTENAUER (24, p. 45) wiederholt worden ist, dass im Schlunde die Kanten der Längsleisten vielfach flimmern, kann ich bestätigen (Fig. 35). Dem Magen hingegen möchte ich nicht eine nur strichweise, sondern totale Wimperung zuschreiben, denn ich vermisste die Cilien nur an so wenigen Stellen, dass ich diese für mangelhaft conservirt halten muss. Magen und Darm sind kaum von einander abgesetzt, sondern gehen ganz allmählich in einander über. Man kann die Einmündungsstellen der beiden Gallengänge (Fig. 36), welche einander gegenüberliegen, als die Hintergrenze des Magens ansehen, denn hinter denselben verstreichen allmählich die, wie es scheint, im hintersten verjüngten Abschnitt des Magens stets vorhandenen Falten, und dann treten die für den Darm charakteristischen Drüsen auf. Das Darmepithel wird nämlich von zahllosen kleinen, einzelligen Drüsen durchbrochen, deren hinterer angeschwollener Theil sich den flimmernden Epithelzellen von aussen anschmiegt, und die sich mit Hämatoxylin stark tingiren. Auf diese Drüsen hat zuerst GARTENAUER in seiner mehrfach citirten Dissertation (p. 32) hingewiesen. Er vermochte dieselben nur bei Landpulmonaten nachzuweisen, fand sie aber bei diesen in weiter Verbreitung, nämlich im Darm, Magen und in dem bei den Oeffnungen der Gallengänge vielfach vorkommenden (bei *Daudebardia* freilich fehlenden) Blindsacke. Diese Angabe ist in ihrer Allgemeinheit insofern nicht zutreffend, als sie bei unserer Art erst hinter der Leber-einmündung auftreten und von hier ab den Darm in ausserordentlicher Menge bis zum After begleiten.

Der Enddarm, d. h. der kurze in den Wandungen der Mantelhöhle liegende Theil des Tractus intestinalis, ist nur durch die Bil-

dung mehrerer Längsfalten vom vorhergehenden unterschieden. Der After vereinigt sich mit der Uretermündung zu einer Kloake, die in den Athemgang sich öffnet, wie dies bei der Schilderung der Mantelhöhle näher auseinandergesetzt werden soll.

Die Leber besteht, wie schon angedeutet wurde, aus zwei Portionen, die als vordere und hintere, resp. bei auseinandergelegten Eingeweiden als rechte und linke unterschieden werden können (Fig. 36). Hat man die *D. rufa* durch einen dorsalen Längsschnitt geöffnet, so zeigt sich die Vorderleber in mächtiger Entwicklung und mit drei Lappen (Fig. 89, 36  $v^1$ ,  $v^2$ ,  $v^3$ ) den Magen und Darm zum grössten Theile von oben verdeckend. Der zu ihnen gehörige Ductus hepaticus liegt in der Regel — die wechselnden Contractionszustände der sterbenden Thiere bedingen zuweilen kleine Verschiebungen — so, dass er in die Dorsalwand des Pylorus zu treten scheint, in Wahrheit gehört er jedoch der rechten Seite an (Fig. 89 *d. hep.*). Der vordere jener drei Lappen legt sich über und neben den rechten Magenrand (Fig. 89  $v'$ ), bei der Betrachtung der Ventralfläche des Magens (Fig. 37) kommt er daher links von ihm zu liegen. Der mittlere ( $v^2$ ) ist nach hinten, der hintere ( $v^3$ ) wieder nach vorn gewandt. Der Gallengang der hinteren und linken Leberportion öffnet sich, dem ersterwähnten gegenüber, auf der Ventralfläche in den Magen. Sie ist zwar auch in viele kleine Lappen zerfällt, aber doch ein einheitliches Gebilde ( $h^1+h^2$ ), das Anfangs die Zwitterdrüse (*zw*) zwischen sich fasst und dann die Rückenhaut zu dem kleinen „Eingeweidebruchsack“ ausstülpt.

Ueber die Histologie der Pulmonatenleber besitzen wir die schönen Untersuchungen von BARFURTH (25), der im Epithel der Leberacini drei Sorten von Zellen, nämlich Leber-, Kalk- und Fermentzellen unterscheidet. Trotz aller Bemühungen ist es mir nun nicht gelungen, bei *Daudebardia* Fermentzellen zu finden, sondern ich sehe in dem Epithel nur zwei Arten von Zellen, die offenbar den zwei zuerst genannten entsprechen. Die Kalkzellen (Fig. 38 *kz*) sind an ihrem Inhalte von phosphorsauren Kalkkörnchen sofort zu erkennen, denn dieselben besitzen einen sehr intensiven Glanz, und ausserdem hat ihr Protoplasma die Eigenschaft, sich mit Hämatoxylin blauroth zu färben. In dem grossen homogenen Kerne lagert ein schwer sichtbarer Nucleolus. An Zahl stehen sie weit zurück hinter den Leberzellen, die an ihrem bläschenförmigen, mit vielen kleinen Nucleoli erfüllten Kerne und den zahlreichen gelblichen Secretkörnchen zu erkennen sind (Fig. 38 *lz*). Nach BARFURTH liegen die letzteren bei *Arion* und *Helix* stets in besonderen Bläschen innerhalb der Zelle, während sie bei unserer Art

sich gleichmässig durch das Protoplasma vertheilen; der dem Lumen des Acinus zugekehrte Rand der Zelle ist etwas heller gefärbt als die mehr basalen Partien, weil sich in ihnen fast nur die kleinsten Secretkörnchen ansammeln. Da die den Fermentzellen eigenthümlichen Kügelchen durch Wasser gelöst werden, dieses aber beim Auswaschen der mit Sublimat getödteten Thiere in Anwendung kam, glaubte ich Anfangs diesem Umstande das Fehlen von Fermentropfen zuschreiben zu dürfen. Es hätten sich aber dann wenigstens Zellen nachweisen lassen müssen, deren von Vacuolen durchsetztes Protoplasma auf jene nachträgliche Veränderung hingedeutet hätte. Solche Zellen sind aber nicht vorhanden, vielmehr sind alle Zellen, soweit sie nicht Kalk enthalten, gleichmässig von Secretkügelchen erfüllt.

## 2. *Daudebardia sauleyi*.

Der Verdauungsapparat dieses Thieres weicht nur in wenigen Verhältnissen von demjenigen der eben beschriebenen Art ab. Der Schlundkopf ist noch etwas stärker entwickelt: er mass etwas über 8 mm in der Länge bei einer Totallänge des Thieres von 16 mm, erstreckt sich demnach durch die halbe Körperhöhle. Der dorsale, nicht auf die Hinterwand übertretende Längswulst der Zungenscheide und die muskulösen Seitenbalken sind auch nicht so stark ausgeprägt wie bei *D. rufa*, wenigstens bei dem einen mir zur Verfügung stehenden Exemplare. Der Schlundkopf verjüngt sich dadurch ein wenig an seinem Hinterende. Die Protractoren entsprechen im Wesentlichen ganz dem für *D. rufa* geschilderten Verhalten. Man kann an ihnen 2 Gruppen unterscheiden, eine obere, deren zarte Bänder vor und neben dem Mundrohr an der Kopfhaut entspringen und sich vor und seitlich von der Oesophagalöffnung inseriren, und eine untere, welche hinter dem Mundrande von der Fussfläche abgeht und sich hinter der Oesophaguswurzel an der Seitenwand des Schlundkopfes anheftet.

Die Retractoren haben im Vergleich mit denjenigen der *D. rufa* eine sehr bemerkenswerthe Reduction erfahren. Sie entspringen wie diese am Schlundkopf, passiren den Nervenschlundring und dringen sodann ungefähr in der Mitte der Leibeshöhle getrennt in die Fussmuskulatur ein (Fig. 98 *ret*). Sie sind also viel kürzer als bei *D. rufa* und haben ihren Charakter als Columellarmuskel vollständig eingebüsst, da sie in die Schalenwindungen überhaupt nicht mehr eindringen. Ausserdem verschmelzen beide nicht mit einander.

Dass diese Muskeln den Retractoren des Schlundkopfes der anderen Art homolog sind, kann nicht zweifelhaft sein; es wird dies durch den gleichen Ursprung, die gleiche Innervirung und durch folgenden Umstand bewiesen. Fig. 89 zeigt, wie bei *D. rufa*, die Retractoren schräg über dem Boden der Leibeshöhle zur linken Seitenwand des Körpers hinüberziehen. In der Mitte des Körpers befinden sich daher beide links von der Mediane, um sich etwas weiter nach hinten zu einem Muskel zu vereinigen. Würden sie in jener mittleren Körperregion sich in die Fussmuskulatur einsenken, so würde genau das für *D. saulcyi* charakteristische Verhalten eintreten, denn bei dieser ist die Insertionsstelle des rechten Retractors weit nach links verschoben und derjenigen des linken stark genähert, wie ein Vergleich mit den symmetrisch zur Mediane angeordneten Pedalnerven und den Retractoren der Fühler (*retr*, Fig. 98) lehrt. Die Ursache für diese Reduction der Zurückzieher ist offenbar darin zu suchen, dass die *D. saulcyi*, ebenso wie die Testacellen, einen eigentlichen Eingeweidebruchsack nicht mehr besitzt, indem die Leber vollständig aus der Schale heraus in die Körperhöhle verlagert ist und nur die Mantelhöhle sich in die Windungen derselben fortsetzt. Hand in Hand mit dieser Verlagerung musste natürlich auch diejenige des Columellarmuskels gehen, der dann durch seine Lage am Boden der Leibeshöhle zu einer Verschmelzung mit der resistenten Fusssohle geführt wurde. Einen ganz ähnlichen Vorgang werden wir später bei Besprechung der Fühlerretractoren zu erwähnen haben.

Den inneren Bau des Schlundkopfes habe ich aus Mangel an Material nicht so genau untersuchen können, wie er es wohl verdient. Immerhin geht aus FISCHER's Angaben und meinen Beobachtungen hervor, dass er im Wesentlichen mit *D. rufa* übereinstimmt. Ein Kiefer ist vorhanden, wie ich gegen den eben genannten Autor hervorheben muss. Er ist ganz glatt, wie bei der anderen Art gestaltet, scheint aber weicher zu sein, denn er ist ohne jeden Anflug einer bräunlichen Färbung und erscheint auf der Schlundkopfwandung bei Lupenbetrachtung wie eine weisse, sanft gebogene Falte. — Querschnitte zeigen, dass sich der Schlundkopf in einer Hinsicht demjenigen der Testacellen nähert und von *D. rufa* abweicht. Die Schlundkopfwandung der hinteren Hälfte hat sich in ihrer dorsalen Partie sehr verdickt (Fig. 39) und ist in zwei Lagen zerfallen, eine dünne äussere (*u'*) und eine dicke innere (*y*). Dieselben hängen nur vorn im Schlundkopf zusammen, weiter nach hinten trennen sie sich, und *y* umhüllt scheidenartig den Stützbalken von aussen, mit dem es oberhalb der

queren Aufhängebänder *c* verwächst. Die Muskelplatte *y* setzt sich ausserdem in die vom Zungenträger gebildete Rinne fort und umgibt hier die hintere Hälfte der Radula mit einem dicken, muskulösen Mantel (*y'*). In demselben sind die Fasern längsgerichtet, während sie in dem Abschnitt *y* ringförmig verlaufen. Ein Vergleich mit Fig. 28 zeigt, wie bei *D. rufa* zwar auch eine Muskelplatte die Radulascheide umhüllt, daß diese aber sehr viel zarter ist. — Die Gestalt der Radulazähnen hat P. FISCHER (5) richtig geschildert und abgebildet. Der bei den Testacellen und bei einzelnen Zähnen der *D. rufa* auf der Zahnunterseite befindliche Haken fehlt hier vollständig, ebenso ein Rhachiszahn. — Schlund, Magen, Mittel- und Enddarm verhalten sich wie bei *D. rufa*. Cilien konnte ich im Magen nur strichweise beobachten, was aber vielleicht nur an der ungenügenden Conservirung gelegen hat. — Die beiden Speicheldrüsen liegen wie gewöhnlich am Vorderrande des Magens, den sie von oben und seitlich bedecken, und auf dessen Ventralfläche sie sich auch etwas hinüberschlagen. Der linke Speicheldrüsenangang ist ungefähr noch einmal so lang wie der rechte; dies hängt erstens damit zusammen, dass die zugehörige Drüse etwas weiter nach hinten liegt als die rechte, und zweitens läuft dieser Canal nicht so direct wie der rechte zur Oesophaguswurzel hin. Er zieht nämlich zunächst auf die Unterseite des Magens, tritt dann mit dem Schlunde durch den Nervenring und steigt darauf zur Rückenfläche des Schlundkopfes empor. — Die paarige Leber liegt vollständig in der Leibeshöhle und dringt nicht in die Windungen der Schale ein. An der Vorderleber sind 4 grössere Lappen zu unterscheiden. Die beiden Gallengänge sind besonders gross, 2 mm lang.

### 3. Die Testacellen.

Bei den Testacellen zeigt der Verdauungscanal dieselben Abschnitte wie bei dem besprochenen Genus, doch ist die Gestalt und die Lage derselben in der Leibeshöhle in vieler Hinsicht eine andere. Besonders gilt dies für den Schlundkopf. Derselbe ist fast noch einmal so lang wie bei *Daudebardia*, so dass er bis in den hintersten Winkel der Leibeshöhle hineinragt und beim abgetödteten, contrahirten Thiere fast so lang wie diese selbst ist. Dabei liegt er aber nicht genau über der Mediane der Fussfläche, sondern, abgesehen vom vordersten Abschnitt, nach links verschoben, so dass er die linke Seitenhälfte der Fussfläche überdeckt. Es hängt dies mit der sehr eigenartigen Anordnung der Schlundkopfretractoren zusammen, auf die ich weiter unten im Einzelnen eingehen werde. Hier sei nur bemerkt, dass dieselben in grosser

Anzahl vorhanden sind, in zwei Längsreihen neben der dorsalen Medianlinie entspringen (Fig. 41, wo nur die rechte Reihe zum Theil gezeichnet ist, u. Fig. 42), sich aber sämmtlich an der linken Seitenwand des Körpers und der linken Hälfte der Fussfläche inseriren (Fig. 40). Es hat dies zur Folge, dass die hinteren zwei Drittel des Schlundkopfes um die Längsaxe von rechts nach links um ca.  $90^{\circ}$  gedreht erscheinen, wodurch die ursprüngliche rechte Seitenfläche dorsalwärts gekehrt wird und sich bei der Betrachtung von oben zunächst zeigt. Am Vorderende des Schlundkopfes entspringt der kurze Oesophagus (Fig. 42 *oes*), der sich gleich darauf zum Magen (*st*) erweitert. Die geschilderte Lage des Schlundkopfes bringt es mit sich, dass der ihm aufliegende Magen ebenfalls der linken Körperwand sich anschmiegt (Fig. 43 *st*); er wird durch zahlreiche Bindegewebssäden an dieser befestigt. Auf jene Erweiterung folgt ein schmalerer Abschnitt des Darmcanals, den ich auch noch zum Magen rechne, weil er noch vor der Einmündung der Gallengänge liegt, und den ich als Pylorus bezeichnen will. LACAZE-DUTHIERS nennt ihn Duodenum. Der Darm verläuft in derselben Weise wie bei *Daudebardia* und weist nur eine Eigenthümlichkeit auf. Bei *T. gestroi*, *maugei*, *haliotidea* und *fisheriana* erweitert er sich zu einer länglichen Blase, ehe er als Enddarm in die Wandung der Athemböhle tritt (Fig. 44, 90 *bl*); sehr wahrscheinlich kommt dieselbe auch *T. bisulcata* zu und ist hier von mir nur übersehen worden. GASSIES und FISCHER scheinen diese Blase schon gesehen haben, denn sie nennen den Enddarm „très-dilatable“. Je nach den Contractionszuständen ist natürlich die Lage der vom Darm gebildeten Schlinge eine verschiedene. Bei gut ausgestreckten Thieren steigt dieselbe nach vorn (Fig. 43 *d*), bei mehr zusammengezogenen (Fig. 91) wird sie ringförmig, und ein Theil des Darmes zieht von links nach rechts quer durch die Leibeshöhle.

Ich wende mich jetzt zu einer eingehenden Schilderung der einzelnen Theile des Verdauungsapparates, berücksichtige aber nur solche Verhältnisse, die selbst nach der ausführlichen LACAZE'schen Darstellung erwähnt zu werden verdienen. — Die derbe Chitincuticula, welche das Epithel des Mundrohres bedeckt, weist Einrichtungen auf, die auf eine secretorische Function einzelner Epithelzellen schliessen lassen. Der viel citirte französische Forscher beobachtete, dass sich an einzelnen Stellen das Epithel des Mundrohres besonders intensiv färbt: „Dans toute l'étendue de la membrane, les cellules cubiques sont placées sur un seul rang; mais dans ces points vivement colorés existe un petit cul-de-sac formé par dépression de la membrane, à la surface

de laquelle on voit l'orifice, tandis qu'en dessous pend un petit mamelon . . . Faut-il considérer comme glandules ces petits culs-de-sac? Rien ne s'y oppose, mais ce sont bien là, s'il en fut, les premiers rudiments d'une glande simple en cul-de-sac.“ Auf Querschnitten (Fig. 45) lassen sich diese Gebilde leicht studiren. Das Epithel bildet unter der dicken Cuticula zahllose Falten von sehr verschiedener Höhe, aber im Wesentlichen gleichem Bau. Viele von ihnen werden so lang, dass sie mit keulenförmig angeschwollener Spitze die ganze Cuticula durchsetzen und daher sehr wohl als Drüsen fungiren könnten; doch lässt sich eine solche Thätigkeit nicht mit Sicherheit aus ihrer Structur erschliessen, da alle Zellen des Epithels wesentlich gleich gebaut sind. Nur ein Umstand spricht für ihre secretorische Function. Die mit dem Lumen der Mundhöhle in Verbindung stehenden Zellen jener Falten färben sich mit Hämatoxylin ziemlich stark, eine Eigenschaft, die bekanntlich vielen echten Drüsenzellen ebenfalls zukommt. Ein wirklicher Beweis ist natürlich damit nicht erbracht, und man wird diesen wohl nur in der Erwägung finden können, dass die Epithelzellen sicherlich nicht die Cuticula durchbrechen würden, falls sie nicht zu der Mundhöhle bestimmte Beziehungen, die wohl nur secretorische sein können, unterhielten. Bei *T. maugei* (Fig. 46) sind diese Drüsen noch etwas einfacher gestaltet. Es sind einfache Zellenstränge, an denen also keine doppelten Zellenlagen zu bemerken sind, die als schmale, nach aussen anschwellende Fäden mit mehreren in diesen liegenden Kernen die Cuticula durchsetzen. Zuweilen gabeln sie sich. Manche bilden einen kleinen, kegelförmigen Höcker auf dem Epithel, von dem ein zarter Canal nach aussen führt. Ob der feinkörnige Inhalt desselben Protoplasma oder Secret ist, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die Mundhöhle setzt sich nach hinten in gerader Richtung in den mächtigen Schlundkopf fort. Beide Organe gehen bei *T. haliotidea* und *fisheriana* allmählich in einander über; bei *T. maugei*, *bisulcata* und *gestroi* markirt sich die Grenzlinie zwischen beiden auch äusserlich in sehr deutlicher Weise auf der Ventralwand. Die Musculatur bildet nämlich hier zwei dicke Backen (Fig. 47 b), die durch eine mediane Furche von einander geschieden werden. Es sind dieses wohl die „deux éminences charnues, arrondies, résistantes, constricteurs de la bouche“, welche GASSIES und FISCHER (l. c. p. 11) erwähnen. Auf die Furche treten die Längsfasern der äusseren, die Schlundkopfwandung bildenden Muskelschicht über. Jene Polster werden, wie man schon äusserlich erkennt, von einer dicken Lage von Ringfasern ge-

bildet und dienen daher offenbar dazu, auf den ergriffenen Regenwurm einen solchen Druck auszuüben, dass derselbe nicht im Stande ist, aus der Schlundkopfhöhle nach vorn zu entweichen.

Ueber den Bau des so complicirten Schlundkopfes sind wir durch LACAZE-DUTHIERS eingehend unterrichtet worden, und ich gebe die Fig. 48 nur deshalb, weil sie sämtliche Theile des Organs — soweit dies überhaupt möglich ist — zur Anschauung bringt und so den Vergleich mit dem Schlundkopf der *D. rufa* erleichtert (cf. Fig. 20). Der Schlundkopf der *Testacella* entspricht eigentlich nur der Hinterhälfte des gleichen Organs bei *Daudebardia*. Es geht dies aus der Lage der Oesophagusöffnung und der Radulascheide  $y'$  hervor. Diese beginnt bei beiden als eine Falte der Dorsalwand gleich hinter jener Oeffnung. Bei *Daudebardia* erfüllt sie nur die hintere Hälfte der vom Stützbalken der Radula gebildeten Rinne, bei *Testacella* hingegen diese in ganzer Länge. Das in Fig. 48 dargestellte Organ war fast genau median halbirt. Den Zusammenhang der Radulascheide  $y'$  mit der Dorsalwand  $y + u'$  erkennt man daher nur an einer Stelle, wo die Mediane verlassen ist ( $x$ ), was deutlicher aus dem Querschnitt Fig. 49 zu ersehen ist. Die Radulascheide wird bei *Testacella* nur in der vorderen Hälfte vom proximalen Theile der Radula ( $ma$ ) erfüllt, die ganze hintere stellt ein leeres Rohr dar, wie es bei *Daudebardia* nicht vorkommt. Von dieser Regel macht, soviel ich weiss, nur *T. fischeriana* — vielleicht auch die ihr so nahe stehende *T. bisulcata* — eine Ausnahme, indem hier die Odontoblasten der Zungenplatte ganz am hinteren Ende der Radulascheide sitzen. Man sieht bei Betrachtung der Rückenfläche des Schlundkopfes (Fig. 41) die Radulascheide hindurchschimmern und kann sie bis zum hintersten Ende verfolgen. Auch bei *T. maugei* reicht die Zunge noch ein gutes Stück in die hintere Hälfte der Radulascheide hinein. Noch in einer anderen Hinsicht weichen die Testacellen von *D. rufa* ab, nähern sich aber hierin der *D. sauleyi*. Die Dorsalwand stülpt sich nicht nur in die Stützbalkenrinne ein, sondern sie bildet noch eine zweite Lamelle jederseits, welche als ein dicker, aus Ringfasern gebildeter Mantel (Fig. 49  $y$ ) den Stützbalken umgreift und sich an dessen Ventralfläche anheftet. Es ist dies wohl so zu erklären, dass die bei *Testacella* ursprünglich wie bei *D. rufa* einfache Seitenwandung des Schlundkopfes sich in zwei Lagen spaltete, von denen die innere ( $y$ ) sich dem Stützbalken  $car$  anschmiegte. Damit eine solche Umbildung möglich war, musste natürlich zunächst eine musculöse Verbindung zwischen dem Stützbalken und der Seitenwandung bestehen, durch

deren Zug jene Abspaltung bewirkt wurde. Eine solche Verbindung haben wir bei *D. rufa* in den mit *c* bezeichneten (Fig. 24, 25) queren Muskelbündeln kennen gelernt, und ich bezweifle um so weniger die Homologie beider Bildungen, als irgendwelche andere Muskeln bei *Testacella* nicht vorkommen, die jenen Querzügen der *D. rufa* homolog sein könnten. Für die Richtigkeit dieser Ableitung spricht in überzeugender Weise der bei *D. sauleyi* vorliegende Befund, der ein genaues Mittelstadium zwischen den Testacellen einerseits und der *D. rufa* andererseits darstellt. Die Quermuskeln der letzteren (Fig. 39 *c*) sind auch hier vorhanden und dehnen sich viel weiter dorsalwärts aus — was freilich auf Fig. 39 nicht dargestellt werden konnte —, während der Muskelmantel *y* auch schon in geringer Grösse angetroffen wird und seinen gleichen Ursprung mit *c* dadurch beweist, dass er sich zusammen mit diesem an den Stützbalken anheftet. Bei der Betrachtung dieses Querschnittes möge sich der Leser erinnern, dass sowohl *y'* wie auch *y* nur in der vorderen Hälfte des Schlundkopfes mit der Dorsalwand *u'* in Zusammenhang stehen, weiter nach hinten diesen aber aufgeben. Die Identität der in *y* mit einander verwachsenen Muskeln mit *c* geht auch daraus hervor, dass sie in getrennten Zügen sich an den Stützbalken inseriren und auf einem Querschnitt mehrere Wurzeln derselben getroffen werden, da sie schräg von oben nach unten, von vorn nach hinten und parallel der Medianebene verlaufen.

Ein Vergleich zwischen Fig. 39 und 49 könnte beim Leser Zweifel erregen an der morphologischen Gleichwerthigkeit der mit *y'* bezeichneten Muskelumhüllung der Radulascheide, da doch bei *T. fischeriana* die Fasern in ganzer Länge, bei *D. sauleyi* in Querschnitten getroffen sind. Es erklärt sich dies so, dass bei beiden Thieren die Muskeln vorn ringförmig angeordnet sind, weiter nach hinten sich schräg und längs richten, endlich ganz hinten in typische Längsbündel übergehen. Der Schnitt 49 ist daher relativ weiter vorn, der andere mehr hinten durch den Schlundkopf geführt worden.

Somit glaube ich im Vorstehenden gezeigt zu haben, dass eins der charakteristischen Elemente des Schlundkopfes der Testacellen, der Muskelmantel *y* des Stützbalkens der Radula, ein Homologon bei den Daubebardien besitzt.

Einige andere Unterschiede zwischen beiden Gattungen sind mehr untergeordneter Art. Auf das Verschwinden des Kiefers sind wir schon durch die weiche Beschaffenheit desselben bei *D. sauleyi* vorbereitet worden. Die ventrale Partie der Radula (Fig. 48 *rd'*) ist

grösser geworden und im Zusammenhang hiermit auch die untere Radulatasche (*rs'*). Die Schlundkopfwandung hat sich mit Ausnahme einer dorsalen medianen Zone in zwei Schichten mit verschiedener Faserrichtung gesondert, in eine innere, mit Ringmuskeln (Fig. 49 *d'*), und eine äussere, mit schräg- und längsgestellten Fasern (*d* und Fig. 40, 44), während wir bei *Daudebardia* Längsmuskeln nur an der Ventralwand, aber auch hier nach aussen gekehrt, antrafen. Auch die Protractoren bieten nichts Neues, und so bleibt nur noch ein Punkt in dem Bau des Schlundkopfes zu erörtern, in dem beide Gattungen erheblich differiren, so erheblich, dass homologe Beziehungen zwischen beiden hierin nicht vorhanden zu sein scheinen: statt der zwei den Nervenschlundring durchbohrenden Retractoren der Daudebardien besitzen die Testacellen eine grosse Anzahl, bis zu 16 Paaren, die zu jenem Ringe in keiner Beziehung stehen und auch in völlig verschiedener Weise entspringen.

Die Retractoren des Schlundkopfes verhalten sich bei den untersuchten Arten nicht völlig gleich, indem ihre Zahl und Anordnung manche Differenzen aufweisen, auf die übrigens schon GASSIES und FISCHER hingewiesen haben. Am zahlreichsten sind die Muskeln bei *T. gestroi* vorhanden, wo ich jederseits 16 finde. Ganz genau lässt sich übrigens die Zahl bei keiner Art feststellen, da neben einander liegende Muskeln nicht selten fast in ganzer Länge oder auf kürzere Strecken mit einander verwachsen. Bei *T. haliotidea* sind ungefähr ebenso viele Muskeln vorhanden, ich zähle jederseits 15. *T. fischeriana* und *bisulcata* besitzen etwas weniger, ca. 12 Paare, endlich bei *T. maugei* ist der Verwachsungsprocess so weit vorgeschritten, dass sich die Zahl überhaupt nicht mehr bestimmen lässt, und zwar sind nicht nur die Muskeln einer Seite, sondern auch die rechten mit den linken theilweise verschmolzen. Man findet bei dieser Art nur zwei dicke Muskelbänder, die dort, wo sie im hintersten Winkel der Leibeshöhle an der von Seitenwand und Fussfläche gebildeten Kante sich inseriren (Fig. 44 *mu*), mit einander verschmelzen und daher längs der Insertionslinie, mit Ausnahme des vordersten Endes, völlig einheitlich gebaut sind. An diesem Punkte erhalten sich nämlich beide Bänder (*mu* und *mu'*), so dass die Insertionslinie sich vorn gabelt.

Die Betrachtung der Seitenflächen jedes Muskelbandes lehrt einige Verhältnisse kennen, die an das Verhalten der anderen Arten erinnern. Wie aus der Abbildung ersichtlich ist, wird der rechte Muskel durch drei oberflächliche Furchen in vier Abschnitte gesondert. Auf der linken Seite ist nur eine solche Furche vorhanden. Bei einem zweiten

Exemplar waren rechts nur zwei, links überhaupt keine Furchen ausgebildet. Die Individuen verhalten sich also etwas verschieden, indem sich Anklänge an die früheren Verhältnisse (mehrere isolirte, hinter einander gereihete Muskelbänder) in verschiedenem Grade erhalten haben. Noch deutlicher spricht sich das ursprüngliche Verhalten am Schlundkopf längs der medianen Seite der Muskeln aus. Hier erkennt man nämlich noch eine grössere Anzahl isolirter Wurzeln, die aus der Rückenwand des Schlundkopfes entspringen, so dass es keinem Zweifel unterliegen kann, dass die *T. maugei* ursprünglich ebenso, wie die anderen Arten der Gattung noch jetzt, jederseits zwischen 10 und 15 getrennte Schlundkopfretractoren besessen hat, die dann nachträglich in hohem Maasse verwachsen.

Betrachtet man die Retractoren bezüglich der Anordnung ihrer Insertionspunkte an der Körperwandung, so ergibt sich bei den untersuchten Arten eine sehr auffallende Verschiedenheit. Da die Muskeln längs der dorsalen Medianlinie des Schlundkopfes entspringen (Fig. 42), so sollte man erwarten, dass sie sich in zwei Reihen bilateral symmetrisch an der Rückenwandung anhefteten. Dieses Verhalten treffen wir nun bei keiner Art an, sondern immer ist die Symmetrie in hohem Maasse gestört. Sehen wir ab von den hintersten Retractoren, die sich im hintersten Winkel der Leibeshöhle, dort, wo Rücken- und Fussfläche zusammenstossen, inseriren und natürlich des engen Raumes wegen sich nicht verschieben können, so sind sämtliche übrigen Muskeln von rechts nach links aus jener hypothetischen Stellung gerückt, und zwar die einzelnen Retractoren bei demselben Thier sehr verschieden weit, so dass sich die Insertionsstellen auf eine breite Fläche der Körperwandung vertheilen. In Fig. 50 habe ich die Anheftungsstellen der meisten Muskeln von *T. gestroi* eingezeichnet; die punktirte Linie scheidet annähernd die rechten von den linken Retractoren. Das Thier ist in der Mediane der Rückenwand durch einen Längsschnitt geöffnet und die sämtlichen Eingeweide entfernt worden, so dass man bei *a* die Fussfläche, den Boden der Leibeshöhle, sieht. Es fällt sofort auf, dass die reihenweise Gruppierung der Insertionspunkte fast vollständig verloren gegangen ist, denn manche Retractoren derselben Schlundkopfhälfte inseriren sich neben einander. Von den rechten Retractoren haben die vordersten fünf eine Art der Anheftung, wie sie vermuthlich ursprünglich allen zugekommen ist. Sie inseriren sich nämlich genau hinter einander in der Medianlinie der Rückenwand (Fig. 50 *b*). Von den linken zeigen nur die zwei vordersten noch diese primitive Anordnung hinter einander und unmittelbar neben

der dorsalen Medianlinie (c). Alle übrigen rechten Retractoren, mit Ausnahme der hintersten, vertheilen sich über die linke Seitenwand des Körpers, während die Mehrzahl der linken, wie aus der Figur ersichtlich ist, sich in zwei Reihen an die Fussfläche ansetzt. Contractiren sich diese Muskeln, so muss der Schlundkopf eine sehr auffallende Lagerung annehmen. Seine linke Seitenfläche wird wenigstens in der hinteren Hälfte an den Boden der Leibeshöhle gezogen, auf die rechte wird ebenfalls ein Zug nach links ausgeübt und dieselbe so scheinbar zur Dorsalfäche gemacht. Die Vorderhälfte des Schlundkopfes kann diese Drehung von  $90^{\circ}$  um die Längsaxe von rechts nach links nicht vollständig ausführen, da sie ja vorn am Mundrohre angewachsen ist. Aber etwas hinter diesem beginnt die Drehung Anfangs in geringem Maasse, wird nach hinten zu immer deutlicher und ist von der Mitte des Schlundkopfes an völlig ausgebildet. Da mir nur ein Spiritusexemplar mit der geschilderten unsymmetrischen Lage des Schlundkopfes zur Verfügung stand, kann ich nicht entscheiden, ob diese auch dem lebenden Thiere zukommt. Es ist möglich und nach einer von LACAZE-DUTHIERS für *T. haliotidea* gegebenen Zeichnung (seine Fig. 13) sogar wahrscheinlich, dass sich die Retractoren so weit strecken, dass die Dorsalseite in der That nach oben gekehrt wird. Der Schlundkopf rückt dann auch vielleicht in die Medianebene, da ja sein vorderer und hinterer Fixationspunkt in dieser liegen, während er, wenn die Muskeln sich verkürzen, mit der Drehung auch nach links verschoben wird. Da die beiden Endpunkte sich an dieser Verschiebung nicht betheiligen können, muss der Schlundkopf sich etwas biegen und so beim todten Thier die in Fig. 40 und 42 für zwei andere Arten dargestellte Knickung aufweisen.

Nehmen wir an, dass die Retractoren ursprünglich alle neben der dorsalen Mittellinie sich anhefteten, weil diese Anordnung die natürlichste sein würde, und ausserdem von 7 Muskeln der *T. gestroi* noch eingehalten wird, so haben sich *T. haliotidea*, *bisulcata* und *fischeriana* hinsichtlich ihrer Muskelinsertionen in einem Punkte noch weiter rückgebildet als die eben geschilderte Art. Bei diesen sind nämlich sämtliche Retractoren vom Rückenintegument abgerückt (Fig. 40, 43 *mr*). Die rechten heften sich längs einer Linie der linken Körperwand an, die als Grenze zwischen Rücken und Seitenfläche angesehen werden kann; die linken inseriren sich am Seitenrande der Fussfläche, sind also nicht so weit verschoben wie die entsprechenden Muskeln bei *T. gestroi*, die bis zur Mitte des Bodens der Leibeshöhle gerückt sind, wie denn überhaupt jene Arten im Vergleich mit dieser in der

reihenweisen Gruppierung der Insertionspunkte ein primitiveres Verhalten zeigen. Unter den linken Retractoren der *T. haliotidea* finde ich übrigens 2—3, die sich etwas anders verhalten als die übrigen (Fig. 42 a): sie inseriren sich nämlich wie die rechten am Dorsalrande der Seitenwand. — Bei *T. maugei* endlich treffen wir die weitgehendste Umgestaltung. Sie documentirt sich nicht allein in der oben geschilderten Verwachsung aller Muskeln einer Reihe, sondern auch darin, dass das rechte Muskelband (zusammen mit dem linken) an der Grenzlinie von Seitenwand und Fuss befestigt, also weiter als bei irgend einer anderen Art von der dorsalen Mediane sich entfernt hat (Fig. 44). Das linke hingegen steht in dem Verschiebungsprocess auf derselben Stufe wie die entsprechenden Muskeln von *T. haliotidea*, *bisulcata* und *fischeriana*.

Es bleibt jetzt noch die Frage zu erörtern, ob die Retractoren der Testacellen denjenigen der Daubardien und damit auch der Mehrzahl der Pulmonaten homolog sind, oder ob sie als Bildungen sui generis angesehen werden müssen. Nur die letztere Ansicht möchte ich vertreten. Die Annahme, dass jeder Retractor der *Daubardia* sich in mehrere Muskeln aufgelöst hätte, und dass aus dem ursprünglich lateralen Ursprung derselben am Schlundkopfe durch ein Hinaufrücken ein dorsaler geworden wäre, diese Annahmen würden gewiss ohne Bedenken gemacht werden können, um die Homologie beider Bildungen zu vertheidigen, aber wie wäre es dann zu erklären, dass die Retractoren der Testacellen die sonst bei Stylommatophoren ganz allgemeine Passage durch den Nervenschlundring nicht aufweisen, dass sie sich theilweise an der Seiten- und sogar Rückenwand des Körpers, anstatt im Fusse oder an der Schale inseriren, und dass sie nicht, wie die Retractoren der Daubardien, von besonderen Nerven der Pedalganglien versorgt werden, sondern Seitenzweige solcher Nerven erhalten, die sich in der Körperwandung unter und in der Nähe der Insertionsstellen ausbreiten? Die rechten Retractoren erhalten auf diese Weise sicherlich Ausläufer des linken Parietalnerven (siehe weiter unten im Capitel Nervensystem), denn dieser innervirt die linke Seitenwand, die linken hingegen beziehen ihre Nerven aus der Fussohle und damit aus den Pedalganglien. Es betheiligen sich also zwei verschiedene Centren an der Innervation der Retractoren der Testacellen, gewiss ein merkwürdiges Verhalten, das darauf hinweist, dass man diese Muskeln als Ausläufer der Musculatur der Körperwandung anzusehen hat, und nicht als Theile der Musculatur des Schlundkopfes —

wie bei den Daudebardien —, mit dem sie erst secundär in Verbindung traten.

Zum Schlusse der Besprechung des Schlundkopfes gehe ich noch auf einige histologische Details ein. In dem Stützbalken der Radula finde ich fast dieselbe Structur, wie sie von *Daudebardia* schon geschildert wurde. Er ist rein musculöser Natur, und ich halte daher die Angaben von LACAZE-DUTHIERS über die Verbreitung von Knorpelzellen in demselben für unrichtig, da solche überhaupt nicht vorkommen. Die Vertheilung der Radial- und der Längsmuskeln ist wie bei der anderen Gattung und wird durch Fig. 49 zur Genüge erläutert. In Fig. 51 gebe ich eine Abbildung der Aussenzone eines Querschnittes des Stützbalkens von *T. fischeriana*. Die Zusammensetzung jedes Muskels aus zahlreichen parallelen Fasern ist deutlich erkennbar. Die länglichen, mit vielen kleinen Nucleoli erfüllten Kerne liegen meist nicht weit vom Aussenrande mitten zwischen den Fibrillen, von etwas körnigem Protoplasma umgeben. Die Kerne haben also die gewöhnliche, bei den Muskeln der Mollusken angetroffene Lage, was ich nur deshalb betone, weil der französische Gelehrte sich hierüber nicht äussert, auf seiner Fig. 28 die Kerne aber so gezeichnet sind, als ob sie den Muskelbändern von aussen anlägen und nicht zwischen den Fibrillen ihren Sitz hätten. An denjenigen, meist am Aussenrande gelegenen Stellen, wo die Radialmuskeln auf Querschnitten auseinanderweichen, trifft man nur zweierlei Elemente an. Die Mehrzahl derselben sind Längsmuskeln, die auf dem Querschnitte getroffen sind (Fig. 51 *mu*), aber ihre Identität mit den Radialmuskeln schon durch das gleiche Aussehen documentiren. Dazwischen liegen Zellen, die zu den gewöhnlichen Bindegewebszellen gerechnet werden müssen, und von denen zwei Sorten unterschieden werden können. Die einen (Fig. 51 *bi'*) erscheinen feinkörnig, blass, manchmal vacuolenreich, was aber vielleicht nur Folge der Conservirung ist. In den anderen findet man eine sehr grosse Anzahl grober, heller Körner, etwa wie in einer Drüsenzelle, und diese Zellen haben auch die Eigenschaft, sich mit DELAFIELD's Hämatoxylin intensiv zu färben, was die anderen nicht thun. LACAZE-DUTHIERS hält nun alle diese drei Elemente, die Querschnitte der Längsmuskeln und die Bindegewebszellen, für Knorpelzellen „à contenu plus ou moins granuleux et à noyaux fortement accusés et facilement colorables“, ohne freilich irgendwelchen Beweis für die knorpelige Natur dieser Gebilde zu erbringen. Ein solcher ist auch nicht zu liefern, da eben jede Spur von einer knorpeligen Intercellularsubstanz fehlt. Der französische Zoologe hat sich durch

das Vorkommen von Knorpelzellen in der Zunge anderer Gastropoden, das ja mehrfach beobachtet wird, in diesem Falle zu einem falschen Analogieschlusse verleiten lassen. Er bezeichnet den Stützbalken geradezu als „cartilage“, da er knorpelige Elemente auch noch sonst an demselben antrifft, nämlich in Gestalt von zwei concentrischen Membranen, welche den Träger der Radula allseitig einhüllen. „Il nous paraît donc qu'ici l'élément cartilagineux est représenté à la fois par les deux couches externes et internes hyalines, plus épaisses dans le bourrelet médian intérieur de la gouttière, et par les lacunes remplies de cellules occupant entre les fibres musculaires vers les extrémités du croissant les espaces fusiformes“. Von dem Vorhandensein dieser beiden Schichten kann man sich ebenso leicht überzeugen, wie es schwer ist, ihre histologische Natur zu ergründen; doch ist es mir klar, dass die LACAZE-DUTHIERS'sche Darstellung nicht völlig dem Sachverhalte entspricht. Die äussere Membran ist rein fibrillärer Structur, und das cubische Epithel, von dem jener Autor spricht, kommt nirgends vor (Fig. 52 a). Die Fibrillen laufen parallel zur Oberfläche des Stützbalkens und liegen in der Ebene eines Querschnittes. Eingestreut zwischen ihnen findet man schmale, stäbchenförmige Kerne mit einigen kleinen Nucleoli. Sie liegen bald dicht beisammen, bald mehr zerstreut, ohne die Regelmässigkeit, welche man in echten Epithelien anzutreffen gewohnt ist. Auch ihre Höhe innerhalb der Fibrillenschicht wechselt, wie aus Fig. 52 sofort ersichtlich ist; bald schmiegen sie sich an die Basal-, bald an die Aussenfläche an, und wie unser Pariser Gewährsmann richtig angiebt, schieben sie sich an den Dorsalkanten des Stützbalkens und längs der inneren Mediane in grösserer Anzahl über einander. Die Fibrillenschicht ist auf der Innenfläche des Stützbalkens höher als auf der Aussenseite, wo sie (Fig. 51 a) meist so zart ist, dass die Kerne alle in gleicher Höhe, wie bei einem Plattenepithel, liegen. — Die innere Schicht ist überall ungefähr gleich dick. Auch sie ist aus feinen Fibrillen zusammengesetzt, die ebenso wie in der Aussenlage gerichtet sind. Kerne fehlen vollständig, und man wird hierdurch auf die Vermuthung geführt, dass diese Zone keine selbständige Gewebsform, sondern nur ein Plasmaproduct von Zellen darstellt, die später verloren gegangen sind, etwa wie die Muskeln unserer Süsswasserturbellarien in der Jugend Kerne besitzen, später dieselben aber verlieren und nur aus Fibrillen bestehen. Die Rückbildung der Kerne in dieser inneren Schicht muss übrigens schon frühzeitig beginnen, denn auf Schnitten durch eine sehr jugendliche *T. haliotidea* war nichts von

ihnen zu sehen. Diese Fibrillen als Plasmaproduct der benachbarten Gewebezellen anzusprechen, ist nicht möglich, denn sie sind sowohl von der äusseren Schicht als auch von den Radialmuskeln vollständig getrennt. Jeder der letzteren wird allseitig von einer dünnen Membran begrenzt, die an den Enden etwas dicker wird und sich hier kuppenförmig wölbt. Die Fibrillen der inneren Schicht heften sich an diese Kuppen an, und sie dienen somit zur Befestigung der Radialmuskeln, aber ohne dass die Fibrillen von diesen mit jenen in directem Zusammenhang stehen. — Ob nun die hyaline Kittsubstanz, welche die Fibrillen beider Schichten zusammenhält, identisch ist mit derjenigen des Bindegewebsknorpels, wie er z. B. in den Ligamenta intervertebralia der Säuger sich findet, oder ob jene Schichten aus einfachem fibrillärem Bindegewebe bestehen, lässt sich schwer entscheiden und ist ja auch eigentlich gleichgültig. Solange keine Knorpelkapseln um die Kerne der äusseren Zone sich nachweisen lassen, muss ich der letzteren Ansicht den Vorzug geben.

Den Bau der Radula hat LACAZE-DUTHIERS so genau erörtert, dass ich hier nur darauf aufmerksam machen will, dass ein kleiner rudimentärer Mittelzahn jeder Querreihe bei einigen Arten angetroffen wird, nämlich bei *T. maugei* und *bisulcata*, während er *T. haliotidea*, *gestroi* und *fischeriana* fehlt. Bei *T. maugei* besitzt er auch noch einen kleinen Haken auf der Unterkante, wogegen diese bei *T. bisulcata* ganz glatt ist. Der viel citirte französische Forscher fand bei den von ihm untersuchten Exemplaren der *T. haliotidea* einen Rhachiszahn, den Turiner Individuen hingegen fehlt derselbe, wie dies schon mit Recht POLLONERA (11) hervorgehoben hat, ein weiterer Beweis dafür, dass unter diesem Namen zwei sehr nahe verwandte, aber doch verschiedene Arten einbegriffen werden.

Hinsichtlich der übrigen Abschnitte des Verdauungsapparats beschränke ich mich auf folgende Angaben. Die Faltsysteme in dem kurzen Oesophagus und in dem grossen Magen unterscheiden sich ebenso von einander, wie ich dies oben für *D. rufa* geschildert habe (Fig. 21), und es ist daher nicht ganz zutreffend, wenn GASSIES und FISCHER einen Unterschied zwischen beiden Organen nur in der Weite des Calibers sehen. Nach LACAZE-DUTHIERS sondert sich die Muskelschicht des Magens in zwei Lagen: „l'une à fibres longitudinales, l'autre à fibres transversales; celle-ci, plus épaisse, et intérieure“. Hier liegt wohl nur ein Lapsus calami vor, indem ich bei den Testacellen, gerade wie bei den übrigen Pulmonaten, die Ringfasern nach aussen von den Längsmuskeln antreffe. Zwischen den Epithelzellen des Magens, die

stets eine deutliche Cuticula besitzen, münden hier und da, vornehmlich auf der Spitze der Falten einzellige Drüsen derselben Art aus, wie sie im Darm und Enddarm in so ungeheurer Zahl angetroffen werden und schon von *Daudebardia* geschildert wurden. Gallengänge, Darm und Enddarm flimmern überall, im Magen hingegen treffe ich Wimperzellen nur strichweise an, wage aber nicht zu entscheiden, ob dies nicht vielleicht bloß Folge einer ungenügenden Conservirung ist. In dem Leberepithel findet LACAZE-DUTHIERS nur zwei Zellsorten, die offenbar den Leber- und den Kalkzellen entsprechen; diese bilden in der That die Hauptmasse des Epithels. Unter ihnen scheint aber noch eine dritte Sorte vorzukommen, deren Zellen immer einzeln und zerstreut stehen, und die wohl den Fermentzellen entsprechen. Da mir nur conservirtes Material zur Verfügung steht, kann ich diesen Punkt nicht völlig klarstellen. Die besagten Zellen fallen durch den Besitz einer sehr grossen, fast den ganzen Zellkörper ausfüllenden Vacuole auf. In derselben liegt ein gelbwandiges Bläschen ohne Inhalt, wie ich vermüthe, das Fermenttröpfchen, dessen eigentliche Substanz durch den Alcohol gelöst worden ist. — Die einzelligen Drüsen, welche die Speicheldrüsen bilden, zerfallen offenbar in zwei Gruppen, die vermüthlich auch eine verschiedene physiologische Bedeutung haben werden. Aeusserlich erscheinen zwar alle Drüsenzellen gleich, färbt man aber mit Hämatoxylin, so tingirt sich bei der einen das ganze Protoplasma intensiv blau, bei der anderen nur der Kern. Denselben Unterschied habe ich, wie hier nachträglich bemerkt sein soll, auch bei *D. rufa* beobachtet.

## V. Die Mantelhöhle und die Lagerung der in ihr befindlichen Organe: Lungengewebe, Herz, Niere und After.

### 1. *Daudebardia rufa*.

Die Fragestellung, welche mich bei Ausführung dieser Untersuchungen leitete, brachte es mit sich, den Schwerpunkt derselben auf das Studium der Mantelhöhle und der Topographie der ihr eingelagerten Organe, namentlich des Herzens und der Niere, zu legen. Denn da die Testacellen, wie aus dem Studium der einschlägigen Literatur hervorging, in jeder Hinsicht echte Stylommatophoren sind, so musste ich es als meine Hauptaufgabe ansehen, eine plausible Erklärung für die so auffallende Abweichung von der sonst üblichen Lagerung dieser Organe zu erbringen. Ich bin, wie immer, hierbei von der Untersuchung der muthmaasslichen Stammformen der Testa-

cellen, von den Daudebardien, ausgegangen, und ein glücklicher Zufall hat es gefügt, dass mir gerade zwei Arten zur Verfügung standen, die in der That zwei Stufen des von den Testacellen durchlaufenen Umbildungsprocesses zu repräsentiren scheinen. Beide verhalten sich aber in vieler Hinsicht so abweichend von einander, dass eine gesonderte Schilderung geboten ist.

Bei *D. rufa* finden wir nur eine Abweichung von dem typischen Verhalten der Landlungenschnecken. Der Boden der Mantelhöhle, das sog. Diaphragma der älteren Autoren, stellt eine einfache glatte Membran dar, ohne Blutmaschen und ohne Beziehungen zu anderen Organen, abgesehen vom Enddarm, der, wie immer, in ihn eintritt. Der Herzbeutel, die Niere, der Ureter und das Lungengewebe gehören daher ausschliesslich dem Dache der Mantelhöhle an, wozu ich der schmalen, spaltförmigen Ausdehnung der Höhle wegen auch die lateralen Partien der Wandung rechne, welche Dach und Boden mit einander verbinden. Ein Blick auf Fig. 4 genügt, um die Anordnung jener Organe im Mantel zu erkennen. Die linke Seitenhälfte wird fast ganz von der Niere (*re*) eingenommen. Diese verjüngt sich vorn und hinten, und es entsteht so zwischen ihrem Vorderende und dem linken Mantelrande ein Raum, der von dem Herzbeutel ausgefüllt wird. Diese so weit nach vorn, fast bis an den vorderen Verwachsungsrand (*vw*) des Mantels verschobene Lage des Herzbeutels ist für *D. rufa* charakteristisch; finden wir denselben doch sonst ganz allgemein im hintersten Winkel der Mantelhöhle. Die Längsaxe des Herzbeutels ist etwas schräg zu der des Körpers gestellt, und zwar so, dass die nach vorn gekehrte Vorkammer etwas nach rechts von der hinter ihr gelagerten Kammer liegt. In Fig. 53 habe ich die Contouren des Herzbeutels und der Niere etwas schematisch bei der Betrachtung von oben dargestellt. Wie man sieht, legt sich die Niere in demselben Maasse, wie sie sich verbreitert, von oben her über den Herzbeutel, was auch aus Querschnitt Fig. 54 ersichtlich ist. Die Niere reicht nach hinten bis zum Beginn der Windungen des Leberbruchsackes, an deren Bildung sie sich mit ihrem hintersten verschmälerten Ende in geringem Maasse theiligt. Die Niere hat im lebenden Thiere ein hell-gelbliches Aussehen. Ganz vorn geht sie in den Ureter (Fig. 53 *ur*) über, der sich nach vorn noch weiter als die eigentliche Niere ausdehnt. Er ist ein Rohr mit Anfangs rundlichem, später dreieckigem Querschnitt (Fig. 54, 55 *ur*), welches neben dem rechten Seitenrande der Niere nach hinten zieht und in dieser Ausdehnung als Ureter descendens oder primärer Ureter bezeichnet wird. Unge-

fähr in gleicher Höhe mit dem Hinterende der Niere biegt er im spitzen Winkel nach vorn um und mündet zusammen mit dem Rectum in den Athemgang etwas hinter dem Athemloch aus. Dieser letzte Abschnitt des Harnleiters wird als Ureter ascendens oder secundärer Ureter bezeichnet (Fig. 53, 54, 55 *ur'*). Der kurze Gang, den Enddarm und Ureter nach ihrer Vereinigung zusammen bilden, die Kloake, ist auf Schnitt Fig. 55 in ganzer Länge getroffen worden. Wie man sieht, gehört derselbe vollständig dem Dache der Mantelhöhle an. Bei *ag* liegt eine kleine Einstülpung, die ich mit punktirten Linien bis zur Höhle fortgesetzt habe. Sie stellt den ersten Anfang des Athemganges dar, der einige Schnitte weiter nach vorn in ganzer Ausdehnung sichtbar wird (Fig. 56 *atg*) und einerseits durch das Athemloch (*atl*) mit der Lungenhöhle, andererseits durch eine zweite Oeffnung gerade über jenem mit dem Kloakengang (*kl*) communicirt. Man kann daher auch sagen, Kloake und Athemloch vereinigen sich zum Athemgange. — Was nun die Blutmaschen des Lungengewebes anbetrifft, so sind dieselben bei unserm Thier so schwach ausgebildet, dass sie bei Betrachtung der Innenfläche des Mantels mit einer starken Lupe kaum wahrgenommen werden können; am meisten fällt noch ein starker, rechts vom Ureter verlaufender Längssinus (Fig. 54 *sin'*) in die Augen. Erst die Betrachtung von Querschnitten zeigt, dass die Blutmaschen sich überall in einfacher Lage über dem inneren Epithel des Mantels ausbreiten und durch bindegewebige Zellenstränge und Platten gebildet werden. So überziehen sie besonders die Ventralfläche von Niere und Herzbeutel und treten bei letzterem vorn, wo er frei in das Lumen der Höhle hereinragt, auch auf die Rückenwandung über. Das oben erwähnte Längsgefäß scheint das Blut aus den seitlichen Theilen des Lungengewebes zu sammeln und nach vorn bis zur Vorkammer zu leiten. Da nun, wie wir sahen, das Herz so weit nach vorn verlagert ist, so liegt der bei weitem grösste Theil des Lungengewebes hinter demselben, so dass man vollständig berechtigt ist, die *D. rufa* zu den opisthopneumonen Stylommatophoren zu rechnen, vorausgesetzt, dass man sich dabei erinnert, dass die Stellung der Kammer zur Vorkammer sich wie bei der Mehrzahl der prosopneumonen Schnecken erhalten hat. Auf die Histologie von Niere, Ureter und Herz gehe ich in einem besonderen Capitel ein; hier sei nur diejenige der Mantelhöhle erwähnt. Diese wird überall von einem Plattenepithel ausgekleidet, das nur in der Kloake, im Athemgange und in der Umgebung des Athemloches zu einem cubischen sich erhöht. Cilien finden sich

auch nur an den zuletzt genannten Regionen, wie mir scheint, in strichweiser Vertheilung; überall sonst fehlen sie.

## 2. *Daudebardia sauleyi*.

Die Mantelhöhle dieser Art und die ihrer Decke eingelagerten Organe zeigen in doppelter Hinsicht ein Verhalten, das von der vorigen Species abweicht und zu den Testacellen hinüberleitet. Erstens bildet das Dach der Mantelhöhle eine grosse bruchsackförmige Ausstülpung in die Athemkammer herein und birgt in derselben Niere und Herzbeutel, jene dorsal, diesen ventral gelagert; und zweitens hat sich der Boden der Höhle, das Diaphragma, längs seines Randes tief ventralwärts in die Leibeshöhle eingesenkt und dadurch den Raum der Höhle beträchtlich vergrössert. Als eine weitere Eigenthümlichkeit dieser Art haben wir zu verzeichnen, dass die Kloake sich nicht in den Athemgang öffnet, sondern völlig getrennt von ihm ausmündet. Auf dem Querschnitte Fig. 60 sind die geschilderten Verhältnisse zu übersehen. Von der Decke der Lungenhöhle (*cav. pul.*) hängt bei *w* ein Sack in diese herein. In demselben ist dorsalwärts der Querschnitt des Ureter descendens (*ur*) getroffen, darauf folgt ventralwärts die an den zahlreichen inneren Falten leicht kenntliche Niere (*re*), und an dieser hängt der Herzbeutel (*per*), in dem links (in der Abbildung rechts) die Kammer, rechts die Vorkammer liegt. Das Plattenepithel, welches die Lungenhöhle auskleidet, überzieht auch diesen mächtigen Bruchsack. Durch die punktirten Linien habe ich den Querschnitt vervollständigt und mit dem bei der Section unter der Lupe wahrgenommenen Befunde in Uebereinstimmung gebracht. Da mir nämlich nur ein Spiritusexemplar zur Verfügung stand, war ich gezwungen, dasselbe erst zu öffnen und makroskopisch zu untersuchen und dann erst einzelne Theile in Querschnitte zu zerlegen. Das Diaphragma stellt nun keine einfache Membran dar, die längs der Linie, in welcher Rücken- und Seitenfläche zusammenstossen, angeheftet ist. Es hat sich vielmehr jederseits längs dieser Linie bis zur Fussfläche eingestülpt und dadurch zwei sackförmige Nebenräume der eigentlichen Lungenhöhle geschaffen (*div.* und *div'*), welche die im hintersten Winkel der Leibeshöhle befindlichen hinteren Leberlappen von beiden Seiten umgreifen. Zur weiteren Erläuterung des Gesagten diene Fig. 57, bei der der Leser sich jedoch zu vergegenwärtigen hat, wie steil (cf. Fig. 8a) — wenigstens an dem mit Alcohol getödteten Thiere — die Mantelhöhle zur Fussfläche gestellt ist. Man sieht in jener Zeichnung von vorn, in der Richtung der Körperlängsaxe, in die Lungenhöhle hinein, deren

Diaphragma bis auf den hintersten Abschnitt (*di*), welcher Leber (*hep*) und Enddarm (*rec*) umhüllt, abgetrennt ist. Von dem Bruchsack der Mantelhöhllendecke ist fast nur der Herzbeutel zu sehen, der am rechten Rande etwas von der Niere überragt wird. Wenn ich jene Divertikel der Lungenhöhle (*div*, *div'*, Fig. 60) als Ausstülpungen des Diaphragmas bezeichnet habe, so bedarf dies noch einer kurzen Erläuterung. Wir können annehmen, dass das Diaphragma rechts ungefähr an dem mit *x* bezeichneten Punkte der Seitenwandung des Körpers sich anheftete. Nach erfolgter Ausstülpung in die Leibeshöhle (*lbh*) sollte man erwarten, das Epithel des Diaphragmas vom *x'* bis nach *x* hin deutlich verfolgen zu können. Dies ist aber nicht möglich, da dasselbe so niedrig ist, dass es sich von der bindegewebigen Grenzmembran, welche die Körperwand gegen die Leibeshöhle hin abschliesst, nicht unterscheiden lässt. In der Höhle findet sich überall ein flimmerloses Plattenepithel, das nur am Athemloche (*atl*, Fig. 61) etwas erhöht ist und hier auch Cilien trägt. Diese weit nach hinten verschobene Communication (Fig. 8) zwischen Athemkammer und Aussenwelt ist so kurz, dass eine besondere Unterscheidung eines Athemganges von einem Athemloche nicht geboten erscheint. Die Fig. 58—61 geben ferner ein getreues Bild von der Gestalt der Niere und des Ureters. Letzterer gliedert sich in derselben Weise wie bei *D. rufa* in einen Ureter descendens und ascendens. Die Niere dehnt sich spitz auslaufend bis zum Vorderrand der Lungenhöhle aus und erscheint ganz vorne auf dem Querschnitt rundlich. Etwas hinter der vordersten Spitze öffnet sie sich dorsalwärts in den Anfangs engen, rundlichen, später aber breiter und spaltförmig werdenden Ureter descendens. Fig. 58 zeigt beide Theile des Harnapparates in voller Ausbildung und den Ureter durch eine kleine Einschnürung in zwei Abschnitte von sehr verschiedener Grösse gesondert, die aber noch in offener Verbindung mit einander stehen. Etwas weiter nach hinten ist die Niere noch breiter geworden (Fig. 59), und der Ureter hat sich in einen grossen rechten und einen kleinen linken Kanal getheilt, von denen aber nur der letztere den eigentlichen Ureter descendens darstellt, in dem ersterer, etwas weiter nach hinten, in voller Breite als Blindsack endet. Mit der Theilung des Ureters hat sich auch eine solche der Niere durch eine Einschnürung vorbereitet. Fig. 59 *kl* stellt den Kloakengang mit der Oeffnung des Ureter ascendens (*ur'*) dar; es ist ein breiter, mit Flimmerepithel ausgekleideter Spalt im Mantel, der sich nach vorn und hinten, allmählich spitz auslaufend, noch eine Strecke weit ausdehnt und vor der Athemöffnung ausmündet.

In ihm liegt wieder die Harnöffnung (Fig. 59 *ur'*) weiter nach vorn als der After (Fig. 60 *an*). Auf der Höhe des in letzterer Abbildung dargestellten Schnittes ist die Trennung in der Niere vollständig geworden, und zwar hat sich die kleinere linke Portion etwas dorsalwärts von der rechten verschoben und zieht allein, zusammen mit dem Ureter, in die Windungen der kleinen Schale herein. Da die Leber, wie schon oben angegeben wurde, sich nicht aus der eigentlichen Leibeshöhle herausstülpt, wird der in der Schale liegende rudimentäre Eingeweidebruchsack nur von Niere, Ureter und Mantelhöhle gebildet. Fig. 61 liegt eben vor Beginn des Uebertritts dieser Organe in die Schalenspirale. Der hieran Theil nehmende Abschnitt der Lungenhöhle (*cav. pul'*) hat sich von dem Hauptraum (*cav. pul*) durch eine Membran geschieden. Die untere Nierenportion ist schmaler geworden und läuft nach hinten spitz aus. Das Gleiche gilt von der oberen, die neben dem absteigenden Harnleiterschenkel liegt. Weiter nach hinten wird sich dieser mit dem aufsteigenden (*ur. asc*) vereinigen, was ich freilich nicht direct auf Schnitten habe verfolgen können, da der Eingeweidesack beim Loslösen der Schale durchriss und zum Theil in dieser verblieb (Fig. 8), was jedoch an sich so zweifellos ist, dass ein besonderer Nachweis dieses Zusammenhanges überflüssig ist. — Das Lungengewebe ist, wie bei *D. rufa*, so schwach ausgebildet, dass es unter der Präparirlupe kaum beobachtet werden kann. Auf den Querschnitten findet man die Blutmaschen überall über dem Epithel des Daches der Lungenhöhle zu einer einschichtigen Lage angeordnet (Fig. 58—61 *l*). Da zu diesem auch die Oberfläche des Niere und Herzbeutel umschliessenden Bruchsackes gehört, so überzieht das Lungengewebe auch diese Organe. Wie bei der anderen Art dieser Gattung zieht das Hauptgefäss (*sin*), welches das arteriell gewordene Blut sammelt, neben dem primären Ureter nach vorn und führt eine Anzahl von Schnitten vor dem in Fig. 58 dargestellten, noch vor der Oeffnung der Niere in den Harnleiter, über die Niere hinweg nach rechts in die Vorkammer.

Fragen wir schliesslich, ob und durch welchen Verschiebungsprocess aus dem fast noch typischen Verhalten der Mantelorgane der *D. rufa* die complicirtere Lagerung bei *D. saulcyi* hervorgehen konnte, so ist die Antwort aus einem Vergleich der Fig. 54 mit der Fig. 60 leicht zu gewinnen. Denken wir uns einen Zug quer und von rechts nach links auf den Mantel der ersteren Species ausgeübt, so müssen die ursprünglich neben einander liegenden Organe: Ureter, Niere, Herzbeutel, so über einander geschoben werden, wie sie uns bei *D. saulcyi* entgegentreten. Dann wird auch die Lungenvene ihre Lage am rechten

Mantelrande (Fig. 54 *sin*) mit derjenigen am linken (Fig. 60 *sin*) vertauschen, und die „Nierenspritze“, die Communication zwischen Niere und Herzbeutel, welche bei der deutschen Art (Fig. 54 *nsp*) an der rechten unteren Kante des Pericards liegt, wird bei der syrischen Verwandten die dorsale Herzbeutelwand durchbrechen müssen, wie es in der That der Fall ist (Fig. 60 *nsp*). Aus dieser im Princip gleichen Lagerung der Organe beider Arten wird man schliessen dürfen, dass sich bei *D. saulcyi* ursprünglich die Mantelorgane topographisch ebenso oder wenigstens fast ebenso verhielten wie noch jetzt bei *D. rufa*; dass dann dieselben einer Zugkraft unterworfen wurden — deren muthmaassliche Ursache wir noch später zu erörtern haben werden — welche sie in der geschilderten Weise umlagerte und Hand in Hand hiermit einerseits jenen Bruchsack hervorrief, andererseits, indem sich ihre Wirkung auch auf das Diaphragma ausdehnte, die Bildung der geschilderten Divertikel veranlasste. Dieser letztere Punkt bedarf noch einer kurzen Erläuterung. Denken wir uns den Punkt *x* (Fig. 54) im Mantel einer *Daudebardia*-artigen Schnecke durch ausserordentliches Wachsthum der rechten Seitenhälfte desselben so nach links verschoben, dass er die Lage des Punktes *y* einnimmt, so muss auch auf die Strecke *yz* der Seitenwand der Lungenhöhle ein Druck ausgeübt werden, welcher zunächst am linken Rande eine Ausstülpung des Diaphragmas in die Leibeshöhle bewirken und später eine ebensolche auch am rechten veranlassen wird, falls erstere in Folge des von den inneren Organen der Leibeshöhle ausgeübten Gegendruckes ihr Maximum an Grösse erreicht hat. Es ist demnach wahrscheinlich, dass die Divertikel des Bodens der Lungenhöhle durch dieselbe Ursache entstanden, welche den Ureter über, den Herzbeutel unter die Niere verlagerte und alle drei zu einem mächtigen Bruchsack des Daches der Lungenhöhle hervorwölbte.

### 3. Die Testacellen.

LACAZE-DUTHIERS beginnt seine Schilderung der Respirationsorgane der *T. haliotidea* mit den Worten: „La Testacelle est un Pulmoné déformé“, und mit vollem Recht, denn die Organe der Mantelhöhle zeigen ausserordentlich abweichende Lagerungsverhältnisse, die sich aber, wie ich hoffe zeigen zu können, von den bei den Daudebardien angetroffenen Befunden ableiten lassen. Charakterisirt werden sie im Wesentlichen dadurch, dass

1) der secundäre Ureter noch nicht angelegt ist, der primäre, allein vorhandene, sich daher im Hintergrunde der Lungenhöhle öffnet,

und der Harn von hier aus durch Flimmerepithel zum Athemloch befördert wird;

2) der Ureter am hinteren Ende der Niere entspringt, nicht, wie sonst allgemein üblich, am vorderen;

3) der Herzbeutel auf der rechten Seite der Niere liegt, und die Kammer nach vorn, die Vorkammer nach hinten kehrt — Opisthopleurionie;

4) das Diaphragma sich ähnlich wie bei *D. saulcyi* in die Leibeshöhle ausstülpt und so eine Erweiterung der Lungenhöhle bildet, die ich als Luftsack bezeichnen will;

5) alle untersuchten Testacellen ein gut entwickeltes Geruchsorgan besitzen, das mit dem von SPENGLER für die meisten Gastropodenabtheilungen nachgewiesenen Sinnesorgan homolog ist. Ich werde dasselbe erst bei Besprechung des Nervensystems schildern.

Die einfachsten Verhältnisse treffen wir bei *T. maugei* an, insofern hier die Niere noch ganz (Fig. 44 *re*) in der Decke der Mantelhöhle liegt und sich nicht bruchsackförmig hervorgestülpt hat. Ich beginne die Schilderung daher mit dieser Art an der Hand der Querschnitte Fig. 62—65, welche von hinten nach vorn zu auf einander folgen. Sie sind so dargestellt worden, dass die rechte Seite der Zeichnung auch derjenigen des Thieres entspricht, mit Ausnahme von Fig. 63, welche umgekehrt orientirt ist. Werfen wir zuvor einen Blick auf Fig. 44, welche die Mantelhöhle geöffnet und das Dach derselben nach links hinübergeschlagen zeigt. Wo dasselbe am linken Seitenrande mit der Seitenwand des Körpers resp. der Fusskante zusammenstößt, heften sich, wie wir schon früher sahen, die zu 2 Bändern verwachsenen Schlundkopfretractoren an. Rechts von diesen liegt im Mantel die Niere, ein gelbliches Organ von geringer Höhe, das sich nach vorn und nach hinten verjüngt und in der Mitte am breitesten ist. Auf der Zeichnung tritt dieselbe nur zum kleinsten Theil hervor, da mehr als die rechte Seitenhälfte von dem Herzbeutel überlagert wird. Neben und besonders hinter diesem breitet sich das Lungengewebe aus, welches hier so stark entwickelt ist, dass unter der Lupe sehr deutlich die Längsgefäße und ihre queren Anastomosen zu erkennen sind. Die Kammer ist im Herzbeutel nach vorn, die Vorkammer nach hinten gekehrt, das Thier ist demnach ausgesprochen opisthopleuron. Der Boden der Lungenhöhle war in dem der Fig. 44 zu Grunde liegenden Präparat abgetrennt worden und ist daher nicht zu sehen. Seine Lagerung ergibt sich am besten aus obigen Querschnitten. Der in Fig. 62 dargestellte ist etwas hinter dem Athemloch und zugleich

durch die Afteröffnung (Fig. 44 *an*) geführt worden. Die Decke und der Boden der Lungenhöhle sind beide stark gewölbt, was wohl damit zusammenhängt, dass die Leber (*hep*) ganz aus der Schale heraus in die Leibeshöhle verlagert ist und den hintersten Winkel derselben so vollständig erfüllt, dass sie einen Druck nach oben auf das Diaphragma ausübt. Der Ureter verläuft als Kanal mit mässig weitem, rundlichem Querschnitt auf der linken Seite der Lungenhöhle, in deren Dache sich die Blutgefässe ausbreiten. — Der nach vorn in kurzer Distanz folgende Schnitt (Fig. 63) aus der Höhe des Athemloches zeigt im Wesentlichen noch dieselben Verhältnisse. Das Lungengewebe hat an Ausdehnung abgenommen; von dem letzten Abschnitte des Darmes ist der blasenförmig erweiterte Theil getroffen (*rec*) worden. Die wichtigste Veränderung betrifft den Ureter, der sich zu einem grossen, vielfach gefalteten Sack erweitert hat (*ur*, Fig. 63) und sich vom linken Seitenrande bis zur Mitte des Mantels ausdehnt. Auch das hinterste, spitz auslaufende Ende der Niere ist auf diesem Querschnitte sichtbar (*re*). — Der nächste nach vorn folgende Schnitt (Fig. 64) zeigt die Niere (*re*) in voller Breite, neben ihr das vorderste Ende des Uretersackes und unter beiden (hier nach rechts herübergeschlagen) den Herzbeutel mit der Vorkammer. Das Diaphragma endet rechts an der Fussfläche und hat sich sogar etwas nach links mit seinem Anheftungspunkte verschoben. Verfolgt man nun die Schnitte weiter nach vorn, so sieht man, wie durch diesen letzteren Verschiebungsprocess der rechte Befestigungspunkt immer weiter nach links rückt und so gleichsam über die ganze Fussfläche quer hinüberwandert. So dehnt sich auf Querschnitt 65, welcher der vordersten Region der Lungenhöhle angehört, diese letztere neben der rechten Körperwand und über dem Fusse aus, wodurch sie einen ungewöhnlich grossen Rauminhalt erhält. Ein Vergleich zwischen Fig. 64 u. 65 zeigt auch eine Verschiedenheit zwischen den linken Befestigungspunkten des Diaphragmas, was sich daraus erklärt, dass im hintersten Winkel der Leibeshöhle eine Seitenwand des Körpers fast völlig fehlt, indem hier der Mantel direct an die Ränder der Fussfläche stösst; in demselben Maasse, wie diese Seitenwand nach vorn zu auftritt und an Grösse zunimmt, rückt der linke Anheftungspunkt des Diaphragmas von der Sohle ab, indem er stets seine natürliche Lage an der Grenzlinie von Mantel und Seitenwand des Körpers beibehält. So kommt es, dass auf Querschnitt 65 beide Endpunkte des Diaphragmas links liegen, der linke oben, der rechte unten. Im übrigen ist dieser Schnitt nur noch insofern von Interesse, als er das vorderste, allmählich sich verschmälernde Ende der Niere

erkennen lässt. Der Kürze wegen will ich jene Divertikel der Lungenhöhle als seitlichen (Fig. 65 *sl*) und unteren (*un*) Luftsack bezeichnen. Verfolgt man nun die weiter nach vorn folgenden Querschnitte, so hören mit dem Mantel die Lungenhöhle und die Luftsäcke nicht auf, sondern setzen sich noch weiter nach vorn fort. Der ventrale Luftsack freilich thut dies nicht, sondern erreicht in der Höhe des vorderen Mantelrandes sein Ende. Der seitliche hingegen und die Lungenhöhle (*cav. pul.*) stülpen sich nach vorn hin aus, wobei aber die Lage des Diaphragmas dieselbe bleibt wie in Fig. 65. Irgendwelche Organe ragen aber in diesen Vorraum nicht hinein, da die Niere schon vor dem vorderen Mantelrande ihr Ende erreicht. Wie weit diese Ausstülpungen sich nach vorn hin erstrecken, lässt sich schwer angeben, indem dies sehr von dem Contractionszustande der Thiere abhängt. Dass sie aber nicht sehr klein sind, kann man daraus entnehmen, dass sie bei dem in Fig. 44 dargestellten Thiere bis zur Körpermitte reichten. An ihrer vorderen Grenze verwächst das Diaphragma mit der Körperwand und läuft ausserdem in zahlreiche kurze muskulöse Fäden aus, die ebenfalls mit jener verschmelzen. — Fassen wir schliesslich die bei *T. maugei* obwaltenden Verhältnisse zusammen! Die Niere und der Herzbeutel liegen vollständig im Mantel. Der Ureter beginnt am Hinterende der Niere, dorsal von dieser, mit einer sackförmigen Partie und verschmälert sich dann zu einem Kanal, der in der hintersten Spitze der Lungenhöhle ausmündet. Die letztere stülpt sich aus, und zwar einmal nach vorn hin zur Bildung eines leeren, spaltförmigen, vor dem vorderen Mantelrande liegenden Raumes, des „vorderen Luftsackes“, und ferner ventralwärts am rechten Seitenrande. Dieses letztere Divertikel kommt dadurch zu Stande, dass das Diaphragma den hinteren Leberlappen umgreift und so einen „seitlichen Luftsack“ (*sl*) bildet, der im Bereiche der Vorderhälfte des Mantels sich bis unter die Leber ausdehnt und dadurch den „unteren Luftsack“ (Fig. 65 *un*) erzeugt. Der seitliche Luftsack begleitet auch den vorderen fast in ganzer Länge. Alle Luftsäcke stehen in freier Communication mit einander, sind nur Theile desselben unter der Oberfläche des Körpers liegenden spaltförmigen Raumes und ohne Lungengewebe, welches letzteres sich auf das Dach der eigentlichen Mantelhöhle, namentlich in der hinteren Hälfte, beschränkt.

Die vier übrigen, von mir untersuchten *Testacella*-Arten, nämlich *T. gestroi*, *haliotidea*, *bisulcata* und *fischeriana*, verhalten sich im Bau der Mantelhöhle fast völlig gleich, unterscheiden sich aber von *T. maugei* dadurch, dass die Niere und der Herzbeutel fast ganz aus dem Dache

der eigentlichen Mantelhöhle herausrücken und sich bruchsackförmig in den vorderen Luftsack, der grössere Dimensionen angenommen hat, hervorstülpen (cf. Fig. 74). Ich will die Verhältnisse zunächst eingehender für *T. haliotidea* schildern, weil ich nicht ganz mit den von LACAZE-DUTHIERS für diese Art gemachten Angaben übereinstimme; ich will damit übrigens dem französischen Gelehrten keinen Vorwurf machen, denn, wie schon zweimal hervorgehoben wurde, scheint es, als ob von uns zwar sehr nahe stehende, aber doch verschiedene Arten untersucht wurden, woraus sich möglicher Weise manche Beobachtungsdifferenzen erklären würden. Fig. 66 zeigt die Mantelhöhle (*cav. pul*) und den vor ihr sich ausbreitenden mächtigen Luftsack (*vl*) derselben von oben geöffnet. Die Decke des Luftsackes wird durch die Rückenwandung des Körpers gebildet, was man sich so zu erklären hat, dass sie ursprünglich wohl als gesonderte Membran bestanden hat, später aber mit jener ganz verwachsen ist. Dasselbe gilt für die rechte Seitenfläche des Luftsackes, so dass nur die Vorderwand (*v*, Fig. 66) und die linke Seitenfläche (*sf*, Fig. 70) desselben, welche auch grösstentheils identisch mit der Ventralfläche ist, frei in die Leibeshöhle hineinragen. Von jener sieht man auf Fig. 66 zahlreiche muskulöse Fäden (*f*) längs ihrer ganzen Peripherie ausstrahlen und sich an die Körperwand anheften, letztere spannt sich auf Querschnitt Fig. 70 zwischen dem rechts gelegenen Luftsack (*vl*) und der links sich ausdehnenden und von Schlundkopfretractoren erfüllten hintersten Spitze der Leibeshöhle (*lbh*) aus. Der Querschnitt 70 ist durch ein jugendliches Thier geführt, indem die Hinterleber noch keine beträchtlichen Dimensionen angenommen hat. Die Membran *sf* hängt daher schlaff herab, während sie bei älteren Individuen mit wohl entwickelter Leber prall gespannt ist und dann wegen ihrer Anheftung rechterseits an der Fussfläche eine Bogenlinie auf dem Querschnitte beschreibt, wie dies durch die Fig. 75 für *T. fischeriana* dargestellt ist. Von der Decke der (eigentlichen) Mantelhöhle (Fig. 66, 74 *cav. pul*) ragt nun mit einer stiel förmigen Verschmälerung der Bruchsack der Niere (*re*) und des Herzbeutels (*per*) in den Luftsack herein; derselbe hängt zum grössten Theil frei in diesem Raume und wird nur neben der Verwachsungslinie der linken Seitenfläche des Luftsackes und der linken Körperwand längs einer schmalen Zone an jener durch die Niere befestigt (Fig. 70). Wie aus dieser Abbildung zu ersehen ist, theilt die Niere mit dem Herzbeutel den Luftsack in zwei Räume, die links und rechts von ihr sich ausdehnen, und die von sehr verschiedener Grösse sind. Als einen dritten Abschnitt kann man noch

den vor Niere und Herzbeutel, als einen vierten den über diesen Organen gelegenen Raum, der aber grösstentheils mit dem zuerst erwähnten zusammenfällt, im Luftsack unterscheiden. Alle diese Räume stehen aber in offener Communication mit einander, sind nur Theile ein und desselben Raumes, und ihre Unterscheidung ist nur von Werth für eine präcisere Beschreibung. Ich halte es daher nicht für richtig, dass LACAZE-DUTHIERS von zwei „cavités respiratoires supplémentaires“ redet, über deren Beziehungen zu einander er sich nicht mit der wünschenswerthen Genauigkeit auslässt. Betrachtet man seine Fig. 31 und liest man im Text (p. 515): „On a vu encore que ce n'est pas seulement sous la coquille qu'il existe une cavité communiquant avec l'extérieur, mais que deux grands culs-de-sac remontaient à droite et à gauche, au-dessus<sup>1)</sup> de la cavité sous-palléale. En incisant les parois du corps à partir de l'orifice palléal et en remontant à droite on découvre descendant entre les deux culs-de-sac un gros bourrelet adhérent à la paroi antérieur“<sup>1)</sup>, so kann man sogar glauben, die beiden Taschen communicirten nur vermittels der Mantelhöhle oder nur oberhalb der Niere mit einander, was doch dem wahren Sachverhalt nicht entspricht. Dass nach LACAZE die Vorderwand des Luftsacks sich trichterförmig nach hinten vertieft, mit andern Worten, die beiden vorderen Ecken weit nach vorn vorgezogen sind, während ich den Luftsack vorn quer abgestutzt finde, ist wohl nicht von Belang und hängt nur mit dem contrahirten Zustande der Spiritusexemplare zusammen. Die Oeffnung, welche Mantelhöhle und Luftsack verbindet, wird in ihrer linken Hälfte vollständig von der Niere und den aus dem Boden der Mantelhöhle in den Herzbeutel führenden Gefässen erfüllt. Aus dem links neben der Niere liegenden Raumabschnitt des Luftsackes kann man daher nach hinten nicht in die Mantelhöhle gelangen, sondern dieser endet blind (Fig. 66). Die Communication findet daher ausschliesslich rechts vom Nierenstiel statt. — Hinsichtlich der Anordnung der Blutmaschen des Lungengewebes stimme ich ganz mit dem Pariser Zoologen überein. Aus Fig. 66 ist ersichtlich, wie sich dieselben in der linken Seitenhälfte des Bodens der Mantelhöhle ausbreiten und vorn auch etwas auf die Decke übergehen. — Der Ureter verhält sich im Wesentlichen wie bei *T. maugéi*. Vor der in Fig. 68 getroffenen Oeffnung zwischen Niere

1) Der Leser erinnere sich, in welcher Weise der französische Gelehrte die Mollusken orientirt; ein „vorn“ entspricht unserm „ventral“, ein „über“ unserm „vor“.

und Harnleiter erweitert er sich wieder sackförmig (Fig. 69 *ur*), nach hinten verschmälert er sich zu einem Kanal, der (Fig. 67 *ur*) an der rechten Seite des Bodens der Mantelhöhle bis in deren hinterste Spitze dringt und hier ausmündet. Er läuft dabei eine Strecke neben dem Enddarm, der etwas hinter und neben dem Athemloch mit dem After (*an*, Fig. 66) sich öffnet. — Nach diesen Bemerkungen werden die Querschnitte 67—71 leicht verständlich sein. Fig. 67 gehört eigentlich zu *T. fischeriana*, kann aber auch für *T. haliotidea* gelten. Der Schnitt ist etwas schräg durch die Mantelhöhle, welche frei über dem Körper liegt, gefallen und hat noch ein kleines Stück der Mantellappen getroffen. Neben dem Ureter, der sich etwas weiter nach hinten öffnet, erhebt sich das Geruchsorgan (*olf*), dessen Bau bei Besprechung des Nervensystems näher erörtert werden soll. Ein Schnitt weiter nach vorn, kurz vor dem Athemloch durch *T. haliotidea* geführt, würde ungefähr dasselbe Bild zeigen, wie es in Fig. 72 von *T. fischeriana* dargestellt worden ist. Die Lungenhöhle ruht frei über dem Hinterende der Peripallalfurche; im Boden verläuft der Enddarm, nach links darüber der Ureter. Das Lungengewebe repräsentirt sich in starker Ausbildung. Die Schnitte 68—71 beziehen sich alle auf *T. haliotidea*; in Fig. 68 u. 69 senkt sich die Lungenhöhle bis zur Fussfläche herab, und der Boden derselben, das Diaphragma, ist bis auf einen kleinen Rest am linken Seitenrande (*di*) vollständig mit der Körperwandung verwachsen. Fig. 68 zeigt die hinterste Spitze der Niere (*re*) und das Hinterende des sackförmigen Ureterabschnittes, über dem noch etwas Lungengewebe angetroffen wird. Der nächstfolgende Schnitt (Fig. 69) entstammt der vordersten Region der Mantelhöhle kurz vor ihrem Uebergange in den Luftsack, während Schnitt 70 durch die mittlere, 71 durch die vorderste Partie des letzteren geführt ist. Wo die Vorderwand des Luftsackes sich an das Rückenintegument anheftet, dringt zwischen beide ein kurzer Leberzipfel ein (*hep'*, Fig. 71 u. 66).

Bei *T. fischeriana* (Fig. 67, 72, 73) entsprechen die Verhältnisse fast ganz den eben geschilderten. Beachtenswerth ist die Grösse, welche der Uretersack (Fig. 73 *ur*) ganz vorn in der Mantelhöhle erreicht, und seine faltige Wandung. Auch die Niere ist hier noch stärker entwickelt als bei *T. haliotidea*, wie aus einem Vergleich von Fig. 73 mit 69 hervorgeht. Der fast mediane Längsschnitt Fig. 74 ist durch ein Thier geführt worden, bei dem durch ungewöhnliche Contractionszustände der Herzbeutel nach links vor die Niere gezogen worden ist, so dass Ventrikel und Niere gleichzeitig getroffen sind.

Er zeigt deutlich, wie dies schon für *T. haliotidea* angegeben wurde, dass die Ventralwand des Luftsackes, abgesehen vom rechten Rande (Fig. 75 *di*), nur hinten mit der Fussfläche verwachsen ist. Zwischen beiden dehnt sich vielmehr der hinterste Winkel der Leibeshöhle mit der hinteren Leberportion aus. Dies gilt auch für *T. bisulcata*, von der sonst nur eine Abweichung zu verzeichnen ist. Das Lungengewebe ist in der vorderen Hälfte sehr stark entwickelt; die Blutmaschen liegen nicht in einfacher Schicht neben einander, sondern häufen sich so, dass sie ein schwammiges Gerüstwerk bilden (Fig. 76 *l*), welches stellenweise den Raum zwischen Mantel und Niere vollständig ausfüllt. — Bei *T. gestroi* ist mir, abgesehen von der Kleinheit der Mantelhöhle im Vergleich mit der Körpergrösse, nichts Besonderes aufgefallen.

Zum Schlusse dieses Abschnittes noch einige Bemerkungen über das Epithel, welches die Mantelhöhle auskleidet. Soweit dasselbe sich über die Blutmaschenräume des Lungengewebes erstreckt, ist dasselbe fast ausnahmslos ein sehr niedriges, nur an den Kernen kenntliches, flimmerloses Plattenepithel (Fig. 76a *ep*). An den andern Regionen erhöht es sich und wird cubisch oder cylinderförmig (*ep'*), und meistens trägt dasselbe dann auch Cilien. So findet man Flimmerepithel in der ganzen hinteren Hälfte der Mantelhöhle dorsal und ventral in weitester Verbreitung. Die Cilien der Bodenfläche haben hier sicherlich noch eine besondere Function, nämlich den Harn aus dem hintersten Winkel der Höhle zur Athemöffnung zu leiten. Nur bei einer Art, der *T. maugei*, vermisste ich die Cilien mit Ausnahme der Umgebung des Afters völlig, was ich hier erwähne, obwohl es nicht ausgeschlossen ist, dass dieser scheinbare Mangel nur auf einer ungenügenden Conservirung beruht. Betrachtet man sich aber die Querschnitte 62 und 63, so wird man erkennen, dass für die Ausleitung des Harns hier sehr eigenartige Bedingungen gegeben sind. Durch die halbkuglig sich hervorwölbende Masse der Hinterleber wird beiderseits am Boden der Mantelhöhle eine tiefe Rinne erzeugt, von denen die rechte mit dem After am Athemloche ausmündet. Im hintersten Winkel der Höhle, eben vor der Ureteröffnung, verstreichen die beiden Rinnen, indem die Leber nicht so weit nach hinten dringt, zu einer ebenen Fläche. Der austretende Harn kann demnach leicht bei entsprechender Körperhaltung in die rechte Rinne übertreten und so nach aussen befördert werden. — Die Membran, welche den Luftsack der Testacellen bildet, zeigt dort, wo sie nicht mit der Körperwand wächst, eine Zusammensetzung aus zwei Schichten. Auf ein inneres

Plattenepithel folgt nach aussen eine doppelte Muskellage; die innere enthält längsgerichtete Fasern, die äussere, etwas dickere quer verlaufende. Die erstere setzt sich an der Vorderwand des Luftsackes in die zahlreichen Fäden fort, welche, wie wir oben sahen, sich an dem Integument befestigen.

## VI. Weitere Bemerkungen über Niere, Ureter und Herzbeutel.

Am Schlusse seiner Arbeit „über den uropneustischen Apparat der Heliceen“ kommt H. v. JHERING (26) zur Aufstellung der These, „dass der uropneustische Apparat bei den niedersten Formen der Nephropneusten einfach ist, und erst innerhalb der Ordnung die Scheidung desselben in einen respiratorischen Theil (Lunge) und den harnleitenden (Ureter) sich vollzieht“. Dieser Satz ist in überzeugender Weise aus dem Verhalten südamerikanischer *Bulimus*-Arten abgeleitet worden, welche alle Stadien der Entwicklung des Ureters aus der Wandung der Lungenhöhle erkennen lassen. Bei *Bulimus oblongus* finden wir das Ausgangsstadium: die Niere öffnet sich mit einer einfachen Papille in die Athemböhle, besitzt also noch keinen Ureter. Bei *Bul. auris leporis* beginnt der Harnleiter mit einer rückläufigen „Nebenniere“, wie sich v. JHERING ausdrückt, wofür ich die Bezeichnung „primärer Ureter“ gebrauche, denn diese Nebenniere hat, wie der Autor übrigens selber zugiebt, nichts mit der eigentlichen Niere gemein, sondern stellt nur den ersten nach rückwärts laufenden und der Niere sich dicht anschmiegenden Theil des Harnleiters dar. Daran schliesst sich der nach vorn laufende secundäre Ureter, der aber nur in seinem hinteren  $\frac{1}{3}$  zu einem Kanal abgeschlossen ist, während die vorderen  $\frac{2}{3}$  noch eine offene, zum Athemloch führende Rinne darstellen. *Bul. papyraceus* zeigt den secundären Ureter in noch grösserer Ausdehnung geschlossen, und bei *Bul. blainvillaeus* ist der Verschluss, wie bei den meisten Helices, ein vollständiger geworden. Durch BEHME (27) ist nun neuerdings, in Uebereinstimmung mit früheren Angaben von BRAUN (27a), nachgewiesen worden, dass es auch *Bulimus*-Arten gibt, nämlich *B. radiatus*, *obscurus* und *pupa*, welche zwischen dem Verhalten von *B. oblongus* und *B. auris leporis* die vermittelnde Brücke schlagen, indem sich die einfache Papille des ersteren zu einem kurzen, von der Nierenspitze gerade nach vorn laufenden primären Harngang erweitert hat; ein secundärer fehlt vollständig. Bei diesen Arten begegnen wir demnach derselben Ausbildung des Ureters, welche für die basommatophoren Pulmonaten charakteristisch ist. Wir hätten

demnach für die Lungenschnecken folgende Stadien in der Ausmündung der Niere zu unterscheiden:

- 1) einfache Papille: *Bulinus oblongus*, *Planorbis*-Species;
- 2) ein gerade nach vorn verlaufender primärer Ureter: *Bulinus pupa*, *obscurus*, *radiatus*. Ferner (nach BEHME): *Cionella lubrica*, *Pupa arenacea*, *Helix pulchella*. Endlich die meisten Basommatophoren: *Limnaea*, *Physa*;
- 3) der primäre Ureter läuft neben der Niere nach hinten und öffnet sich im Grunde der Lungenhöhle, ohne secundären Ureter: *Testacella*, *Helix incarnata*, *strigella*, *lapicida* u. a.;
- 4) der secundäre Ureter bildet eine bald offene, bald mehr oder weniger geschlossene Rinne: *Bulinus*-, *Helix*-Species;
- 5) der secundäre Ureter ganz geschlossen, bald allein, bald zusammen mit dem After in die Lungenhöhle ausmündend: *Bulinus*- und *Helix*-Species, *Daudebardia rufa*, *Vitrina*, *Hyalina*, *Zonites*, *Arion* etc.;
- 6) der secundäre Ureter mündet mit dem After, getrennt von der Lungenhöhle, durch eine besondere Kloake in den Athemgang aus: *Daudebardia sauleyi*, *Limax*, *Amalia*.

Hinsichtlich der Terminologie weiche ich auch von BEHME ab, insofern ich für den Harnleiter auf Stadium 3 noch die Bezeichnung „primärer Ureter“ anwende und diese nicht auf Stadium 2 beschränke. Meine Gründe hierfür sind folgende. Erstens ist der Ausdruck „Nebenniere“, weil physiologisch incorrect, zu verwerfen; zweitens wäre man gezwungen, wenn man ihn mittels einer benigna interpretatio beibehalten wollte, bei den sub 3 genannten Arten den Harnapparat als aus eigentlicher Niere und Nebenniere zusammengesetzt zu beschreiben, was bei dem nicht genau orientirten Leser leicht die Vorstellung erwecken könnte, als ob sich das Organ der Excretion direct — wie bei den sub 1 aufgeführten Formen — nach aussen öffnete. Drittens lehrt die Entwicklungsgeschichte, dass die Nebenniere durch directe Umwandlung eines Kanals entsteht, der dem primären Ureter eines *Bulinus obscurus* oder einer Limnäe homolog zu setzen ist. BEHME hat nämlich in der erwähnten Arbeit gezeigt, dass bei *Helix pomatia* die Stadien 1—5 successive durchlaufen werden. Die Niere mündet Anfangs als ein kleiner Blindsack direct nach aussen (Stad. 1); später öffnet sie sich mittelst eines kurzen, gerade nach vorn laufenden Ganges, des primären Ureters, in den Hintergrund der Lungenhöhle (Stad. 2); wie dieser Gang entsteht, ob durch Einstülpung der Höhlenwandung, oder durch Zellen des Blindsackes, oder durch beide zu-

gleich, erfahren wir nicht und ist auch schliesslich gleichgültig, weil kein Grund vorliegt, den Begriff Ureter auf einen Canal zu beschränken, welcher sich von der Lungenhöhlenwandung abgetrennt hat. Dieser primäre Ureter wächst darauf nach hinten und geht so in den rückläufigen Schenkel des Harnleiters, alias der Nebenniere, über, zu dem sich dann später der secundäre Ureter als eine Neubildung hinzugesellt. Es ist nun in der descriptiven Anatomie nicht üblich, demselben Organe, bloss weil sich seine Wachstumsrichtung geändert hat, eine neue Benennung beizulegen, und so möge in Zukunft die Bezeichnung Nebenniere in dem genannten Sinne fortfallen. Ist es nöthig, Stad. 1 und 2 zu unterscheiden, so genügen hierfür die Ausdrücke einfacher und rückläufiger Primärureter.

Ich habe mir vorstehenden Excurs eigentlich nur deshalb erlaubt, weil ich glaube nachweisen zu können, dass der primäre Ureter der Testacellen als abgegliederter Theil der Lungenhöhle anzusehen ist, was ja, wie aus Obigem erhellt, bis jetzt nur für den secundären gezeigt werden konnte. Der Beweis schliesst freilich nicht jeden Einwurf aus, da er nicht auf ontogenetischen, sondern auf histologischen Thatsachen fusst, nämlich darauf, dass die für den Ureter der Stylomatophoren charakteristischen Flimmerzellen, welche ich ihrer Gestalt wegen kurz „Calotten- oder Haubenzellen“ nennen will, auch im Dache der Mantelhöhle von *T. fischeriana* angetroffen werden. Ueber die Beschaffenheit des Epithels im Ureter der Pulmonaten liegen zur Zeit nur sehr ungenügende Angaben vor. v. SIEBOLD (23, p. 339), MECKEL (28, p. 14), SICARD (20) reden einfach von einem flimmernden Epithel des Ureters, und NÜSSLIN (29, p. 11) sagt nach Schilderung der flimmernden hohen Cylinderzellen, welche die Renopericardialverbindung bei *Helix pomatia* auskleiden, „ähnliche Flimmerzellen finden sich im Ausführ gange der Niere“. Man könnte danach glauben, der Ureter sei überall mit Cilien besetzt. Dies ist aber nur ausnahmsweise der Fall, vielmehr finden sich diese nur auf den vereinzelt stehenden Calottenzellen, zwischen denen zahlreiche andere stehen, auf die BEHME's Worte passen: „Die durchscheinende Innenwand (der Nebenniere) trägt einen einfachen Besatz von Cylinder epithel.“ Meine darauf bezüglichen Untersuchungen erstrecken sich, abgesehen von den sieben Arten, welche den speciellen Gegenstand dieser Abhandlung bilden, noch auf *Helix lapicida*, *Limax arborum*, *Vitrina draparnaldii*, *Amalia marginata*, *Arion fuscus*, *Arion empiricorum* und auf *Limnaea auricularia*. Von diesen 14 Arten findet sich nur bei *D. saulcyi* (Fig. 77) überall im Ureter ein mit niedrigen und sehr dicht stehenden Cilien

verschenes Epithel. Bei allen übrigen ist die Flimmerung auf jene in der Regel halbkuglig über das Niveau der Nachbarzellen vorspringenden Haubenzellen beschränkt. Es ist freilich nur an sehr gut conservirten Thieren — Alcohol eignet sich hierfür mehr als Sublimat — möglich, sich hiervon zu überzeugen, weil der Beobachter durch einen Umstand sehr leicht getäuscht wird. Die Cylinderzellen des Ureterepithels werden nämlich von einer derben Cuticula bedeckt, die vielfach homogen erscheint (*Limax*, *Amalia* [Fig. 78]), in anderen Fällen aber eine exquisite Zusammensetzung aus Stäbchen erkennen lässt (*Arion* [Fig. 79], *Vitrina*, *Helix lapicida*, *Test. bisulcata*) und dann sehr leicht für einen niedrigen Cilienbesatz gehalten werden kann. Für alle diese Zellen (mit Ausschluss der Calottenzellen) ist das streifige Protoplasma in hohem Maasse charakteristisch, und es eignet sich dieses Gewebe sehr zur Demonstration einer solchen Structur. Die Streifung erstreckt sich durch die ganze Zelle mit Ausnahme der Randzone und ist meist so stark ausgeprägt, dass es schwer hält, die Zellgrenzen von den Plasmalinien zu unterscheiden. In den Haubenzellen hingegen ist das Protoplasma fein- und dichtkörnig, und sie unterscheiden sich in Folge dessen von den übrigen Zellen schon durch ihr dunkles Aussehen und den Mangel der Streifung (Fig. 77—79). Meist ist auch ihre Gestalt eine sehr charakteristische, indem sie sich (Fig. 77, 78) nach der Basis zu stark verschmälern und mit dem anderen Ende, von dem sonnenförmig die langen Cilien ausstrahlen, sich halbkuglig über die andern Zellen erheben oder auch wohl auf diese übergreifen. Von der Fläche betrachtet (Fig. 80) zeigen sie sehr unregelmässige Contouren, weshalb sie auch auf Querschnitten sehr verschieden breit erscheinen. Derartige Calottenzellen sind nun auch zwischen den Flimmerzellen der Dorsalwand der Hinterhälfte der Lungenhöhle von *Test. fischeriana* weit verbreitet und in typischer Ausbildung anzutreffen. Auf der Ventralseite hingegen fehlen sie. Bei einem Individuum (Fig. 76a, *pur*) treffe ich sogar einen von jenem Epithel gebildeten Blindsack an, der genau dasselbe Bild darbietet wie der Ureter. Da diese Zellen wegen ihrer Lage an der Rückenwand nicht an der Ausleitung des Harnes betheiligt sein können, so kann man aus ihnen nicht auf einen in der Entstehung begriffenen secundären Ureter schliessen. Sie müssen vielmehr ursprüngliche Bestandtheile des Lungenhöhlenepithels sein, und ihre Gegenwart im Ureter gestattet daher nur die eine Auslegung, dass dieser einen umgebildeten Theil der primitiven Lungenhöhle darstellt.

Es sei hier erwähnt, dass es auch Pulmonaten giebt, deren Ureter

überhaupt aller Flimmerzellen entbehrt und bei denen die Ausleitung des Harns mittelst der Muskeln bewirkt werden muss, welche den Harnleiter an vielen Stellen von aussen umgeben. Dieselben bilden freilich keine eigene Muscularis des Ureters, sondern gehören zum Mantelgewebe. Ich kenne nur eine hierher zu stellende Art: *Bulinus obscurus*. BEHME's Angaben, dass sich die Niere nach vorn in einen einfachen Primärureter fortsetzt, kann ich bestätigen. Auf meinen Schnitten mündet derselbe, ganz unabhängig vom After, neben dem Athemloch aus, nicht kurz hinter demselben, wie BEHME behauptet. Die Ureterwandung bildet zahlreiche Falten wie bei den Limnaeen, die mit dem typischen Epithel ausgekleidet sind und namentlich die Streifung im Plasma sehr deutlich erkennen lassen, es fehlen hingegen die Haubenzellen und überhaupt Flimmerzellen irgend welcher Art. Dass hier und bei *Limnaea* genau dieselbe Epithelform wie in der sog. „Nebenniere“ anderer Arten angetroffen wird, beweist nur die oben vertretene Ansicht, dass einfacher und rückläufiger Primärureter dieselben Bildungen sind.

Kehren wir nach dieser Abschweifung wieder zu unserm eigentlichen Thema zurück!

LACAZE-DUTHIERS findet es besonders auffallend — „une particularité bien inattendue“ — dass bei den Testacellen die Ureteröffnung im hintersten Winkel der Lungenhöhle liegt. Ich muss gestehen, dass gerade umgekehrt es abnorm sein würde, wenn sie sich nicht so verhielte, denn wir sehen überall, dass der primäre Ureter, falls er überhaupt von der Nierenspitze sich nach hinten wendet, bis zum Grunde der Athemkammer herabsteigt und hier sich entweder öffnet oder in den secundären Ureter übergeht. Immerhin bleibt die Frage zu beantworten, warum der ursprünglich gerade nach vorn ziehende Primärureter die rückläufige Stellung annahm. Es liegt nahe, diese letztere mit einer Verschiebung des Athemloches nach hinten in Zusammenhang zu bringen, denn bei den Arten mit geradem Ureter liegt das Athemloch stets vor der Nierenspitze, bei solchen mit rückläufigen dagegen neben oder meistens hinter derselben. Jene Verschiebung kann aber nicht direct die Umkehrung des Ureters bewirkt haben, denn sonst müsste auch der rückläufige Ureter am Athemloche ausmünden, sondern zuerst muss das Athemloch nach hinten gewandert sein und erst später hat, indirect hierdurch veranlasst, der Harngang seine Stellung geändert.

Für den Ureter der Testacellen ist ein Umstand, den der französische Gelehrte merkwürdigerweise gar nicht besonders hervorhebt, sehr charakteristisch. Abweichend von der sonst ganz all-

gemeinen Regel, dass der Harngang am Vorderende der Niere entspringt, beginnt er hier am hinteren. Betrachtet man Fig. 74, so kann man freilich leicht dazu kommen, auch hier das normale Verhalten wieder zu erkennen. Der Leser braucht nur anzunehmen, die Niere sei um ihren Befestigungspunkt bei *ur* nach vorn in den Luftsack geklappt worden, während sie ursprünglich von jenem Punkte aus nach hinten sich ausgedehnt habe, so wäre der Befund als ein nur scheinbar abweichender erwiesen. Dass eine solche Argumentation nicht zulässig ist, beweist am besten die Anatomie der *T. maugei*, bei der, wie wir oben sahen, die Niere noch in ganz normaler Weise in der Decke der Lungenhöhle liegt, in den Luftsack gar nicht hereintragt, bei der aber trotzdem der Ureter an ihrem Hinterende beginnt. Im nächsten Capitel hoffe ich diese Erscheinung so deuten zu können, dass die Niere sich um 180° derart gedreht hat, dass die ursprüngliche Spitze zum Hinterende geworden ist und dass diese inverse Stellung in ursächlichen Zusammenhang mit der Entstehung der Opisthopleuritis zu bringen ist.

Es giebt nur noch eine Pulmonatengattung — *Succinea* —, von der in ähnlicher Weise angegeben wird, der Ureter nehme an der Nierenbasis seinen Ursprung. Ich habe nicht Gelegenheit gehabt, die BEHME'sche Beobachtung durch eine Nachuntersuchung prüfen zu können, glaube aber schon aus seiner Beschreibung entnehmen zu dürfen, dass auch in diesem Falle die Abweichung nur eine scheinbare ist. Er sagt: „Die Niere ist weit nach hinten gerückt und begrenzt in fast horizontaler [soll wohl heißen: querer] Richtung den Atherraum nach hinten: die Nierenbasis mit dem Herzen ist ganz links, die Nierenspitze ganz rechts gelegen. Dem vorderen Nierenende entlang läuft, an der Basis ihren Ursprung nehmend, die Nebenniere. An der Nierenspitze biegt sich letztere unter einem Winkel von 90°, an den Mantel tretend, um und folgt jetzt immer der inneren Seite des Mantelbaums. In Folge dessen beschreibt auch der Harnleiter an der oben erwähnten Umbiegestelle einen annähernd rechten Winkel.“ Die ursprüngliche Gestalt der Pulmonatenniere ist offenbar diejenige eines ungefähr gleichschenkligen Dreiecks gewesen, dessen Basis dem Grunde der Lungenhöhle anlag, während an die rechte Seite sich der rückläufige Primärureter anschmiegte. Nimmt man nun an, die linke Seite verkürze sich ausserordentlich, so wird die Spitze mit dem Ureteranfang ganz nach links an die Basis heranrücken und es wird ferner, wenn der Basalabschnitt der rechten Seite annähernd seine ursprüngliche Stellung beibehält, eine zweite „Nierenspitze“ entstehen,

die natürlich keine Beziehungen zum Ureterursprung, sondern höchstens zu dessen Umbiegungsstelle aufweisen kann. In folgenden Schemata sind die gleichen Seiten der Niere in derselben Weise dargestellt worden:



I stellt die Ausgangsform, II die *Succinea* dar.

Es erklärt sich in dieser Weise das eigenartige Verhalten der Bernstein-schnecken sehr einfach.

Ueber die Histologie der Niere der Daudebardien und Testacellen ist wenig zu sagen<sup>1)</sup>. Ihr faltiger Bau und die Anordnung der Falten geht zur Genüge aus den Abbildungen hervor. Dieselben sind an allen Seiten ungefähr gleich zahlreich und in derselben Stärke entwickelt; die an den Herzbeutel angrenzende Seite nimmt in dieser Hinsicht nur bei *T. haliotideae*, wie LACAZE-DUTHIERS richtig angiebt, eine Sonderstellung ein, indem hier die Falten auf ein Minimum beschränkt sind (Fig. 70, 74). BEHME hat auf die Verschiedenheiten aufmerksam gemacht, welche die Harnconcremente der Pulmonaten aufweisen. Bei den Testacellen — die Untersuchung war nur möglich bei *T. fischeriana*, *maugei*, *gestroi*, die andern Arten besaßen sie nicht mehr — sind dieselben rund oder oval und zeigen einen einheitlichen Bau, während bei den Daudebardien die Körner vielfach drusig aussehen, als ob 2—4 derselben verschmolzen wären. Bei ersteren färben sich die Concremente in DELAFIELD'S Hämatoxylin blau, und zwar das centrale Korn am stärksten, bei den Daudebardien bleiben sie ungefärbt.

Die von NÜSSLIN (29) zuerst für die Pulmonaten nachgewiesene Verbindung zwischen Niere und Pericard, die „Herzbeutelspritze“, habe

1) Das Wichtigste hierüber findet man schon bei MECKEL („Mikrographie einiger Drüsenapparate der niederen Thiere“ (in: MÜLLER'S Arch. f. Anat. u. Physiol. 1846, p. 15, 16) angegeben, ein Umstand, der FELIX BERNARD davon überzeugen dürfte, dass „tendances vers des recherches histologique précises“ (36, p. 124) in Deutschland bei einiger Literaturkenntniß schon vor dem Jahre 1881 zu finden sind!

ich bei *D. rufa*, *sauleyi*, *T. fischeriana*, *maugei* und *haliotidea* aufgefunden. Bei *T. bisulcata* und *gestroi* wird sie auch ohne Zweifel vorhanden sein, doch habe ich es nicht für nöthig erachtet, sie aufzusuchen. Bemerkenswerth ist, dass dieser Gang bei *D. rufa* und den drei Testacellen ungefähr parallel mit der Längsaxe des Herzbeutels verläuft und daher auf Querschnitten auch quer getroffen wird (Fig. 54, 75 *nsp*, Fig. 70 bei *x*). Das Flimmerepithel des Ganges setzt sich stets noch eine kurze Strecke auf den Herzbeutel fort, läuft gleichsam in eine Flimmerrinne aus, während dasselbe am renalen Ende plötzlich aufhört und nicht auf das Drüsenepithel übergreift. Schon hieraus kann man mit grosser Wahrscheinlichkeit schliessen, dass die Communication dazu dient, um Herzbeutelflüssigkeit in die Niere zu treiben. Der Canal endet in der Niere in der Regel zwischen den Basen zweier Falten, und nur bei *D. sauleyi* (Fig. 60 *nsp*) tritt er in eine solche ein und öffnet sich erst tief im Innern des Drüsenraumes, indem er aus dem Herzbeutel fast senkrecht nach oben zieht. Die Herzbeutelspritze gehört bei allen fünf Arten der zur Kammer gehörigen Pericardregion an, und zwar liegt sie bei den Testacellen und *D. sauleyi* ungefähr in gleicher Höhe mit dem Uebergange der Kammer in die Vorkammer. Nur bei *D. rufa* ist sie weiter nach hinten verschoben (Fig. 53 *nsp*).

## VII. Die Entstehung der inversen Stellung von Herz und Niere bei den Testacellen.

Beim Studium einer von ihren nächsten Verwandten erheblich abweichenden Thierform ergibt sich naturgemäss als Cardinalproblem die Frage: wie sind diese Abweichungen entstanden? Gelingt es dann nachzuweisen, dass die betreffende Art auch in ihrer Lebensweise einen tiefgreifenden Wechsel erfahren hat, und dass jene morphologischen Eigenarten als Anpassungserscheinungen an die neuen Lebensverhältnisse und -Gewohnheiten angesehen werden dürfen, weil sie denselben in zweckmässiger Weise Rechnung tragen, so hat man bis zu einem gewissen Grade eine Erklärung für die Entstehung der Abweichungen in Gestalt und Bau gefunden, wenn auch natürlich hiermit viele verwandte Fragen, vor allem die eine, warum gerade diese und nicht irgend eine andere Form der Anpassung entstand, nach wie vor unbeantwortet bleiben.

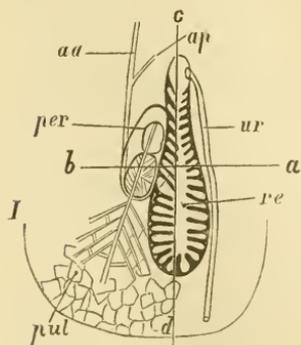
In einer solchen Stellung befindet sich der Zoologe den Testacellen gegenüber. Da sich die grosse Mehrzahl aller Pulmonaten von lebenden

Pflanzentheilen oder vegetabilischem Detritus nährt, so ist es offenbar, dass die wenigen fleischfressenden Gattungen, welche die Systematik in der Abtheilung der Agnatha aufführt, sich von Vegetarianern ableiten. Der Uebergang zur animalischen Kost erklärt somit die colossale Ausbildung des Schlundkopfes und die einspitzige, dolchförmige Beschaffenheit der Zähne aller Agnathen. Wie wir schon oben bei Besprechung des Habitus der Testacellen auseinandersetzen, findet sich bei diesen eine ganz specielle Anpassung an den Fang von Regenwürmern in der langgestreckten wurmförmigen Körpergestalt und in dem vollständigen Schwund des für die Pulmonaten typischen Eingeweidebruchsackes. Die Annahme der Gewohnheit, diesen Thieren in ihre engen Erdgänge zu folgen und sich überhaupt vielfach tief in die Erde einzugraben, hat, wie ich vermüthe, auch die Ausbildung des für die Testacellen so charakteristischen Luftsackes zur Folge gehabt. Ueber die Function dieser Erweiterung der Mantelhöhle denke ich etwas anders als LACAZE-DUTHIERS, welcher aus der geringen Grösse des eigentlichen Lungengewebes schliesst, dass die Athmung auch im Luftsack stattfindet. Er sagt: „Evidemment la fonction de respiration, à ne voir que l'étendue du poumon proprement dit, devrait être considérée ici comme étant fort modeste. Mais on verra, à propos de la circulation, que les parois de ces grandes chambres aériennes, remontant haut, sont fort minces, qu'elles doivent permettre l'échange des gaz et favoriser l'acte de l'hématose, et que dès lors ces poches voisines de la cavité générale, doivent être considérés comme des cavités respiratoires supplémentaires, venant s'ajouter au poumon très petit que l'on vient de voir.“ Dieser Ansicht kann ich mich nicht anschliessen, weil die Wandung des Luftsackes, soweit sie frei in der Leibeshöhle liegt, keine Spur von Blutmaschen aufweist, sondern aus ganz eng an einander schliessenden Muskelfasern besteht und in ihren übrigen Theilen fest mit dem Integument verwächst. Die geringe Ausdehnung des Lungengewebes erklärt sich wohl am einfachsten durch die Annahme, dass die Hautathmung sehr stark ausgebildet ist und daher ein geringer Theil der Gesamthatmung auf die Lunge fällt. Im Integument sind nun die Blutmaschen ganz überwiegend auf die äussere drüsenreiche Zone beschränkt, fehlen hingegen der inneren Muskelzone, und daher findet die Kohlensäureausscheidung durch die Haut sicherlich direct nach aussen statt, so dass auch an dieser der Luftsackwandung nur ein sehr geringer Antheil zukommen kann. Diese Gründe veranlassen mich, dem Luftsack der Testacellen die Bedeutung eines Luftreservoirs zuzuerkennen. Wie unsere Wasserlungenschnecken von der Oberfläche

ein Quantum Luft in die Mantelhöhle aufnehmen und damit in die Tiefe steigen, so muss auch die *Testacella*, ehe sie sich in die Erde eingräbt, einen Vorrath von Luft aufspeichern. Während aber jene in jedem Augenblicke wieder rasch an die Oberfläche steigen können, um die verbrauchte Athemluft durch neue zu ersetzen, sind diese gezwungen, in der Erde auszuharren und müssen sich daher gleich Anfangs mit einer möglichst grossen Luftmenge versorgen, zu deren Aufnahme eben der Luftsack bestimmt ist.

Die kleine Schale, der Schwund des Eingeweidebruchsackes, die weit nach hinten verlagerte Mantelhöhle und der Luftsack lassen sich demnach ungezwungen als Anpassungserscheinungen an die eigenartige Ernährungsweise nachweisen. Wie aber verhält es sich mit jenen von den übrigen Pulmonaten so vollständig abweichenden Befunden der Opisthopleurone und des basalen Ureterursprungs? Ich glaube, dass auch diese sich in ursächlichen Zusammenhang mit der Entstehung jener Umbildungen bringen lassen.

Bei der grossen Aehnlichkeit, welche die Testacellen in fast allen Organen mit den Daudebardiern bekunden, kann es nicht zweifelhaft sein, dass wir dieselbe von einer *Daudebardia*-artigen Stammform abzuleiten haben. Diese wird jedoch darin von den echten Daudebardiern sich unterschieden haben, dass sie noch keinen secundären Ureter besass und auch die Verlagerung von Schale und Mantelhöhle aus der typischen Stellung hinter dem kurzen Halse nach hinten noch nicht eingetreten war. Bei der Betrachtung des Mantels von der Rückseite her werden sich daher in der Stammform Herz, Lunge, Niere und Ureter ungefähr in der durch folgenden Holzschnitt versinnlichten

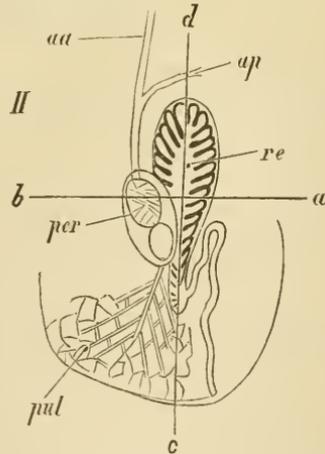


Stellung gezeigt haben. Links von der Niere, der Nierenspitze genähert und also aus dem Grunde der Lungenhöhle etwas nach vorn gerückt, liegt der Herzbeutel mit der nach vorn gerichteten Vorkammer und der nach hinten gekehrten Kammer. Das Lungengewebe (*pul*) breitet sich grösstentheils hinter dem Pericard aus, und die das Blut zur Vorkammer leitende Lungenvene liegt über dem Herzbeutel, während die aus der Herzkammer entspringende grosse Aorta, die sich bald in eine vordere (*aa*) und in eine hintere (*ap*) gabelt, unter demselben nach vorn zieht. An der Spitze öffnet sich die Niere in den Primärureter, welcher

rechterseits neben der Niere nach hinten läuft und im Hintergrunde der Lungenhöhle ausmündet. Der Herzbeutel ist fest an die Wand der Niere angeheftet und wird theilweise von dieser überdeckt.

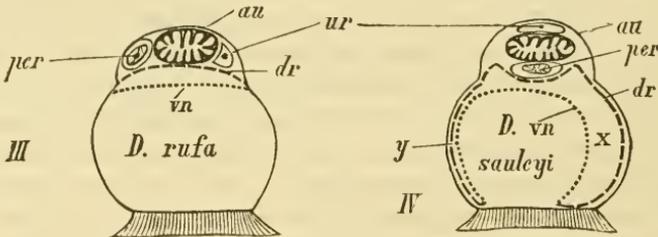
Im Laufe der phylogenetischen Entwicklung trat nun der Process ein, durch den Schale und Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers gedrängt wurden. Derselbe musste auch die Organe des Mantels in Mitleidenschaft ziehen, und zwar in folgender Weise. Da von beiden Enden des Herzbeutels Gefässe ausgehen, so musste nach zwei entgegengesetzten Richtungen ein Zug auf das Pericard und damit auch auf die Niere ausgeübt werden. Jedesmal, wenn diese Uebergangsform von *Daudebardia* zu *Testacella* sich in die Erde einbohrte, wurde der Eingeweidebruchsack nach hinten gedrückt und damit auch die Hinterhälfte der Lungenhöhle, die Lungevene und die Vorkammer nach hinten gezogen. Diesem Zuge musste die vordere Aorta entgegenwirken, indem sie, jeder Dehnung sich widersetzend, das Hinterende des Herzbeutels gleichsam nach vorne zog. Die Folge eines lang andauernden derartigen Vorganges konnte nur eine Umkehrung der ursprünglichen Lage von Herz und Niere sein. Dieselben drehten sich um  $180^{\circ}$  um die Axe *ab*, wobei ihre Ventralseite zur dorsalen wurde. So entstanden die in Holzschnitt II wiedergegebenen Lagebeziehungen: das Vorderende der Niere ist zum hinteren geworden, die Kammer hat sich nach vorn, die Vorkammer nach hinten gewandt. Der Ureter entspringt scheinbar basal und verläuft hin und her gewunden, da sich seine Ausmündungsöffnung in ihrer Lage nicht geändert hat und er daher länger ist, als nöthig wäre.

Wie man sieht, lässt sich die Opisthopneumonie und die inverse Stellung des Harnapparates der Testacellen in der geschilderten Weise leicht erklären, und ich zweifle auch nicht daran, nicht bloss eine der logischen Möglichkeiten ihrer Entstehung, sondern wirklich den von der Natur durchlaufenen Weg dargestellt zu haben, weil die einzige Prämisse, welche ich zum Ausgangspunkte gemacht habe, nämlich die allmähliche Verschiebung des Leberbruchsackes von vorn nach hinten, meines Erachtens ohne das geringste Bedenken zugestanden werden kann.



Der Holzschnitt II stellt nun aber noch kein richtiges Schema der Organlagerung im Mantel der Testacellen dar, denn bei diesen liegt der Ureter in seinem Anfangstheil über und der Herzbeutel theilweise unter oder rechts von der Niere. Wir müssten uns die in II dargestellten Organe also noch um  $90^{\circ}$ — $180^{\circ}$  in der Richtung von *a* nach *b* und um die Längsaxe *cd* derart gedreht denken, dass der Herzbeutel hierbei unter die Niere zu liegen kommt, um die der Wirklichkeit entsprechende Topographie zu erzielen. Diese Drehung ist in der Natur vor sich gegangen, wie ich glaube zeigen zu können, im Zusammenhange mit der Ausstülpung des Bodens der Lungenhöhle zu einem Lungensacke.

Da eine derartige Erweiterung der Athemkammer auch bei *D. sauleyi* vorkommt, so wird ein Vergleich zwischen dieser Art und der *D. rufa* am besten geeignet sein, zu zeigen, ob und in welcher Weise die Organe des Mantels durch jene Neubildung in Mitleidenschaft gezogen wurden. In Holzschnitt III und IV gebe ich Schemata von Quer-



schnitten durch die Lungenhöhle jener beiden Arten. *D. rufa* (vergl. Fig. 54) zeigt noch das typische Verhalten, der Ureter liegt rechts, der Herzbeutel links von der Niere. Bei *D. sauleyi* sind aber diese Organe von rechts nach links um  $90^{\circ}$  gedreht, in Folge dessen liegt der Ureter über, das Pericard unter der Niere. Diese Umlagerung ist offenbar bewirkt worden durch die Entstehung des grossen Divertikels *x* aus dem Boden der Lungenhöhle. Denn es ist klar, dass die innere Wand *dr* des Mantels, indem sie sich nach der Fussfläche hin ausdehnte, das Pericard von links nach rechts herüberziehen und so unter die Niere verlagern musste, wodurch dann weiter die demselben fest anliegende Niere und mit dieser der Ureter gedreht wurden. Hier drängt sich dem Leser vielleicht ein Einwand auf, den ich sogleich zurückweisen möchte. Man kann fragen, warum direct bloss das Pericard und nicht vielmehr alle drei Organe gleichmässig durch die Dehnung von *dr* beeinflusst wurden. Es wäre zu erwarten gewesen,

dass alle drei Organe in den zwischen *dr* und rechter Leibeswand befindlichen Raum hinabsteigen würden. Dieser Einwand wird entkräftet durch die Erwägung, dass nur der Herzbeutel eng an der das Lungengewebe bildenden Membran *dr* befestigt ist, Niere und Ureter hingegen nicht, denn gerade zwischen *dr* und Harnapparat breiten sich die Blutmaschen aus (Fig. 55 l). Die Niere von *Daudebardia* (Fig. 54, 55) ist andererseits eng mit der Aussenfläche des Mantels (*an*) verwachsen, und ihr eng angeschmiegt ist der Ureter, woraus es sich sofort erklärt, dass diese Organe von rechts nach links, der Herzbeutel aber von links nach rechts gedreht werden mussten. Eine weitere Folge dieser Drehung musste die bruchsackförmige Hervorwölbung dieser Organe in die Lungenhöhle sein, denn für eine solche Uebereinanderschichtung derselben reichte natürlich die Dicke des Mantels nicht aus.

*D. sauleyi* besitzt, wie wir wissen, ein zweites Divertikel des Diaphragmas auch auf der linken Körperseite (IV *y*, Fig. 60 *div*). Seine Entstehung musste eine Wirkung ausüben, welche der eben geschilderten entgegengesetzt war und hat diese auch sehr wahrscheinlich, wie ich gleich erörtern werde, ausgeübt. Da aber die linksseitige Ausstülpung viel kleiner ist als die rechte, so hat die letztere trotz der ersteren jene Drehung zu bewirken vermocht.

Wenden wir nun diese von der so interessanten *D. sauleyi* an die Hand gegebenen Erfahrungen auf jene Stammform der Testacellen an, deren Mantelorgane in Holzschnitt II dargestellt wurden. Da bei den Testacellen immer nur, wie Fig. 64, 65, 70, 75 zeigen, das rechtsseitige Divertikel des Diaphragmas ausgebildet ist und zwar in noch weit stärkerem Maasse als bei *D. sauleyi* — siehe besonders Fig. 65 von *T. maugei* — so ist es erklärlich, dass auch jene Drehung eine grössere geworden ist und den Herzbeutel bis auf die rechte Seite der Niere geführt hat. Damit wäre aber diejenige Organlagerung geschaffen worden, wie sie jetzt thatsächlich den fünf von mir untersuchten *Testacella*-Species zukommt, und der Holzschnitt IV kann, wenn man von dem Divertikel *y* absieht und das Herz sich etwas weiter nach rechts gerückt denkt, auch für diese gelten. Es ist nun sehr gut möglich, dass auch bei *D. sauleyi* das Pericard ursprünglich mehr nach rechts lag und sich dann erst später, als sich *y* ausbildete, wieder nach links zurückbewegte.

Der Ureter der Testacellen beginnt, wie wir gezeigt haben, mit einer sackförmigen, faltenreichen Erweiterung, die sich grösstentheils nach vorn über die Niere hinüberlegt. Es liegt nahe, dieselbe von jenem in Holzschnitt II dargestellten hypothetischen Ureterstadium

abzuleiten, indem der verhältnissmässig zu lange Harngang sich noch in Windungen legt; diese wären dann später zu einem faltigen Sacke verschmolzen.

Fassen wir vorstehende Hypothese kurz zusammen, so können wir sagen: Die Opisthopneumonie und die Inversion des Harnapparates der Testacellen ist entstanden durch die Verschiebung der Schale und Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers. Die rechtsseitige Lage des Herzens zur Niere erklärt sich aus der Bildung eines auf der rechten Körperseite besonders ausgedehnten Luftsackes der Mantelhöhle.

### VIII. Ueber den Harnapparat der Gattungen *Limax*, *Amalia* und *Arion*.

Die so auffallend weit nach vorn verschobene Lage des Herzens der *Daudebardia rufa* musste in mir die Frage anregen, ob eine ähnliche, resp. eine noch weiter gehende, bis vor die Niere verlagerte Pericardstellung bei andern Pulmonaten angetroffen wird; war es doch denkbar, dass die rechtsseitige und inverse Herzstellung der Testacellen dadurch entstanden wäre, dass das Herz, etwa Hand in Hand mit der Aufrollung und Reduction des Leberbruchsackes, um die Nierenspitze herum auf die rechte Seite der Niere gewandert wäre. Das Studium der Literatur über die einheimischen Lungenschnecken wies in dieser Hinsicht auf die in der Ueberschrift genannten Gattungen hin, und da ich im Laufe derselben zu einigen anderen Ergebnissen geführt wurde als der jüngste und beste Untersucher dieser Organe, H. SIMROTH (30), lasse ich mich kurz auf dieses Thema ein.

Aus der Gattung *Limax* untersuchte ich *L. arborum*, deren Niere mit der von *L. maximus* nach SIMROTH übereinstimmen soll; nur soll die Schleimdrüse besonders gross sein. Wie der in Fig. 81 abgebildete, in Längs- und Horizontalrichtung geführte Schnitt zeigt, hat die Niere bei der Betrachtung von oben die Gestalt eines Trapezes. Die grössere Hinterseite ist mit dem Grunde der Lungenhöhle verwachsen, die kleine vordere nach hinten bogenförmig vertieft. An sie legt sich links der Herzbeutel, rechts der blasenförmig erweiterte Anfangstheil des Ureter descendens, der Ureterkopf, an. Niere und Herzbeutel hängen wie ein Bruchsack von der Decke der Lungenhöhle, die hier den Boden der Schalenhöhle (*cav. test.*) bildet, herab, und dieser Bruchsack verwächst ausserdem mit dem Boden der Lungenhöhle, aber wie die Abbildungen

82—84 erläutern, ist diese Anheftungszone an der Decke wie am Boden verhältnissmässig schmal, so dass sich die Lungenhöhle eine beträchtliche Strecke über und unter dem Bruchsack als spaltförmiger Raum ausdehnt. Nur am Hinterrande verwächst der Harnapparat in ganzer Breite mit der Decke (Fig. 84). Wie SIMROTH richtig angiebt, dehnt sich die Athemkammer vornehmlich in Gestalt eines Hufeisens zu beiden Seiten und vor jenem Bruchsack aus (Fig. 81 *cap. pul.*). Auch hinsichtlich der Lage der Oeffnung der Niere in den Ureter stimme ich mit ihm überein, nur hört das Drüsenepithel hier nicht auf, sondern setzt sich (Fig. 81, wo die schwarzen Punkte die Concremente darstellen sollen) bis unmittelbar an die Oeffnung fort, wie dies überhaupt allgemeine Regel für die Pulmonaten ist. Das vom Ureter her an die Oeffnung tretende Epithel zeigt die typische Plasma-streifung, trägt aber für eine kurze Strecke auf jeder Zelle Cilien. Es beginnt gleich neben dieser Strecke eine Menge Falten zu bilden, die sich im Anfangstheil des Ureter descendens über die ganze Innenwand ausbreiten. Durch diese hat sich SIMROTH fälschlich bestimmen lassen, der Nierenöffnung ein besonderes Ventil in Gestalt „eines feinen, einseitig über die Oeffnung vordringenden Häutchens“ zuzuschreiben, welches in der That nicht vorhanden ist. Der Rückfluss des Harns in die Niere wird offenbar durch den Cilienbesatz verhindert und, wenn grössere Mengen bei einer Contraction im Ureter descendens von hinten nach vorn gedrückt werden sollten, dadurch, dass diese zunächst in die von den Falten gebildeten Taschen getrieben werden und hier durch einen Druck nach links mittelbar auch die Nierenöffnung schliessen. Das Lumen des Primärureters zeigt durchgängig einen sichelförmigen Querschnitt. Er dehnt sich hinter der als Ureterkopf bezeichneten Erweiterung Anfangs (Fig. 83) auch unter, weiter nach hinten (Fig. 84) nur am rechten Seitenrande der Niere aus. Auf die Dorsalfäche der Niere schlägt er sich, wie die Linie *a* (Fig. 81) andeuten soll, in sehr erheblichem Maasse über und dehnt sich dabei, je mehr er sich dem Hinterrande nähert, immer weiter nach links aus. Der linke Rand des Ureter descendens halbirt daher ungefähr die Rückenfläche der Niere, und der Primärureter ist im Grunde der Lungenhöhle noch etwas breiter als die Niere, da er hier ganz rechts in den aufsteigenden Schenkel (*ur. as*) übergeht. Dieser liegt in ganzer Länge in der rechten Seitenwandung der Lungenhöhle und über dem Enddarm (*rec*), springt aber in diese hinein etwas vor (Fig. 84). Sein Lumen ist eng, wird nach vorn zu aber etwas weiter und vereinigt sich schliesslich mit dem Enddarm zu der flimmernden Kloake, die

etwas vor und über dem Athemloch, von der Lungenhöhle vollständig getrennt, ausmündet (Fig. 81). Auffallender Weise setzt sich nun der Harnleiter noch über die Kloake hinaus nach vorn fort, wie die eben citirte Abbildung beweist. Dieser Abschnitt ist auch schon von SIMROTH gesehen worden, aber ganz irrthümlich als eine „Schleimdrüse“, die innen „wabig oder papillär mit drüsigen Polstern“ versehen sein soll, geschildert worden. Dieser Ureterblindsack ist genau so gebildet wie die nächste Umgebung des Kloakenganges. Wie aus Fig. 81 und 82 ersichtlich ist, legt sich das Epithel in vielfache Falten und trägt von Stelle zu Stelle eine Flimmerzelle. Es münden auch in demselben hier und da kleine Drüsenzellen ein, die in der hinteren Hälfte des Secundärureters und im primären Harnengang fehlen; aber ihre Zahl ist so gering und sie treten so hinter den übrigen Zellen zurück, dass es nicht gerechtfertigt erscheint, den Blindsack als „Schleimdrüse“ in Gegensatz zu den übrigen Theilen des Ureters zu bringen, zumal ja die Drüsen nicht auf ihn beschränkt sind. Die reichliche Schleimabsonderung des in Sublimat sterbenden Thieres geht wohl in erster Linie von den einzelligen Drüsen aus, die in der Kloake und ihrer Umgebung ausmünden und von denen, wie bei den Daubardien, ein kleiner Theil in Hämatoxylin sich nicht färbt, während die Mehrzahl den Farbstoff intensiv aufspeichert. — SIMROTH macht ferner eine Angabe über den Harnleiter, die ich nicht bestätigen konnte und deshalb hier zur Sprache bringen will. Er findet, dass der Ureter an verschiedenen Stellen, namentlich im Ureterkopf, „quer durchspinnen wird von sehr feinen Gefässen, welche von der Niere heraus zu den Gefässen des Athemgewebes treten. Ihr Zerreißen beim Oeffnen des Ureters giebt der Niere ein feinflockiges Ansehen, unter dem Mikroskop zeigen sie sich, auffallend genug, mit hohem Epithel dicht ausgekleidet.“ Offenbar hat SIMROTH sich durch die Falten täuschen lassen, welche, wie wir oben aus einander setzten, den Ureter vielfach durchziehen. Das von ihm erwähnte Epithel ist daher Ureterepithel. Da diese Falten nun ebenso wie alle andern Organe von Blutspalten durchzogen sind, so könnten sie immerhin die Function haben, welche ihnen von jenem Forscher muthmaasslich zugeschrieben wird, nämlich von der Niere überflüssig abgeschiedene Stoffe zu resorbiren. Diese Anschauung, welche den Ureter zum Corrector der Niere erhebt, erscheint mir jedoch so unphysiologisch, dass sie, so lange nicht irgendwelche Beweise für sie erbracht werden, nicht als begründet und gerechtfertigt angesehen werden kann. Die Grösse und die reiche Oberflächenentwicklung des Ureters weist darauf hin, dass derselbe nicht

einfach zur Ausleitung des Harns dient. Ich vermuthe daher, dass in ihm die Ausscheidung von Wasser und leicht löslichen Salzen (NaCl) vor sich geht, während in der „Niere“ nur die Urate als Concremente abgelagert werden. Bezügliche Injectionsversuche mit karminsauerm Ammon und Indigokarmin führten freilich zu keinem Ergebniss.

Die Communication zwischen Niere und Herzbeutel hat SIMROTH richtig beobachtet, nur irrt er in der Angabe, sie sei nicht von Flimmer-epithel ausgekleidet. Sie verhält sich in dieser Hinsicht ebenso wie bei allen übrigen Pulmonaten (Fig. 83 *nsp*). Der Canal verläuft wieder annähernd parallel der Längsaxe des Herzens, eine Erfahrung, die wir schon bei den Daudebardien und Testacellen machten.

Die Niere der Gattung *Limax* lässt sich leicht aus dem oben bei Besprechung von *Succinea* geschilderten typischen Verhalten ableiten. Es hat sich hier die rechte Seite verkürzt, und ein Theil der linken ist dadurch zur vorderen geworden und hat die eigenartige Stellung des Herzens vor der Niere bedingt. Dass sich der Ureter ascendens noch über die Kloake hinaus nach vorn ausdehnt, lässt wohl auf eine ursprünglich weiter nach vorn verschobene Lage des Athemloches schliessen.

Die nahe Verwandtschaft der Gattung *Amalia* mit *Limax* wird unter anderm auch durch den Bau der Niere bewiesen. Oeffnet man die Lungenhöhle einer *Amalia marginata* von oben her (Fig. 88), so zeigt sich, dass diese ringförmig den Harnapparat und den ihm vorn auf der linken Seite anliegenden Herzbeutel umgiebt. Dieser letztere ist vollständig quer gestellt, also noch etwas mehr gedreht als bei *Limax*. Die Vorkammer liegt rechts neben und etwas über der Kammer und wird von oben her gespeist. An der Gestalt der Niere fällt auf, wie schon SIMROTH richtig angegeben hat, dass sich an die trapezförmige Hauptmasse vom Hinterrande aus ein dreieckiger, sehr niedriger blattartiger Fortsatz anschliesst, welcher über dem Boden der Lungenhöhle liegt. Mit diesem ist überhaupt die ganze Ventralfläche der Niere eng verwachsen, während der Nierenkörper mit der Decke der Lungenhöhle nur längs einer schmalen queren Zone zusammenhängt, welche der von der Dorsalwand des Ureter descendens und der Niere gebildeten Verwachsungslinie (*vw*) folgt. Es ist dieses Verhältniss natürlich auch wieder so zu verstehen, dass Niere und Herzbeutel als Bruchsack aus dem Lungenhöhlendache hervorgetreten sind und nur längs jener Linie den Zusammenhang bewahrt haben. Zum Unterschied von *Limax* berührt die Niere und der Ureter nicht die Hinterwand der Athemkammer, so dass diese sich ringförmig um jene

central gestellten Organe ausdehnt. Die Niere sieht gelblich oder lachsfarben aus. Die Falten sind am Boden und an der Pericardialwand nicht oder nur sehr schwach entwickelt, während sie von allen andern Seiten reichlich herabhängen. Die Niere geht vorn in der rechten Ecke in den Ureter über, der wie bei *Limax* in einen blasenförmigen, mit sehr vielen Falten durchsetzten Anfangstheil, den Kopf, in den absteigenden und in den aufsteigenden Schenkel sich gliedert. Flimmerzellen habe ich an dieser Oeffnung nicht beobachten können. Der Ureter zeigt einen eigenartigen Verlauf. Nachdem er hinter dem Ureterkopf ein engeres Lumen angenommen hat, zieht er am rechten Seitenrande der Niere entlang nach hinten und dann längs des Hinterandes ganz nach links herüber. Hier geht er mit einem spitzen Winkel in den secundären Harnleiter über, der im queren Bogen wieder nach rechts hinüberzieht und über und etwas vor dem Athemloch mit dem Enddarm durch einen flimmernden Kloakengang ausmündet. Der absteigende und der aufsteigende Schenkel liegen dabei über dem oben erwähnten dreieckigen Nierenanhang. Dieser Verlauf des Ureters ist wahrscheinlich in Zusammenhang mit der Ausbildung eben dieses Anhanges entstanden. Das Athemloch, in das ursprünglich der Harnleiter ausgemündet haben wird, lag Anfangs weiter nach vorn. In demselben Maasse, als es nach hinten rückte, musste der Ureter ascendens nach links gedrängt werden und damit auf den Ureter descendens einen Zug ausüben, dessen Folge eine Verschiebung der Nieren spitze nach rechts und eine Verlagerung des Herzens (vom linken Seitenrande) vor die Niere war. Der rechte Seitenrand erfuhr dabei eine Knickung, und die rechte Basalecke wurde zu jenem Anhange umgestaltet. In histologischer Hinsicht bietet der Ureter keine Besonderheiten dar. Die im Ureterkopf sehr stark entwickelten Falten sind in den übrigen Theilen des Ureters zwar auch vorhanden, aber viel schwächer. Sie haben auch hier SIMROTH zu der irrigen Annahme verleitet, derselbe sei von Gefässen durchspannen. Die grossen Flimmerzellen (Fig. 78, 88 a) springen wenig über das Niveau vor, überdecken aber häufig mehrere Nachbarzellen. Das Epithel des Ureter ascendens weicht in der Beschaffenheit der Cuticula und des Plasmas etwas von demjenigen des rückläufigen Abschnittes ab, und diese Merkmale genügen, um beide auf den ersten Blick unterscheiden zu können. In ersterem (Fig. 88 a) ist nämlich die Cuticula dicker und springt dort, wo zwei Zellen zusammenstossen, zungenförmig auf dem optischen Schnitt nach innen vor. Dieser Gegensatz scheint übrigens allgemein verbreitet zu sein, denn ich finde ihn auch bei den Gattungen *Daude-*

*bardia*, *Limax*, *Arion*, *Vitrina* (bei *Vitr. draparnaldii* freilich nur schwach) ausgeprägt. Hinsichtlich des Plasmas ist zu bemerken, dass bei allen diesen Gattungen die Streifung im Epithel des Ureter desc. viel deutlicher ist als im aufsteigenden Schenkel (vergl. Fig. 78 und Fig. 88a), wo sie manchmal kaum zu bemerken ist. Untersucht man nun auf diese beiden Punkte hin Arten mit gerade nach vorn laufendem Primär-Ureter, z. B. *Limnaea auricularia* und *Bulimus obscurus*, so findet man genau dasselbe Epithel wie in der sogenannten Nebenniere der Autoren, ein weiterer Beweis für die schon oben erörterte Ansicht, dass auch diese als Primärureter anzusehen ist. — Die Renopericardial-Communication der *Amalia marginata* ist leicht zu finden, da das platte Herzbeutelepithel bei ihr plötzlich in cubische und cylindrische Zellen übergeht. Der Kanal ist von ziemlicher Länge, da er sich in eine kleine Nierenfalte fortsetzt und an der Spitze derselben ausmündet. Er liegt ungefähr in derselben Mediane wie die Uebergangsstelle von Kammer zu Vorkammer, steht aber, abweichend von der Regel, senkrecht auf der Längsaxe des Herzens. — Das Lungengewebe der *Amalia marginata* ist in typischer Weise angeordnet, d. h. es beschränkt sich auf die Innenfläche des eigentlichen Mantels. Es breitet sich daher im Dache der Athemkammer und auf der Oberfläche von Niere und Ureter aus, tritt aber nicht auf die Seitenwandungen und den Boden über. Es ist überall nur so schwach ausgebildet, dass es unter der Lupe kaum hervortritt.

Die von SIMROTH über die so abweichend gestaltete Niere von *Arion* gemachten Angaben kann ich in fast allen wesentlichen Punkten bestätigen. Ich weiche vornehmlich darin von ihm ab, dass ich bei *Arion fuscus* und *empiricorum* die Niere wirklich als einen in sich geschlossenen, elliptischen Ring beobachte (Fig. 85 *re*) und nicht als ein Hufeisen, dessen beide freie Schenkelenden sich bis zur Berührung genähert haben. Auf Horizontalschnitten ist nichts von einer Falte zu sehen, welche den hinteren Nierenbogen — etwa bei dem mit *re* bezeichneten Punkte, Fig. 85 — in der Längsrichtung durchsetzte, und das Gleiche gilt für die Querschnitte (Fig. 87), auf denen dieselbe ebenfalls sichtbar sein müsste. Die SIMROTH'sche Darstellung ist an sich viel verständlicher als die meinige; die Gestalt der Niere würde dann so zu erklären sein, dass sich die Nierenspitze um das Pericard herum nach links geschlagen hätte und bis zur Basis der Niere nach hinten gewachsen wäre. Wie die Verhältnisse aber thatsächlich liegen, lässt sich nicht entscheiden, ob die Nierenbasis nach vorn oder die Spitze nach hinten sich verlängert hat, oder ob beide einander entgegen-

gewachsen sind. Jedenfalls ist an der Berührungsstelle eine vollständige Verschmelzung eingetreten. — Die Herzbeutelpritze von *Arion* ist nicht leicht zu finden. Sie liegt am vordersten zugespitzten Pericardende (Fig. 85 *nsp*). SIMROTH hat sie trotz mancher Versuche nicht entdeckt, und auch mir ist es Anfangs ebenso ergangen, so dass ich irrthümlicher Weise ihre Existenz in meiner vorläufigen Mittheilung über den Bau der *Daulebardia rufa* (17) geleugnet habe. Injicirt man nämlich den Herzbeutel, so drückt die Flüssigkeit zunächst auf die dünnwandige Vorkammer und bewirkt dadurch einen vollständigen Verschluss jenes vordersten Pericardwinkels, und die Folge ist, dass sie nicht in die Niere übertritt. Auch auf Querschnitten ist die Spritze nur schwer zu beobachten, da die Wimpern erst in der vordersten Spitze jenes Winkels auftreten; auf Längs- und Horizontalschnitten hingegen ist sie nicht zu übersehen und steht auch hier wieder ungefähr parallel der Längsaxe des Herzens. — Wie SIMROTH richtig hervorhebt, liegt die Oeffnung der Niere in den Ureter nicht am rechten Nierenrande, sondern auf der Dorsalfäche (Fig. 85, 86 *o*). Sie ist mit Flimmerepithel auf eine kurze Strecke bedeckt. Der rückläufige Ureterschenkel geht ganz hinten in den aufsteigenden über (Fig. 87); dass aber dieser ein Halbschlauch sein soll, „d. h. nur auf der freien Seite mit eigener Wandung“ versehen ist, wie jener Forscher behauptet, ist nicht richtig, sondern er besitzt, wie immer, allseitig sein eigenes Epithel.

## IX. Das Gefässsystem.

### 1. *Daulebardia rufa*.

Ueber das arterielle Gefässsystem der *D. rufa* kann ich nur ungenügende Angaben machen, da es mir bei der Kleinheit des Objects nicht gelingen wollte, gute Injectionspräparate herzustellen. Der aus der Kammer hervortretende grosse Gefässstamm (Fig. 89 *ao*) gabelt sich nach kurzem Verlaufe in eine Aorta anterior und posterior (*ant*, *post*). Erstere ist grösser als letztere und stellt das Hauptgefäss des Körpers dar. Sie windet sich um die etwas hinter der Einmündung der Gallengänge befindliche Darmschlinge herum, giebt dann zwei (vielleicht noch mehr) Arteriae hepaticae an die Vorderleber ab und zieht rechts neben und unterhalb der Magenerweiterung zu den ventral gelegenen Nervencentren. Auf dieser Strecke zweigen sich noch ab eine sehr starke Arteria uterina (Fig. 89 *a. ut*) für Spermoviduct und Eiweissdrüse, ein starkes Gefäss (*pli*, Fig. 89) für die Mantelhöhle, eine kurze Arterie für die rechte Speicheldrüse und, wie mir scheint,

eine längere, welche unter dem Magen verlaufend an die linke tritt, diese versorgt und sich zusammen mit dem linken Parietalnerven bis zur linken Körperwand schräg nach hinten fortsetzt. Die Aorta ant. tritt dann in den von den Pedal- und Visceralganglien gebildeten Nervenring, nachdem sie zuvor jederseits eine Arterie zu den Fühlerretractoren abgegeben hat (Fig. 94 *am*, *am'*); und spaltet sich hier in verschiedene Aeste. Die medianen, nämlich die Art. pedalis und die Art. buccalis (*ar*, Fig. 94), sind besonders mächtig. Erstere zieht eine Strecke frei durch die Leibeshöhle und senkt sich dann in den Fuss ein (Fig. 16 *ar. ped*), letztere heftet sich an das Hinterende des Schlundkopfes und versorgt diesen durch zwei Gabeläste. Von den seitlichen Aesten ziehen mehrere nach vorn in die Fussmuskulatur (*aa*), während jederseits einer sich an das Cerebropedal-Connectiv anlegt (*acg*, *acd*) und vom Gehirn aus in die Tentakel eindringt. Vergleicht man diese Schilderung mit der jüngst von NALÉPA (31) für die Stylomatophoren im Allgemeinen gegebenen, so ergiebt sich, dass manche Gefässe sicherlich von mir übersehen worden sind, dass aber die bekannt gewordenen nichts Eigenartiges darbieten. Auffallend ist nur die geringe Grösse der Aorta posterior, welche die Hinterleber und die Zwitterdrüse mit Blut speist und offenbar mit der Verlagerung der Mantelhöhle nach hinten reducirt worden ist. — Die venösen Gefässe habe ich nicht weiter untersucht. Im Fusse liegen nicht zwei Hauptvenen, wie sonst vielfach, sondern nur eine unter der Fussdrüse (Fig. 16 *v. ped*). — Vom Gefässsystem der *D. sauleyi* sei nur bemerkt, dass die Buccal-Arterie sich gleich an ihrer Wurzel gabelt und daher zwei derselben vorhanden sind (Fig. 97 *ar*, *ar'*)<sup>1)</sup>; sie schienen mir zunächst zum Gehirn emporzusteigen und an dieses mit Bindegewebe befestigt zu sein. Am Ende der Aorta entspringen auch hier die Gefässe der Fühlerretractoren (*am*) und andere, die nach vorn und seitlich in den Fuss und die Körperwand dringen (Fig. 97, 98 *aa*, *ab*, *ac*).

## 2. Die Testacellen.

Da mir keine lebenden Thiere zur Verfügung standen, und sich das conservirte Material nicht injiciren liess, so bin ich nicht im Stande gewesen, das arterielle Gefässsystem mit solcher Gründlichkeit zu studiren, wie es durch LACAZE-DUTHIERS für *T. haliotidea* geschehen ist. Ich habe bloss den Verlauf der Hauptarterien bis zur

1) Auf der Fig. 97 erscheint das Gefäss *ar'* durchschnitten, das eine Theilstück links, das andere noch in Verbindung mit dem Schlundkopf. Von *ar* ist die vordere Hälfte irrtümlich mit *as* bezeichnet worden.

Anheftung an die betreffenden Organe verfolgen können, aber dies genügt immerhin, um zu zeigen, welche Schwankungen in der Gefäßverzweigung selbst bei nahen Verwandten vorkommen. Ich beginne mit der Schilderung der Abweichungen, welche die von mir untersuchten Exemplare der *T. haliotidea* von den LACAZE'schen darbieten und bei denen wiederum zu berücksichtigen ist, dass sich in ihnen wahrscheinlich die Verschiedenheiten zweier Species documentiren.

Vergleicht man Fig. 90 <sup>1)</sup> mit der Abbildung 37 des französischen Gelehrten, so fällt auf, dass die zahlreichen Gefäße, welche Leber und Darm versorgen (Fig. 90 *ha, hb, hc, hd, hd', he, he', hf, hh*), sich auf eine beträchtliche Strecke der Aorta anterior vertheilen, während sie bei der französischen Abart dicht bei einander wurzeln. Die von mir untersuchten Individuen verhielten sich übrigens nicht völlig gleich. Die Gefäße *ha, hb, hc, hd, he, hf, hh* sind constant und vertheilen sich, wie man sieht, auf drei Gruppen, *hd'* und *he'* hingegen sind mir nur bei einem Exemplar aufgefallen. — Ferner haben nach meinen Erfahrungen das Gefäß *ag* für den Spermooviduct und die Eiweißdrüse und das für den Zwittergang *hg* getrennte Wurzeln, während sie nach LACAZE gemeinschaftlich entspringen. — Endlich zeigt das interessante Gefäß *pdi*, welches der am subösophagealen Nervenring entspringenden Fuss- und Fussdrüsenarterie *api* einen Blutzuschluss gewährt, eine Besonderheit, insofern es nicht von *pli* sich abzweigt, sondern hiervon abgetrennt ist. Die weiter nach vorn aus der Aorta entspringenden Gefäße verdienen nur deshalb erwähnt zu werden, weil zwei von ihnen (*am, am'*) von LACAZE nicht beschrieben sind; sie versorgen den beiden Fühlern jeder Seite gemeinschaftlichen Retractor.

Für *T. maugei* sind folgende Verhältnisse charakteristisch. Die Lebergefäße *ha, hb, hc, hd* (Fig. 91) sind etwas anders als bei *T. haliotidea* gruppirt. Die Gefäße *hg* und *ag* der Geschlechtsorgane entspringen gemeinschaftlich. Die Arterie *hh*, welche die hintere Magenportion speist, ist sehr kräftig, während sie bei *T. haliotidea* nur sehr schwach entwickelt war. Die Fussdrüsenarterie *api* erhält keinen Seitenzweig aus der mittleren Region der Aorta, wie dies schon LACAZE-DUTHIERS beobachtet hat. Es ist dieser daher offenbar erst innerhalb der Gattung *Testacella* aufgetreten, um den Blutdruck im hintersten Fussende zu erhöhen. Wo am Nervenringe die Auflösung der Aorta erfolgt, entspringen ferner zwei Gefäße (*aa*), welche an die Kopfhaut treten und bei *T. haliotidea* nicht vorhanden zu sein

1) Ich habe, wenn es möglich war, dieselbe Buchstabenbezeichnung wie mein Vorgänger angewandt.

scheinen. Ueber Arterien der Fühlerretractoren habe ich mir nichts notirt, vermuthet aber, dass ich sie bei der Präparation zerrissen und nicht beachtet habe, was bei sehr beschränktem Material, bei dem man gleichzeitig auf alle Organe achten muss, leicht eintreten kann.

Für *T. gestroi* (Fig. 92) mache ich auf Folgendes aufmerksam. Arterie *api* entspringt gemeinschaftlich mit *pli*. Das Gefäss des Zwitterganges *hg* hat eine doppelte Wurzel und giebt einen Zweig an die Eiweissdrüse ab; im Uebrigen ist es von *ag* getrennt. Statt der sonst einfachen Arterie für die vordere Region der Geschlechtsorgane finden wir hier drei getrennte Zweige (*ags*, *ags'*, *ags''*). Auch das Gefäss der rechten Speicheldrüse (*as*) hat eine doppelte Wurzel, die auffallender Weise derjenigen der Arterie der linken Drüse nicht gegenüber (*ass*), sondern ein gutes Stück vor ihr liegt. Das Gleiche gilt für die Adern der Fühlerretractoren (*am*, *am'*). Sehr merkwürdig ist die Asymmetrie der Schlundkopfgefässe; statt eines solchen treffen wir drei an, von denen das linke (*ar''*) sehr gross, das mittlere (*ar'*) mit vier Gabelästen das kleinste ist. Vermuthlich hängt diese Erscheinung damit zusammen, dass das linke Gefäss *ar''* mehr als das rechte *ar'* an der Versorgung der Schlundkopfretrectoren theilhaftig ist, denn es ruht, wie wir früher sahen, der Schlundkopf zum grossen Theil auf seiner linken Fläche und bedeckt mit dieser die Mehrzahl der Retractoren. Die Gefässe *aa* für die Kopfhaut entsprechen den von *T. maugei* erwähnten.

Endlich sei noch von *T. fischeriana* (Fig. 93) bemerkt, dass die Gefässe der Fühlerretractoren vorhanden sind (*am*, *am'*), die vordere Arterie der Sexualorgane wie bei *T. gestroi* in mehrere Stämme sich gespalten hat, und dass die Unterseite des Schlundkopfes von zwei ungleich grossen Arterien (*ar*, *ar'*) gespeist wird.

Die hintere Aorta (*ao. post*, Fig. 90, 92) verhält sich bei allen Arten gleich; sie dringt in die Hinterleber und die Zwitterdrüse ein.

Vom Venensystem fallen auf den Schnitten überall die zwei grossen, in der Fussohle gelegenen Längssinusse auf.

## X. Das Nervensystem.

### 1. *Daudebardia rufa*.

Das Nervensystem dieser Art zeigt noch ein verhältnissmässiges ursprüngliches Verhalten, insofern alle Ganglien deutlich von einander getrennt sind. Die Commissur zwischen den beiden Cerebralganglien (Fig. 89, 94 *cer*) ist gut entwickelt und ungefähr so breit wie jedes

Ganglion. Die beiden Connective hingegen, welche das Gehirn mit den unteren Centren verbinden, sind kurz im Vergleich zu denjenigen, welche bei *D. saulcyi* und den Testacellen beobachtet werden, und dadurch bemerkenswerth, dass sie in sehr verschiedener Stellung angetroffen werden; bald umgreifen sie die hintere Hälfte des Schlundkopfes, bald rutschen sie von diesem ganz ab, umfassen nur den Schlund (Fig. 89) und liegen dann rechts vom Schlundkopf auf dem Boden der Leibeshöhle. Die Pedalganglien sind die grössten von allen. Die sich an diese nach hinten anschliessende Kette wird von vier Ganglien gebildet, von denen drei ungefähr gleich gross sind, während eines diese beträchtlich an Grösse übertrifft. Da nun fast alle Pulmonaten mit relativ primitivem Nervensystem, d. h. solche, die noch keine Verschmelzung der Ganglien zeigen, z. B. die meisten Basommatophoren und viele Landschnecken (*Testacella*), fünf Ganglien hinter den Fusscentren aufweisen, so können wir jenes grosse Ganglion der Daubebardien als durch Verwachsung von zweien entstanden ansehen. Es folgen dann in der Kette von links nach rechts: ein Pleuralganglion (*pl'*), ein Parietalganglion (*par'*), ein Visceral- + Parietalganglion und das rechte Pleuralganglion. Zu den nervösen Centren gehören dann endlich noch die zwei Buccalganglien (*buc*), welche in der gewöhnlichen Weise hinter der Oesophaguswurzel dem Schlundkopf aufliegen und, der Grösse desselben entsprechend, relativ stark entwickelt sind. Sie sind durch eine deutliche Commissur mit einander verbunden. Beachtenswerth ist demnach an den Nervencentren der *D. rufa* eigentlich nur die Verschmelzung des unpaaren Visceral- mit dem rechten Parietalganglion; eine solche ist bis jetzt nur vereinzelt, z. B. bei *Eucalodium (Cylindrella) ghiesbreghti* PF. (32) beobachtet worden.

LACAZE-DUTHIERS (33) hat zuerst gezeigt, dass man an den Gehirnganglien der Pulmonaten mehrere Lappen unterscheiden kann, und dass von einem derselben, dem Sinneslappen, „lobule de la sensibilité“, die Nerven für die Fühler und das Gehörorgan ausgehen. An den Cerebralganglien der *D. rufa* habe ich nun zwar äusserlich keine solche Lappenbildung unterscheiden können, da dieselben einfach rundlich gebaut sind; es werden aber ohne Zweifel im Wesentlichen auch hier die gleichen Verhältnisse obwalten, da sämtliche Nerven, welche zweifellos sensibel sind, von einer kleinen Stelle austreten (Fig. 94, 95). Der stärkste Nerv ist der mit 1 bezeichnete, welcher für den grossen Fühler bestimmt ist. Kurz ehe er in diesen eindringt, spaltet er Nerv 2 ab, welcher ebenso wie Nerv 6 die Kopfhaut

in der Umgebung dieses Fühlers versorgt. Dieselbe Function haben die Nerven 3 und 5 mit dem Unterschiede, dass sie mehr medianwärts als Nerv 2 verlaufen. Nerv 4 tritt in den kleinen Fühler, giebt aber kurz vorher einen Zweig ab (10), der zur Mundöffnung zieht und hier, wie ich vermuthe, die Ganglienzellen des sog. „SEMPER'schen Organs“ innerviren wird. Man kann ihn nämlich bis zu kleinen Erhebungen der Haut verfolgen, von denen ich freilich nicht ganz sicher feststellen konnte, dass sie Ganglienzellen enthalten. Aus jedem Gehirnganglion entspringen nun noch zwei weitere Nerven, die nicht mehr zu jenen Sinnesnerven gezählt werden können. Beide wurzeln in jener Region, welche die Connective zu den unteren Centren abgiebt. Der eine — 8 — dient als Cerebro-buccal-Connectiv, der andere innervirt die Schlundkopfretractoren gleich hinter ihrer Vereinigung zu einem Muskel. Da dieselben auch zugleich Spindelmuskel sind, d. h. die Aufgabe haben, den Kopf einzustülpen bei drohender Gefahr — ein Zurückziehen des Körpers in die Schale ist hier nicht mehr möglich — so leuchtet es ein, wie zweckmässig es ist, dass diese Muskeln vom Gehirn versorgt werden und so direct nach Reizung eines Sinnesnerven erregt werden können. Das rechte Gehirnganglion besitzt einen Nerven mehr als das linke, indem, wie gewöhnlich, der Nerv des Penis (Fig. 94, 11) in ihm wurzelt. Die Gehörnerven zu erkennen, war mir leider bei der Kleinheit des Objectes nicht möglich, obwohl die den Pedalganglien am Hinterrande aufliegenden Gehörblasen ihre Anwesenheit erschliessen lassen. Rechnet man sie hinzu, so würden die Cerebralganglien links 10, rechts 11 Nerven abgeben. Erwägt man nun, dass der Nerv des grossen Fühlers eigentlich ein Doppelnerv ist, insofern er sich im Tentakel in einen Opticus und in einen Ast für die Sinneszellen der Fühlerspitze gabelt — in seltenen Fällen (*Zonites algirus* nach SICARD) können beide von Anfang an getrennt sein — so erhöht sich die Zahl der Cerebralnerven der *D. rufa* auf 11 resp. 12, die höchste Zahl, welche meines Wissens bei Pulmonaten beobachtet worden ist. Nirgends erwähnt wird in der Literatur zunächst der Columellarnerv, und ferner wird die Zahl der Kopfhautnerven fast überall geringer angegeben; so beschreibt z. B. SICARD, der das Nervensystem von *Zonites algirus* eingehend untersucht hat, nur drei derselben, je einen für die Stirn-, Ober- und Unterlippe. Nur LACAZE-DUTHIERS lässt bei *T. haliotidea* fünf Nerven in der Kopfhaut auslaufen, und diese sind offenbar homolog den hier erwähnten, und zwar entsprechen die von LACAZE mit 4', 4, 4'', 5, .. bezeichneten Nerven meinen No. 6, 2, 3, 5, 10. Bei dieser Art treffen wir demnach 10

resp. 11 Cerebralnerven an, da der Columellarnerv mit der Rückbildung der ursprünglichen Schlundkopfretractoren auch verschwunden ist.

Ein Umstand erschwert die Präparation der Gehirnnerven bei *D. rufa*. Die Nerven 2, 3, 4 werden bei *a* (Fig. 94, 95) durch einen bindegewebigen Strang mit einander verbunden, den man leicht für einen Nerven halten kann. Ähnliche bindegewebige oder muskulöse Fäden begleiten auch die beiden Fühlernerven (Fig. 94 *b*).

Die Fussganglien sind breit mit einander verschmolzen. Die zahlreichen von ihnen ausgehenden und nach allen Seiten in den Fuss eindringenden Nerven verhalten sich in beiden Ganglien nicht vollständig gleich, doch habe ich es nicht für nöthig erachtet, diese Unterschiede genauer festzustellen (Fig. 96). Der Vorderrand jedes Ganglions zieht sich nach aussen in einen kleinen Fortsatz aus, von dem mehrere starke Nerven, die rechterseits sich zwischen den Geschlechtsorganen hindurchwinden (Fig. 94), abtreten. Eine scharfe Trennung zwischen Nerven der Ventralfläche des Ganglions und solchen der Peripherie, wie bei den Testacellen, ist nicht möglich.

Von den Ganglien der Visceralgruppe senden die Pleuralcentren, wie immer, keine Nerven aus. Aus dem linken Parietalganglion läuft ein starker Nerv (Fig. 94 *II*) schräg nach hinten und aussen, um etwas vor der Mantelhöhle in die Seitenwandung des Körpers einzudringen. Ihm entspricht rechts der Nerv *I*, welcher mit vier anderen vom grossen Ganglion abgegeben wird; er läuft noch etwas weiter nach hinten als der linke Parietalnerv, so dass er erst neben dem Vorderende der Mantelhöhle, wo der Boden derselben in die Seitenwand des Körpers übergeht, von dieser aufgenommen wird (Fig. 89 *I*). Die vier übrigen Nerven lassen sich sämtlich bis in die hinterste Körperregion verfolgen und versorgen hier offenbar Mantelhöhle, Leber und Geschlechtsorgane, doch war es mir bei der Kleinheit des Objects im Einzelnen nicht möglich, die Verhältnisse zu erforschen. Zwei derselben (*V*, *VI*) liegen Anfangs so eng an einander, dass sie für einen Nerven gehalten werden können.

Auf ein näheres Studium der Sinnesorgane bin ich nicht eingegangen, weil hierfür sich die *Daudebardia* wenig eignet. Die Otocysten sind mit zahlreichen kleinen, ovalen Otolithen gefüllt. — Die Fühlerr retractoren sind von einigem Interesse. Sie vereinigen sich nicht mit den Schlundkopfretractoren, dringen auch nicht wie diese in den Leberbruchsack, sondern, nachdem sie die ganze Leibeshöhle durchzogen haben, legen sie sich unter das Diaphragma und verwachsen jederseits mit der Seitenwand des Körpers dort, wo diese und der hinterste

Theil des Diaphragmas zusammenstossen (Fig. 89 *retr*, *retr'*). Der linke schmiegt sich mit seinem Hinterende eng an den Columellar-muskel an (Fig. 89 *ret*).

## 2. *Daudebardia saulcyi*.

Das Nervensystem dieser Art stimmt, wie aus Fig. 97 ersichtlich ist, fast völlig mit dem eben geschilderten überein, so dass es genügt, wenn ich auf die kleinen Unterschiede aufmerksam mache. Die Cerebral-Commissur ist etwas, die vom Gehirn zu den unteren Centren laufenden Connective sind erheblich länger. Die Zahl der um die Mundöffnung herum auslaufenden Nerven scheint auf den ersten Blick geringer zu sein, indem die bei *D. rufa* mit 5 und 10 bezeichneten Nerven fehlen. Da jedoch der Nerv 3 zwei starke Seitenäste (*3a*, *3b*) abgibt, so kann man diese als die Homologa jener ansehen. Den Acusticus habe ich bei dieser Art, dank seiner beträchtlicheren Grösse, deutlich in der gewöhnlichen Lage (Fig. 97, 9) angetroffen. Die Nerven 1, 2, 4 entspringen mit einer gemeinsamen Wurzel; 2 und 4 trennen sich links sehr früh, rechts hingegen sind sie fast in ganzer Länge (2 + 4) vereinigt — vielleicht nur eine individuelle Eigenthümlichkeit. Bindegewebige Verbindungsfäden zwischen den Nerven erschweren auch hier oft die Erkenntniss des wahren Verlaufes eines Nerven. Ich habe sie in Fig. 95 dargestellt. Man sieht vom kleinen Fühler der linken Seite (*t*<sup>2</sup>) und von den Nerven 2 und 4 zarte Fäden — im Ganzen 6 — an Nerv 3 ziehen, deren bindegewebige Natur erst unter dem Mikroskop festgestellt werden kann.

Von dem Verlaufe und der Anordnung der Pedalnerven giebt Fig. 98 ein getreues Bild. Beachtenswerth ist, dass auch hier die Zahl der von den Ganglien ausstrahlenden Nerven beiderseits nicht ganz gleich ist; es sind rechts etwas mehr vorhanden.

Die von den Ganglien der Visceralgruppe abgegebenen Nerven (Fig. 97 I—VI) verhalten sich wie bei *D. rufa*, nur ist der linke Parietalnerv (II) sehr viel kürzer als der rechte, denn dieser tritt erst neben der Mantelhöhle in das Integument über, jener hingegen schon in der Mitte des Körpers.

Die Fühlerretractoren zeigen schon ganz das Verhältniss, welches wir bei den Testacellen kennen lernen werden. Sie haben sich ausserordentlich verkürzt im Vergleich mit *D. rufa* und dringen noch vor der Mitte des Körpers in gleicher Höhe wie die beiden nach links verschobenen Zurückzieher des Schlundkopfes in die Fussmusculatur ein (Fig. 97, 98 *retr*).

### 3. Die Testacellen.

Der genauen Darstellung, welche LACAZE-DUTHIERS von dem Nervensystem der *T. haliotidea* entworfen hat, vermag ich nur wenig hinzuzufügen, da sie fast durchgängig auch für die anderen Arten Geltung hat.

An den Gehirnganglien habe ich den zungenförmigen Anhang, welchen der genannte Forscher auf seiner Fig. 70 mit *x* bezeichnet hat, bei keiner Art wiederfinden können, während ein besonderer vorderer Lappen, von dem die sensiblen Nerven ausgehen, überall beobachtet wurde, bei *T. bisulcata* freilich in sehr schwacher Ausprägung. Die Zahl und Gruppierung der Pedalnerven scheint bei den einzelnen Arten verschieden zu sein, wenigstens finde ich bei keiner diejenige Anordnung, welche den französischen Testacellen zukommen soll; es sollen bei diesen auf der Ventralfläche jedes Ganglions elf innere Nerven in der Medianlinie und drei sich stark verästelnde am lateralen Aussenrande entspringen. Ähnliches habe ich nur bei *T. bisulcata* beobachtet, bei der aber die Nerven des Aussenrandes sehr zahlreich sind, etwa 20, und sich zu drei Gruppen anordnen, während die Zahl der inneren sich auf mindestens 13 beläuft. Bei *T. fischeriana* (Fig. 99) und *gestroi* (Fig. 100) kann man noch fünf Paar solcher der Medianlinie genäherter und in einer Reihe hinter einander entspringender Nerven (*I—V*) unterscheiden, die übrigen sind an den vorderen (*A*) und hinteren (*B*) Aussenrand gerückt, während vom lateralen zahlreiche sehr feine Nerven (*C*) ausstrahlen. Endlich bei *T. maugei* ist die reihenweise Anordnung in der Längsrichtung auf der Ventralfläche des Ganglions überhaupt geschwunden, und es lassen sich nur drei Gruppen (*A, B, C*, Fig. 101) erkennen.

Unter den Pedalnerven hat jederseits einer eine besondere Aufgabe, nämlich den Fühlerretractor seiner Seite zu innerviren (*pe*, Fig. 92, 93). Wie Abbildung 100 zeigt (*peb*), gehört er zu den vom Hinterrande des Ganglions ausstrahlenden Nerven. LACAZE-DUTHIERS scheint ihn schon gesehen zu haben, denn der in seiner Fig. 76 mit *j* bezeichnete Faden kann wohl keine andere Bedeutung haben; er erwähnt denselben aber nicht im Text.

Hinsichtlich der Nerven der Visceralganglien-Gruppe sei nur bemerkt, dass die drei Nerven des mittleren Centrums bei *T. gestroi* und *fischeriana* — vielleicht auch bei den andern — mit gesonderten Wurzeln entspringen (Fig. 92, 93), und dass es der innere Nerv des rechten Parietalganglions ist, welcher das gleich zu erwähnende Geruchsorgan versorgt.

Die Fühlerretractoren zeigen innerhalb der Gattung *Testacella* eine Weiterentwicklung desjenigen Processes, den wir schon bei den Daubebardien angedeutet fanden. Mit der Rückbildung des Eingeweidebruchsackes haben die Muskeln ihre Verbindung mit den Schlundkopfretractoren gelöst, haben an der Fussfläche einen neuen Insertionspunkt gesucht und diesen allmählich weiter nach vorn bis in die Mitte des Körpers verschoben (Fig. 92, 44 *retr*). Am weitesten umgebildet sind in dieser Hinsicht *T. fischeriana* (Fig. 93 *retr*) und *bisulcata*, bei denen die Retractoren der Fühler einer Seite gleich am Anfange mit einander verschmelzen zu einem sehr kurzen, aber sehr breiten Zurückzieher. Auf der linken Seite haben beide Fühler im eingestülpten Zustande noch ihre natürliche Lage bewahrt, der Augenträger liegt nach aussen vom kleinen Fühler. Auf der rechten hingegen hat sich der Ommatophor über das Nachbarorgan gelegt, ja bei *T. bisulcata* sogar auf eine grosse Strecke nach innen von diesem, eine Umlagerung, die wohl als Folge der Verkürzung des gemeinschaftlichen Retractors und des Druckes, den die Geschlechtsorgane im Stadium der Reife nach innen ausüben müssen und der die nebeneinander liegenden Fühler über einander drängte, anzusehen ist. Der Anheftungspunkt dieser Muskeln liegt bei *T. haliotidea*, *gestroi*, *fischeriana* und *bisulcata* am Seitenrande der Fussfläche, bei *T. maugei* (Fig. 44 *retr*) ist er etwas mehr nach innen gerückt.

Als Antagonisten der besprochenen Muskeln besitzt jeder Fühler der Testacellen 2 Protractoren. Es sind dies zarte Fäden, welche am Hinterende des eingestülpten Fühlers entspringen und sich an dem Kopftintegument neben der Mundöffnung inseriren (Fig. 93 *pr*); der eine begleitet die obere, der andere die untere Fläche des zugehörigen Fühlers. Das Hervorstülpen derselben ist demnach nicht ausschliesslich Folge des gesteigerten Blutdruckes.

Schon oben habe ich auf die unsymmetrische Lage des Schlundkopfes in der Leibeshöhle der Testacellen und seiner Retractoren aufmerksam gemacht und gezeigt, dass hinsichtlich der letzteren dieselbe besonders bei *T. gestroi* ausgeprägt ist. Diese Art verdient nun auch wegen der an anderen Organen auftretenden Asymmetrie eine besondere Besprechung. Ein Blick auf Fig. 92 überzeugt den Leser, dass der linke Fühlerretractor noch einmal so breit ist wie der rechte, und dass die Verschmelzung der beiden ihn zusammensetzenden Muskeln weit eher beginnt. Fig. 102 stellt die Rückenfläche der vorderen Schlundkopfhälfte dar, deren Muskelfasern längs einer medianen Zone quer, am Aussenrande hingegen längs verlaufen. Das bei allen Testacellen

sehr stark entwickelte Buccalganglion (vergl. Fig. 44 *buc*) ist um ein sehr wahrnehmbares Stück nach links verschoben und hat die Einmündungsstelle des linken Speicheldrüsenausleiters ebenfalls mit sich gezogen. Ausserdem öffnen sich die beiden Speichelgänge nicht in gleicher Höhe, sondern der rechte weiter nach vorn (Fig. 102 *d. sal.*). Ebenso klar spricht sich die Asymmetrie in der Stärke der Pedalnerven aus, und wiederum ist die linke Seite die bevorzugtere. Die dieser angehörenden Nerven I—V (Fig. 100) sind auffallend dicker als die der Gegenseite.

Ist es nun möglich, für diese merkwürdige Asymmetrie, die in der Lage des Schlundkopfes und seiner Retractoren bei allen (untersuchten) Testacellen zum Ausdruck kommt, bei *T. gestroi* aber noch verschiedene andere Organe (Fussnerven, Fühlerretractor, Ganglion buccale, Speicheldrüsenangang) ergriffen hat, eine einigermaassen natürliche Erklärung zu geben? Nachdem bei den Testacellen der Schlundkopf so ausserordentlich an Grösse zugenommen hatte, musste er im Stadium der Geschlechtsreife von den Sexualorganen immer dann aus seiner medianen Stellung nach links und auf seine linke Seite gedrückt werden, wenn das Thier, durch irgend einen Reiz beunruhigt, sich contrahirte und so das Volumen der Leibeshöhle verringerte. Solchen Störungen aber waren die Testacellen auf ihrer Jagd nach Regenwürmern gewiss häufig genug ausgesetzt, und so rückten die Schlundkopfretractoren aus ihrer oben erörterten hypothetischen Insertion längs der dorsalen Mediane des Integuments allmählich nach links, und fixirten so die asymmetrische Stellung des Schlundkopfes. In demselben Maasse wie bei *T. gestroi* mehrere Retractoren sich an die Fussfläche ansetzten, nahmen die Pedalnerven, welche die betreffende Region derselben zu innerviren hatten, an Mächtigkeit zu, und die grössere Blutmenge, welche die linke Hälfte der Fussohle seit Vollzug jener Umwandlung nöthig hatte, kam indirect dem linken Fühlerretractor zu Gute, der demnach durch Correlation sein Uebergewicht über den rechten gewann.

## XI. Das Geruchsorgan der Testacellen und der Pulmonaten überhaupt.

Von allen eigenartigen Organisationsverhältnissen, welche der an morphologischen Besonderheiten so reichen Gattung *Testacella* zukommen, verdient wohl keines eine grössere Beachtung als dasjenige, welches wir in diesem Capitel zu besprechen haben. Bei allen fünf Species von *Testacella*, welche ich zu untersuchen Gelegenheit hatte, findet sich im hintersten Winkel und am Boden der Lungenhöhle ein

Sinnesorgan, welches unzweifelhaft homolog ist dem von LACAZE-DUTHIERS (33) bei den Basommatophoren in der Nähe der Athemöffnung entdeckten „nouvel organe d'innervation“. Wie dann später SPENDEL in seiner Arbeit über das Nervensystem der Mollusken (34) zeigte, kommt dieses Sinnesorgan den Gastropoden überhaupt ganz allgemein zu, und seine Existenz bildet einen schlagenden Beweis für die Unhaltbarkeit der durch v. JHERING (35) über die Phylogonie der Gastropoden geäußerten Ansichten. Obwohl sich naturgemäss kein sicherer Rückschluss aus der histologischen Structur auf die Function dieses Organs ziehen lässt, entspricht dieselbe doch derjenigen Anschauung, zu der man bei Erwägung der Lage, welche das Organ einnimmt, geführt wird. Da dasselbe seinen Sitz neben der Kieme hat, also beständig von frischem Wasser umspült wird, so kann es nur dazu dienen, die Beschaffenheit desselben und der in ihm suspendirten Stoffe durch einen Process festzustellen, welcher unserm Riechen gleich oder ähnlich sein wird, und für Landbewohner, wie die Testacellen es sind, kann ich auch nicht einmal die Möglichkeit einer andern Function diesem Organe einräumen, da nachweislich für alle anderen Sinnesempfindungen besondere Organe vorhanden sind, und die versteckte Lage im hintersten Winkel der Lungenhöhle nur Beziehungen zu der in diese eindringenden Luft vermuthen lässt. Ich glaube daher, dass wir die in Rede stehenden Gebilde ruhig als „Geruchsorgane“ ausprechen dürfen und die Bezeichnung, welche F. BERNARD (36) in seiner jüngst erschienenen wichtigen Arbeit über die Mantelorgane der Prosobranchier anwendet, „organe de SPENDEL“, mit einer bestimmteren und mehr sagenden vertauschen können. Nach dem Erscheinen der SARASIN'schen Abhandlung (12) war man zu der Annahme berechtigt, dass dieses Geruchsorgan den Stylommatophoren nicht zukomme, und auch ich schloss mich dieser Ansicht um so bereitwilliger an, als ich verschiedene von jenem Forscher nicht berücksichtigte Arten (*Arion fuscus*, *empiricorum*, *Amalia marginata*, *Limax arborum*, *Helix lapicida*, *Bulimus obscurus*, *Daudebardia rufa*, *sauleyi*) mit negativem Erfolge auf jenes Organ hin genau untersucht hatte. Es schien in diesem Verhalten ein Beweis für die Richtigkeit der durch v. JHERING aufgestellten Hypothese zu liegen, dass bei den Stylommatophoren die Lungenhöhle durch Umbildung eines Harnleiters entstanden sei und nicht homolog sei der aus einer Kiemenhöhle entstandenen Lungenhöhle der Wasserlungenschnecken. Um so grösser war daher mein Erstaunen, als ich bei den Testacellen das Geruchsorgan in vollständigster Ausbildung antraf, und weitere Nachforschungen werden daher

sehr wahrscheinlich lehren, dass es sich auch noch bei anderen Landschnecken erhalten hat, namentlich wenn dieselben vornehmlich an solchen Formen angestellt werden, die durch den Mangel eines secundären Ureters eine primitivere Organisation bekunden.

Das Geruchsorgan der Testacellen tritt in zwei verschiedenen Formen auf, von denen die eine als eine höhere Entwicklungsstufe der andern angesehen werden kann. Das einfachere Stadium findet sich bei *T. gestroi*, während die vier übrigen Arten, *T. fischeriana*, *bisulcata*, *haliotidea* und *maugei*, den fortgeschritteneren Zustand repräsentiren. Keine Art war so gut conservirt, dass sich alle histologischen Fragen hätten mit Sicherheit beantworten lassen; den besten Erhaltungszustand zeigten die zwei Exemplare, welche mir von *T. fischeriana* zur Verfügung standen, und deshalb beginne ich die Schilderung mit dieser Art.

Auf Querschnitten durch die hinterste Spitze der Lungenhöhle bemerkt man in der Mediane der Ventralfläche einen rundlichen Wulst, welcher weit in die Athemkammer, die hier sehr niedrig ist, vorspringt (Fig. 67, *olf*). Derselbe läuft neben dem letzten Abschnitt des Ureters und beginnt als eine Anfangs schmale und niedrige Erhebung des Epithels etwas hinter dem Athemloch und der Afteröffnung. Nach hinten zu wölbt er sich allmählich mehr empor, bis er auf dem Querschnitt fast kugelig erscheint, und hört dann kurz vor der Ureteröffnung, also im hintersten Winkel der Athemhöhle, plötzlich auf. Er erreicht eine Höhe von 101,88  $\mu$  und eine Breite von 62,26  $\mu$ . Der Längswulst wird an seiner Basis und in der nächsten Umgebung nach aussen von einem flimmernden Cylinderepithel (Fig. 103 *Ep*) bedeckt, in dessen grossen Kernen zahlreiche Nucleoli sichtbar sind. Im Innern bemerkt man Blutlacunen (*l*), Bindegewebszellen (*bi*) und Muskelfasern, die sich wirt durchkreuzen. In der Mitte des Wulstes läuft ein Nerv, der sich als letzter Ausläufer des hinteren rechten Parietalnerven erweist. Dieser Zusammenhang ist selbst auf lückenlosen Schnittserien nicht ganz leicht festzustellen, da der Nerv sich im Boden der Lungenhöhle vielfach dichotomisch verzweigt, und man dann leicht den unrichtigen Ast verfolgt; ich habe ihn jedoch mit völliger Sicherheit erkennen können. LACAZE-DUTHIERS hat jenen Nerv ganz richtig bis zur Athemöffnung bei *T. haliotidea* verfolgt. Er erreicht aber hier nicht sein Ende, sondern etwas hinter dem Athemloch biegt er plötzlich im spitzen Winkel um und läuft nun, gerade in entgegengesetzter Richtung, unter und rechts von dem Enddarm in der Wandung der Lungenhöhle nach vorn. Nach kurzem Verlaufe biegt er

abermals in die entgegengesetzte Richtung um und zieht unter dem Enddarm wieder nach hinten, um, immer im Boden der Lungenhöhle liegend, bis zum Geruchsorgan sich fortzusetzen. Querschnitte durch die Athemkammer müssen daher, falls sie nicht das vorderste und das hinterste Ende derselben treffen (Fig. 68, 73,  $n$ ), den Olfactorius an drei Stellen gleichzeitig zeigen. In Fig. 72 ist der Anfangstheil desselben mit  $n^3$  bezeichnet;  $n^2$  ist die nach vorn umkehrende,  $n^1$  die letzte rückläufige und im Geruchsorgan endende Strecke.

Querschnitte durch das Organ (Fig. 103) lehren nun Folgendes. Das Epithel ist auf der Kuppe der Erhebung niedrig (*ep*) und wird aus kleinen cubischen Zellen gebildet. Zwischen denselben enden zahlreiche Zellen (*fl*), die man auf den ersten Blick für bipolare Ganglienzellen halten könnte. Aus später zu erörternden Gründen halte ich sie für modificirte Epithelzellen. Sie kommen in ähnlicher oder gleicher Ausbildung, wie BERNARD gezeigt hat, im Geruchsorgan aller Gastropoden vor, und ich will sie in Uebereinstimmung mit dem französischen Forscher als FLEMMING'sche Zellen bezeichnen. Diese Zellen sind bei den Testacellen sämmtlich von sehr bedeutender Länge. Sie haben eine ausgesprochen spindelförmige Gestalt, indem der Zellkörper dort, wo der ovale, 8,70—11,60  $\mu$  lange und mit vielen Nucleoli erfüllte Kern liegt, anschwillt, während die vor und hinter ihm liegenden Enden der Zelle sich lang stabförmig ausziehen. Die Lage des Kernes ist eine sehr schwankende; bald liegt er ganz vorn, unmittelbar unter dem gewöhnlichen Epithel, bald in der Mitte, bald endlich am Hinterende. Die Kerne der Sinneszellen vertheilen sich also gleichsam auf drei oder vier concentrische Kugelflächen, so dass man zunächst glauben könnte, ein mehrschichtiges Epithel vor sich zu haben. Nach vorn läuft jede Zelle in ein scharf contourirtes Stäbchen aus, das noch etwas das Niveau der Cilienspitzen der gewöhnlichen Epithelzellen überragt. Ueber die hintere Endigungsweise glaube ich folgende Angaben machen zu dürfen, obwohl sich gerade hier die nicht völlig genügende Conservirung sehr empfindlich fühlbar machte. Der Nerv wird von einer Membran umhüllt, in welcher keine Structurverhältnisse oder Kerne zu erkennen waren, die also nicht bindegewebiger Natur sein kann, sondern einen Theil des Nerven selbst darstellt. Auf der gegen die FLEMMING'schen Zellen gekehrten Seite wird sie von zahlreichen kleineren und grösseren Lücken durchbrochen, durch welche die Fibrillen des Nerven heraustreten und sich unter jenen Zellen in Form eines Netzwerkes ausbreiten. In demselben liegen mehrere kleine Ganglienzellen mit Kernen, aber sie liegen so zerstreut und

sind so wenig zahlreich, dass von einem eigentlichen Ganglion nicht die Rede sein kann. Dieselben Zellen finden sich ja auch überall im Nerven selbst, meist mehr peripher als central angeordnet. In dieses nervöse Netzwerk laufen nun die Hinterenden der Sinneszellen aus, und zwar können nur sehr wenige derselben hierbei in unmittelbare Verbindung mit den kleinen Ganglienzellen treten — was ich übrigens nicht direct beobachtet habe —, da diese an Zahl hinter jenen sehr zurücktreten. Schliesslich sei noch bemerkt, dass die Sinneszellen in demselben Maasse an Zahl abnehmen, als der Längswulst nach vorn zu niedriger wird.

Bei *T. bisulcata* ist das Geruchsorgan genau so gebildet wie bei *T. fischeriana*; doch ist das Organ etwas grösser. Der Längswulst erstreckt sich über 46 Schnitte von ca. 9  $\mu$  Dicke, nach vorn flach verstreichend; aber nur etwas mehr als die hintere Hälfte zeigt Sinneszellen. Das Organ erreicht eine Höhe von 198 und eine Breite von 141  $\mu$ . — Bei *T. haliotidea* und *maugei* zeigt das Organ keine irgendwie bemerkenswerthen Abweichungen.

Bei *T. gestroi* tritt uns das Organ, wie schon angedeutet wurde, in einer einfacheren Structur entgegen. Die Lage ist dieselbe, und auch die Gestalt des Längswulstes, welcher sich über 16 Schnitte verfolgen lässt, ist die gleiche. Derselbe wird jedoch in ganzer Länge von einem hohen Cylinderepithel, welches flimmert, ausgekleidet. In der vorderen Hälfte sind dieselben noch nicht zu Sinneszellen geworden, in der hinteren hingegen läuft der Nerv in mehrere kurze Zweige aus, die sich wieder in ein subepitheliales Maschenwerk auflösen und hier einzelne Ganglienzellen umschliessen. Die Epithelzellen bleiben nun in Gestalt und Grösse unverändert, aber einige von ihnen laufen an der Basis in einen Faden aus, der theils mit den Ganglienzellen sich direct verbindet (Fig. 104), theils in dem Maschenwerk sich verliert. Wir haben hier also die denkbar einfachste Form eines Neuroepithels vor uns, aus der das Geruchsorgan der übrigen Testacellen durch Umwandlung dieser Sinneszellen in FLEMMING'sche Zellen entstanden zu denken ist. Der Wulst erreicht eine Höhe von 130  $\mu$ , wovon 85 auf das Epithel fallen.

Vergleichen wir das Geruchsorgan der Testacellen an der Hand der Schilderungen von LACAZE-DUTHIERS und namentlich von BERNARD mit demjenigen der Basommatophoren, so zeigen sich so erhebliche Verschiedenheiten, dass man beide Organe für verschiedene Bildungen halten könnte, wenn nicht die gleiche Lage in der Mantelhöhle und etwas hinter dem Athemloch, und die gleiche Innervirung die Identität

derselben zur Gewissheit erhöhe. Legen wir die ausführliche Darstellung unserm Vergleich zu Grunde, welche BERNARD von dem Geruchsorgan des *Planorbis corneus* gegeben hat, so lässt sich eine Uebereinstimmung nur darin erkennen, dass in beiden Gattungen das Organ vom Ende desselben Nerven versorgt wird, dass die specifischen Sinneszellen den gleichen Bau — abgesehen von *T. gestroi* — aufweisen, und dass sich unter diesen ein nervöses Netzwerk ausbreitet und mit ihnen in Verbindung steht. Dem steht entgegen 1) die Verschiedenheit der Form; bei *Testacella* ein Längswulst, bei *Planorbis* eine Einstülpung des Epithels; 2) der Umstand, dass bei den Wasserschnecken sich zwischen Nerv und subepitheliale Netzwerk noch ein grosses Ganglion einschiebt, welches becherförmig den Grund der Einstülpung umgreift. Diese Differenzen machen es unmöglich, das Geruchsorgan der Wasserschnecken von demjenigen der Landbewohner direct abzuleiten, und da nun erstere vermuthlich, wie die Athmungsorgane zu beweisen scheinen, von letzteren abstammen, so muss die Abspaltung zu einer Zeit geschehen sein, als das Organ noch eine indifferente Form aufwies, etwa ähnlich derjenigen, die wir von *T. gestroi* kennen gelernt haben. Denken wir uns bei dieser Art das Sinnesepithel nicht auf einer Erhebung, sondern im gewöhnlichen Niveau angebracht, so haben wir in der That eine Form des Geruchsorganes, welche beiden Familien der Lungenschnecken zum Ausgangspunkt gedient haben könnte. Eine solche würde es auch verständlich machen, weshalb bei den Stylomatophoren das Organ fast vollständig verloren gegangen ist; ein noch auf niedriger Ausbildungsstufe stehendes Organ konnte leichter reducirt und zum völligen Schwunde gebracht werden als ein schon hoch differenzirtes, und weiter wird ein primitives Sinnesorgan nur dann allmählich eine höhere Organisation annehmen, wenn dasselbe sich unter den obwaltenden Lebensverhältnissen als nützlich erweist. Dies bringt mich auf die Frage, warum wohl gerade die Testacellen das Geruchsorgan bewahrt und zu relativer Vollkommenheit gesteigert haben. Ich glaube, dass auch hierfür derselbe Factor maassgebend gewesen sein wird, den wir schon wiederholt zur Erklärung der abweichenden Organisationsverhältnisse dieser Gattung herangezogen haben, der Wechsel in der Nahrung, der Uebergang zur Fleischkost. Es ist klar, dass eine rein vegetabilisch sich ernährende Schnecke ein geringeres Geruchsvermögen nöthig hat als eine solche, die den hurtig sich in die Erde einbohrenden Regenwürmern nachspürt, und dass ferner bei den Testacellen die an der Spitze der oberen Fühler neben dem Auge befindlichen Sinneszellen,

die ja wahrscheinlich bei den meisten Landpulmonaten als Riechorgan fungiren, hierfür wenig geeignet sein können, da dieselben zu empfindlich sind, um beim Eingraben in die Erde ausgestülpt getragen zu werden, während umgekehrt bei den Vegetarianern die nahe bei der Mundöffnung sitzenden Fühler eher zum Riechen geeignet sein mussten als ein in der Mantelhöhle verborgenes Organ. Diese Gründe lassen es erklärlich erscheinen, dass gerade bei den Testacellen das Geruchsorgan sich erhielt, und vermuthlich werden unter den carnivoren Agnathen noch andere Arten mit demselben versehen sein. Falls dasselbe fehlt, wie z. B. bei den Daudebardien, so ist dies ein Hinweis darauf, dass der Uebergang zur animalischen Kost erst relativ jungen Datums ist, dass er erst eintrat, nachdem das ursprünglich vorhandene Organ während einer lang andauernden vegetabilischen Ernährungsweise zum Schwinden gebracht war. — Wie verträgt sich aber mit dieser Anschauung, so wird man einwenden, der Umstand, dass bei den Basommatophoren, die doch auch rein vegetabilisch sich ernähren, das Geruchsorgan sich ebenfalls erhalten und weiter entwickelt hat? Bei diesen müssen offenbar andere Gründe für die Conservirung des Organs maassgebend gewesen sein, und es liegt nahe, als einen derselben das Bedürfniss nach reinem Wasser anzusehen. Wie jeder Aquarienbesitzer weiss, sterben unsere Wasserschnecken, sobald das Wasser durch faulende Substanzen verunreinigt und stinkend wird. Es ist für dieselben also von hoher Wichtigkeit, eine beginnende Verunreinigung des Wassers rechtzeitig bemerken zu können, und sie thun dies, indem sie die über dem Wasserspiegel liegende Luftschicht beim Athemholen in das Nasensäckchen eindringen lassen.

Wie SPENGLER und BERNARD gezeigt haben, existirt kein durchgreifender Unterschied im Bau des Geruchsorgans zwischen Prosobranchiern und Opisthobranchiern, sondern bei den Ausgangsformen derselben, den Zygo- resp. den Tectibranchiern, ist dasselbe im Wesentlichen gleich gebaut. Es lassen sich daher auch keine Rückschlüsse aus dem Geruchsorgan der Pulmonaten auf eine nähere Verwandtschaft der Lungenschnecken zu der einen als zu der anderen Familie ziehen. Es verdient aber hervorgehoben zu werden, dass diejenigen histologischen Differenzirungen, welche für das Geruchsorgan der Pulmonaten charakteristisch sind, auch bei manchen marinen Schnecken angetroffen werden. So fehlt einerseits ein Ganglion dem Geruchsorgan von *Littorina*, *Bithynia tentaculata* und *Umbrella*, und andererseits wird ein subepitheliales Maschenwerk mit eingestreuten Ganglienzellen für *Vermetus* und *Umbrella* angegeben. Sehr interessant ist

auch die BERNARD'sche Entdeckung, dass das Organ bei den Heliciniden und Cyclophoriden fehlt, denn sie beweist aufs Neue, dass für das Landleben diese Form des Geruchsorgans im Allgemeinen wenig geeignet gewesen sein muss, so dass nur ungewöhnliche Lebensverhältnisse es vor Rückbildung zu schützen vermochten.

Aus dem Vorhandensein eines Geruchsorgans bei einigen Stylomatophoren ergibt sich als wichtigste Schlussfolgerung, dass die IIERING'sche Trennung der Lungenschnecken s. str. in zwei durch den verschiedenen phylogenetischen Ursprung ihrer Lungenhöhle charakterisirte Familien, in die Nephropneusten und die Branchiopneusten, nicht aufrecht erhalten werden kann. Die Berechtigung einer systematischen Sonderung der Landpulmonaten von den Süßwasserlungenschnecken, wie sie zuerst AD. SCHMIDT durch Aufstellung der Familien der Stylomatophoren und der Basomatophoren vollzog, wird Niemand bezweifeln, aber dieselbe darf nicht von der morphologischen Ungleichwerthigkeit der Respirationsorgane der beiden Abtheilungen ausgehen. Die Lungenhöhle ist in beiden Gruppen im Wesentlichen gleich gebaut, sie wird von demselben Nerven versorgt, besitzt dasselbe Sinnesorgan und offenbart auch in der Topographie der ihrem Dache eingelagerten Organe dieselben typischen Verhältnisse. Nicht leicht konnte daher eine verfehltere Hypothese aufgestellt werden als diejenige, welche Angesichts solcher Uebereinstimmungen das eine Organ auf eine umgewandelte Kiemenhöhle, das andere auf einen modificirten Harnleiter zurückzuführen suchte; sie hat nur ein Verdienst sich erworben, welches wir voll und ganz anerkennen, nämlich zuerst den Nachweis erbracht zu haben, dass der secundäre Ureter der Stylomatophoren — und, wie wir jetzt erweiternd sagen können, auch der primäre — sich allmählich aus der Wandung der Lungenhöhle herausgebildet und von dieser räumlich gesondert hat. Da wir die Pulmonaten zur Zeit nur von Tectibranchier-artigen Stammformen ableiten können, muss die Lungenhöhle durch Verlust der Kieme resp. der Kiemen aus einer Kiemenhöhle hervorgegangen sein; in diese mündete Anfangs bei allen Formen die Niere durch eine Papille oder durch einen kurzen Gang aus, und erst später entwickelte sich bei den Vorfahren der Stylomatophoren ein Ureter von wechselnder Länge aus der Wand der Athemkammer.

Zum Schlusse sei noch derjenigen Beobachtungen gedacht, welche von anderen Forschern über Sinnesorgane der Mantelhöhle der Pulmonaten mitgetheilt worden sind. P. SARASIN kam zu dem Resultate, dass nur bei *Helix personata* ein Rudiment eines solchen in Gestalt eines kleinen

Ganglions, das aber keinerlei Beziehungen zu dem in seiner Nähe gelegenen Lungenhöhlenepithel aufweist, vorhanden ist. Ich habe diese Angaben einer Nachuntersuchung unterzogen und kann dieselben auch im Wesentlichen bestätigen, ohne mich jedoch der ihnen von dem genannten Forscher gegebenen Deutung anschliessen zu können. SARASIN giebt ganz richtig an, dass der hintere Parietalnerv im Boden der Lungenhöhle nach vorn zieht, um neben der Athemöffnung sich dorsalwärts umzubiegen. Er tritt sodann in die Nackenfalte über, in welcher er nach vorn läuft und sich in mehrere Aeste spaltet. An jener Umbiegungsstelle soll das Ganglion olfactorium liegen, und in der That hält es nicht schwer, hier eine Gruppe schöner grosser Ganglienzellen nachzuweisen. Verfolgt man nun aber jenen Nerven weiter nach vorn, so trifft man noch eine ganze Anzahl — ich zähle ca. elf — Stellen an, wo dieselben grossen Ganglienzellen mit ihren grossen Kernen zu kleinen Ganglien vereinigt sind. Keines derselben tritt in directe Verbindung mit dem Epithel, von dem sie auch alle etwas entfernt liegen. Bald sind es nur 3, 4, bald viel mehr Ganglienzellen, die zu einem kleinen Centrum zusammentreten. Dass eins dieser Ganglien früher einmal ein Geruchsorgan versorgt hat, ist möglich, lässt sich aber gegenwärtig nicht als wahrscheinlich hinstellen. Ich nehme an, dass jene kleinen Ganglien die hohe Empfindlichkeit bedingen, welche an der Nackenfalte der Pulmonaten beobachtet wird. — Der Nerv des Diaphragmas ist noch in einer anderen Hinsicht von Interesse; er enthält auf einer längeren, neben der Athemöffnung verlaufenden Strecke eine Menge eigenartiger Körper unbekannter Natur, die man leicht für Ganglienzellen halten kann, da sie nicht selten mit diesen in der Grösse übereinstimmen, obwohl sie vielfach auch kleiner sind. Wo sie dicht zusammen liegen (*x*, Fig. 105), nehmen sie auch eine ganglienzellenartige Form an, indem sie sich gegenseitig polygonal abplatteln. Sie sind aber sicherlich keine Ganglienzellen, denn 1) tingiren sie sich anders wie diese, und 2) kann man an ihnen nicht Kern und Protoplasma unterscheiden, sondern sie erweisen sich als aus einer überall gleichmässig feinkörnigen Masse zusammengesetzt.

An zweiter Stelle erwähne ich hier dasjenige Geruchsorgan, welches SIMROTH zuerst für *Parmacella olivieri* (37, 38) und später für eine Anzahl deutscher Nacktschnecken geschildert hat (30). Für die erstere Schnecke beschreibt SIMROTH das Organ folgendermaassen (37, p. 474): „Bei dieser Schnecke, deren Lungengewebe eine äusserst hohe Aus-

bildung aufweist, zieht sich von dem vorderen Rande des Athemloches in der Mantelfurche oder der Uebergangsstelle zwischen dem Körper und der schirmartig weit vorragenden vorderen Mantelhälfte auf der Unterseite des Schirmes eine flache Rinne, von zwei erhabenen Wülsten begrenzt, über den Körper hinüber. Und zwar reichen Rinne und Wülste von der rechts gelegenen Athemöffnung nicht nur im Bogen bis zur Körpermitte, sondern noch ein Stück weiter nach links, so dass ihre Gesamtlänge des Körpers Querdurchmesser ziemlich gleichkommt. Die Rinne und beide Wülste sind mit einer dicken Lage von Ganglienzellen ausgepolstert, von Muskelbündeln durchwebt. Ein Sinnesorgan liegt zweifelsohne vor, und die Nachbarschaft des Athemloches lässt es als Nase deuten.“ Ich habe nun noch nicht Gelegenheit gehabt, diese Angaben zu controliren, und will daher vor der Hand noch keine Stellung zu ihnen nehmen, obwohl ich ihre Richtigkeit sehr bezweifle, und zwar aus folgenden Gründen. Von *Amalia marginata* giebt derselbe Autor in seinem viel Interessantes enthaltenden „Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken“ an, dass die Nase „in der Schärfe ihrer Ausbildung an die Parmacellen erinnert“. „Die Rinne geht scharf bis weit nach links hinüber, wo sie allmählich ausläuft; die weissliche Leiste davor hat eine scharfe Kammlinie nach der Rinne zu. Der Unterschied von der *Parmacella* liegt in der einfachen, nicht doppelten Leiste“ (30, p. 228). Diese schönste aller deutschen Nacktschnecken habe ich in Exemplaren von Biedenkopf, an dessen Burgberg sie nicht selten ist, und von Heidelberg untersuchen können; ich finde aber auch nicht die geringste Spur von diesem Organ. Die Leiste ist freilich vorhanden, aber sie sowohl wie die ganze Mantelfurche werden von einem niedrigen Plattenepithel mit darunter liegenden Muskelfasern und Bindegewebszellen gebildet. Der Nerv, welcher neben der Verwachsungslinie von Mantel und Rücken entlang zieht, rückt nie an das Epithel heran, geschweige entsendet er Fasern an dieses; er dient offenbar bloss zur Innervirung von Muskeln. Das SIMROTH'sche Geruchsorgan existirt daher nicht, und das Gleiche gilt für *Arion* und *Limax*. Vermuthlich hat sich sein Entdecker durch sternförmige Bindegewebszellen, die in der Nähe der Furche vorkommen, täuschen lassen und sie für Ganglienzellen gehalten. — Ich erwähne hier gelegentlich, dass die *Amalia marginata* kaum als echter Fleischfresser, wie SIMROTH meint (l. c. p. 335), gelten kann, denn ich fand nicht nur im Darm einer *Amalia*, die gleich nach dem Fangen getödtet worden war, Massen von vegetabilischer Nahrung,

sondern habe auch grosse und kleine Individuen fast ein Jahr lang ausschliesslich mit Salatblättern am Leben erhalten.

## XII. Die Geschlechtsorgane.

### 1. *Daudebardia rufa*.

Ueber den Bau der Geschlechtsorgane dieser Art liegt schon eine kurze Angabe von AD. SCHMIDT (39, p. 50) vor, in welcher das kurzgestielte Receptaculum seminis, die „sehr aufgetriebene“ Vagina, der Mangel eines Flagellums und die Einmündung des Vas deferens neben der Wurzel des Penisretractors hervorgehoben wird. Er hat damit in der That einige der wichtigeren Merkmale des Geschlechtsapparats richtig zusammengestellt. Ferner verdanken wir PFEFFER (7) noch eine Beobachtung, die zwar an *D. transsylvanica* BILZ gewonnen wurde, aber auch für unsere Species gültig ist; sie betrifft die Lage des kleinen rechten Fühlers, welcher nicht, wie sonst fast allgemein, sich zwischen Penis und Vagina schiebt, sondern beide Organe rechts von sich liegen lässt, eine Abweichung, die auch sonst beobachtet wird (so bei Xerophilen, den nächsten Verwandten von *Helix cantiana*, *Clau-silia plicata*, *biplicata* und anderen).

Mit dem Gesagten ist aber das Interesse, welches die Geschlechtsorgane darbieten, keineswegs erschöpft. Schon die Lage der Sexualöffnung ist eine beachtenswerthe, insofern sie sehr viel weiter nach hinten verschoben ist, als es sonst der Fall zu sein pflegt. Sie liegt nämlich ungefähr am Ende des ersten Körperviertels (Fig. 1 *og*) auf der rechten Seite, etwas hinter und oberhalb der durch die Einmündung der Lateralfurche (*sf*) in die Fussaumfurche bestimmten Stelle. Ob diese Verlagerung des Geschlechtsporus entstanden ist im Zusammenhang mit der Wanderung von Schale und Mantelhöhle nach hinten? Ich wage nicht die Frage zu beantworten, obwohl es nahe liegt, beide Erscheinungen in Beziehung zu einander zu bringen. In topographischer Hinsicht bietet im Uebrigen nur noch die Zwitterdrüse eine Abweichung vom typischen Verhalten dar. Sie ist aus dem Leberbruchsack vollständig herausgewandert und liegt eingebettet zwischen den Lappen der Hinterleber und der Fussfläche (Fig. 89 *gh*), gleicht also hierin schon den Gattungen mit fehlendem Eingeweidessack (*Arion*, *Limax*, *Testacella*). Je nach dem Entwicklungszustande ist natürlich die Lage des Spermoviducts, für dessen weiblichen Halbkanal ich die Bezeichnung Uterus beibehalte, und der Eiweissdrüse kleinen Schwankungen unterworfen. Fig. 106 zeigt die Organe eines

geschlechtsreifen Thieres in natürlicher Lage bei Betrachtung von oben. In Fig. 107 ist der Spermoviduct desselben Thieres nach rechts über den Penis herübergeschlagen worden. Die Eiweissdrüse ist bei beiden (*alb*) nur mit ihrer Basis durch punktirte Linien angedeutet worden. Der Spermoviduct ist wie gewöhnlich auf der Uterusseite mit zahlreichen Querfurchen und Auftreibungen bedeckt, denen innere Falten und Höhlen entsprechen. Kurz ehe der Zwittergang sich zum Spermoviduct erweitert, besitzt er einen kleinen, flaschenförmigen Anhang (*ves*), die IHERING'sche Vesicula seminalis, deren Bedeutung später erörtert werden soll. Aeussere Anhangsdrüsen fehlen vollständig, abgesehen von der Eiweissdrüse, so dass also der Geschlechtsapparat diejenige Einfachheit bekundet, deren weite Verbreitung bei sonst sehr von einander abweichenden Gattungen (*Limax maximus*, *Glandina*, *Zonites*, Clausilien, Vitrinen) als ein Beweis dafür angesehen werden kann, dass sich von ihr die complicirteren Bildungen ableiten. Dabei fehlen aber die Drüsen keineswegs, sondern sind im Gegentheil sehr zahlreich vorhanden, aber sie treten, wie die Untersuchung auf Schnitten lehrt, nicht als besondere Anhangsorgane aus der Wand der Vagina hervor. Fig. 108 zeigt einen solchen, der durch Penis und Vagina etwas hinter ihrer Vereinigung an der Sexualöffnung geführt ist. Beide Organe besitzen um das Epithel herum einen dicken Muskelmantel, der in der Vagina hauptsächlich aus Ringfasern gebildet wird, im Penis aber auch sehr viele Längsfasern aufweist. An die Vagina legt sich auf der einen Seite ein dickes Polster von einzelligen Drüsen an, die auf etwas mehr nach hinten gelegenen Schnitten in die Vagina einmünden. Verfolgt man den Penis von seiner Basis weiter nach hinten, so sieht man auch in ihm zahllose einzellige Drüsen auftreten, die zwischen dem flimmernden Epithel und der Muskelschicht ein dickes Polster bilden und ohne Zweifel den zur Herstellung der Spermatophoren nöthigen Schleim liefern. Sie fehlen nur dem Hinterende des Penis (Fig. 109 *pen*) und ebenso dem ebenfalls flimmernden Vas deferens. Im Penis wie in der Vagina bildet das Epithel zahlreiche niedrige und unregelmässige Längsfalten, die aber wohl nur in Folge der Contraction der Ringmuskeln entstehen. Wo Penis und Vas deferens in einander übergehen, entspringt der lange, nach hinten immer dünner werdende Retractormuskel des Penis (Fig. 106, *retra*). Er befestigt sich, wie dies die Regel für die Stylommatophoren ist, mit seinem Hinterende an dem Boden der Lungenhöhle (Fig. 89 *retra*). — Das Receptaculum seminis ist durch den Mangel von Flimmercilien ausgezeichnet. Das Epithel (Fig. 109 *Rec. s.*) ist sehr hoch, schmal-cylindrisch und

wird von einer dünnen Muskelhülle umgeben. Die Kerne des Epithels liegen in ungleicher Höhe. — Die eben citirte Abbildung erläutert auch den histologischen Aufbau des Spermoviducts. Wie seit langem bekannt ist, besteht derselbe aus zwei in offener Communication stehenden Halbkanälen, von denen der die Eier aufnehmende Uterus (*ut*) ein viel weiteres Lumen aufweist als der ihn begleitende männliche Gang, den wir Samenkanal nennen wollen. Beide werden von einem cubischen oder niedrig-cylindrischen Flimmerepithel ausgekleidet, dessen Cilien im Samengang viel länger und stärker sind als im weiblichen Halbkanal. Zwischen den Epithelzellen ergiessen zahllose Drüsen ihr Secret, und zwar kann man dreierlei Sorten derselben unterscheiden. Die erste (*dr*) gehört ausschliesslich dem Uterus an und bildet namentlich in den zahlreichen und unregelmässig gestalteten Querfalten dicke Polster von kochflaschenförmigen Zellen mit sehr hellem, feinkörnigem Protoplasma. Die beiden andern münden in den Samengang. Sie sind theils einzellig (*dr'*) und vertheilen sich dann längs der Wandung dieses Kanals, wo sie sich durch den dunklen körnigen Inhalt leicht von den Uterusdrüsen unterscheiden lassen, theils haben sie die Form vielzelliger, flimmernder Drüsenschläuche (*dr''*), die sich zu grösseren Ausführgängen vereinigen und mittels dieser im Grunde des Samenganges ausmünden. Bei einem Exemplar zählte ich gegen 15 solcher Oeffnungen, die bald dicht, bald in geringer Entfernung auf einander folgten. Die Schläuche werden von einem niedrigen Epithel ausgekleidet, zwischen denen massenweise einzellige Drüsen ausmünden. Diese beiden Drüsensorten bilden zusammen die sog. Prostata der früheren Autoren, und aus der Abbildung erhellt, wie sehr die eine an Mächtigkeit die andere übertrifft. Die Eiweissdrüse besteht ebenfalls aus einem Complex von Drüsenschläuchen (Fig. 110 *alb*). Wo diese in den Spermoviduct einmündet, zeigt derselbe noch nicht eine Trennung in zwei Halbkanäle. Das S-förmig gekrümmte Lumen deutet dieselbe freilich schon an, aber das Epithel und der Drüsenmantel haben dieselbe Beschaffenheit wie weiter vorn der Uterus, nur ist ersteres etwas höher geworden (Fig. 110). Endlich im Zwittergang (Fig. 111) begegnen wir flimmerlosen, ungefähr cubischen Zellen mit grossen Kernen, die zu einem Epithel vereinigt sind, welches eine dünne, vornehmlich aus Ringfasern gebildete Muscularis umhüllt. Ringmuskeln fehlen auch nicht ganz im Spermoviduct, aber sie treten doch so sehr hinter den Drüsen zurück, dass man nicht von einer besonderen Muskelschicht sprechen kann.

Von zwei Daudebardien, die ich im Januar fing und dann ge-

fangen hielt, setzte die eine in den letzten Tagen des März in der Erde einen kleinen Haufen von sechs Eiern ab. Da die andere um dieselbe Zeit starb, obwohl sie in der Gefangenschaft zu sehr beträchtlicher Grösse herangewachsen war, so vermuthete ich, dass auch hier eine Eiablage dem Tode vorangegangen ist und dieser die natürliche Folge derselben war. Die Eier sind oval, und es betragen ihre Axen 1,73 resp. 1,15 mm. Die Pole sind sanft abgerundet oder leicht zugespitzt. In der dicken, pergamentartigen Haut, welche die Eiweissflüssigkeit, in der das eigentliche Ei schwimmt, umgiebt, sind zahlreiche kleine, polygonale Kalksteinchen abgesetzt, deren Anordnung charakteristisch ist. Sie bilden kleine Gruppen mit dazwischen liegenden freien Stellen (Fig. 112 a).

Vergleichen wir diese histologischen Angaben mit denjenigen, welche wir bei SEMPER (15), SICARD (20) und NALEPA (31) finden, so würden folgende Besonderheiten, die aber vielleicht doch eine weitere Verbreitung besitzen, der *D. rufa* zukommen. Das Vas deferens ist mit Flimmerepithel ausgekleidet; als Prostata müssen zweierlei verschiedene Drüsensorten unterschieden werden; in der Wand des Penis liegt ein dickes Polster einzelliger Drüsen; sein Epithel bildet niedrige Falten, aber keinen Hautkamm, keine Reizpapillen; das Drüsenpacket, welches der Vagina anliegt, besteht aus einzelligen Elementen, nicht aus Drüsenschläuchen. Aus allem ergibt sich, dass der Sexualapparat der *D. rufa* zu den einfachsten gehört, welche unter den Stylommatophoren beobachtet sind. Er wird in dieser Hinsicht wohl nur von solchen Arten übertroffen, denen, wie z. B. *Vitrina pellucida* (nach WIEGMANN [40]) selbst die Vaginaldrüsen fehlen. Eine Untersuchung mittels feiner Schnitte wird für diese Art übrigens erst zu zeigen haben, ob dieselben in der That völlig fehlen oder nicht vielmehr in die Wandung der Vagina verlagert sind, wie dies nach SIMROTH für den vordersten, etwas erweiterten Abschnitt der Vagina von *Limax maximus* gelten soll (30, p. 207). — Wie schon für viele Zitterschnecken nachgewiesen wurde, entwickeln sich Eier und Samen nicht gleichzeitig. Die *D. rufa* ist zunächst protandrisch, und während der ersten Zeit der Samenbildung spricht sich die Männlichkeit des Thieres auch im Bau des Spermoviducts aus, insofern als die Uterusdrüsen an Zahl und Grösse ausserordentlich zurücktreten, während die Prostata schon ausgebildet ist. Erst mit Beginn der weiblichen Geschlechtsreife entwickeln sich dieselben, doch vermag ich nicht anzugeben, welchen Einfluss der Begattungsact hierauf ausübt.

## 2. *Daudebardia saulcyi*.

Den Geschlechtsapparat dieser Art hat P. FISCHER (5) vor einer Reihe von Jahren richtig, wenn auch sehr kurz geschildert; nur hinsichtlich der Geschlechtsöffnung ist er zu keinem sicheren Resultat gekommen (l. c. p. 15), was zu beklagen ist, weil gerade sie in doppelter Hinsicht von Interesse ist. Sie theilt nämlich mit *D. rufa* die weit nach hinten (ungefähr bis an das Ende des ersten Körperdrittels; bei diesem Individuum von 16 mm Länge liegt sie 5 mm hinter der Kopfspitze und  $3\frac{1}{2}$  mm über dem Fussaum) verschobene Lage, und ferner ist sie doppelt. Beide Oeffnungen liegen, bei Betrachtung von innen, völlig getrennt,  $\frac{1}{2}$  mm von einander entfernt (Fig. 112). Sie besitzen auch keinen gemeinsamen Vorraum, sondern beide Oeffnungen liegen auf der Aussenfläche der Haut unmittelbar neben einander, indem Penis und Vagina schräg und auf einander convergirend das Integument durchbrechen. Die übrigen Verhältnisse sind aus der Figur, in der der Penis nach vorn geklappt ist, leicht ersichtlich. Der Zwittergang ist fast in ganzer Länge mit der Fussfläche verwachsen, mit schwarzen, kleinen Pigmentflecken bedeckt und auffallend breit ( $\frac{3}{4}$  mm). Ob er am distalen Ende eine Vesicula seminalis trägt, liess sich nicht entscheiden. Der Spermoviduct ist von geringer Länge, obwohl die sehr grosse Eiweissdrüse auf ein geschlechtsreifes Thier hinweist. Auch die Vagina ist ungewöhnlich schmal (1 mm), ihre einzelligen Drüsen bilden einen scharf begrenzten, verdickten Ring (*gl*). Auf Schnitten untersucht, zeigt sich der Drüsenkörper ausserhalb der Muskelschicht liegend, während der lange Ausführungsgang diese durchbricht und mit einer abermaligen Anschwellung das Epithel durchbricht. Kurz vor dieser Drüsenzone mündet das Receptaculum seminis mit kurzem Stiel in die hier stark gewundene — was vielleicht nur individuell ist — Scheide ein. Das Vas deferens (*def*) ist Anfangs ein sehr enger Kanal, der mit der Vagina bis zu deren Mündung nach vorn läuft und an diese durch einen übergreifenden Pedalnerven befestigt wird. Es schmiegt sich dann, nach hinten umbiegend, an den Penis an, wird an die Mitte desselben durch Bindegewebe befestigt und schwillt nun plötzlich durch Verdickung seiner Muscularis auf das doppelte Caliber an. Das Hinterende der Ruthe läuft in einen kleinen, hakenförmigen Knopf aus, der einerseits das Vas deferens aufnimmt, andererseits den Retractor (*retra*), dessen Verlauf wie bei *D. rufa* ist, abgibt. Der Penis nimmt nach vorn allmählich an Dicke zu und erreicht an der

Basis eine Breite von  $1\frac{1}{2}$  mm. Auf Querschnitten sieht man sechs grössere und einige kleinere Längsfalten in sein Lumen vorspringen, und die Spitzen derselben dienen den zahlreichen einzelligen Drüsen, die auch hier vorhanden sind, vornehmlich zur Ausmündung.

### 3. Die Testacellen.

Unsere Kenntnisse des Sexualapparates der Testacellen sind neuerdings durch POLLONERA (11, 41) erheblich erweitert worden. Derselbe hat sechs verschiedene Arten (*T. barcinonensis*, *catalonica*, *pecchiolii*, *dubia*, *maugei*, *haliotidea*) untersucht, deren Organe im Wesentlichen gleich gebaut sich erwiesen und vornehmlich in der Länge des Stiels des Receptaculum seminis, in der Länge des Vas deferens und im Besitz resp. Mangel eines Flagellums von einander differirten. Um so erstaunter war ich, unter den von mir studirten Species zwei anzutreffen, welche eine sehr merkwürdige und, soviel ich weiss, bei Pulmonaten überhaupt noch nicht beobachtete Variation erkennen liessen, die ich als „doppeltes Flagellum“ bezeichnen will.

Diese beiden Arten sind *T. fischeriana* und *bisulcata*, also zwei in vieler Hinsicht sich sehr nahestehende Thiere. Da das Exemplar der *T. bisulcata* noch nicht völlig reife Geschlechtsorgane besass, gehe ich aus von der Schilderung der anderen Art, von der ich zwei ausgewachsene Individuen seciren konnte. Die Zwitterdrüse, welche, wie bei allen Testacellen, im hintersten Winkel der Leibeshöhle zwischen Fuss und Leber ihren Sitz hat, ist verhältnissmässig sehr gross (Fig. 114 *gh*) und schmiegte sich mit mehreren Trauben von Follikeln an den kurzen und in seiner Mitte nur wenig hin und her gewundenen Zwittergang (*dh*). Das Vorderende des letzteren verjüngt sich ein wenig und besitzt, ehe es, in die Eiweissdrüse eindringend, zum Spermoviduct zieht, ein kleines, nach hinten sich etwas erweiterndes Diverticulum, die Vesicula seminalis (*ves*). Der Eisamenleiter (Fig. 113 *spov*) zeigt keine Besonderheiten, aber auffallend kurz ist das an seinem Vorderende entspringende Vas deferens (*def*), das in querer Richtung und unter geringen Windungen zur Spitze des Penis hinüberzieht. Ruthe und Vagina werden an der Basis ein wenig dicker, und letztere nimmt hier den langen Stiel des Receptaculum seminis auf, der an seiner Wurzel blasenförmig erweitert ist. Der Penis besitzt einen Anhang in Gestalt eines Kanales mit engem Lumen, den man, der gebräuchlichen Terminologie folgend, als Flagellum (*f*) bezeichnen kann. Wie es gewöhnlich der Fall ist, so setzt sich derselbe auch hier

nach hinten in einen Retractor (*retra*) fort, der sich über die Leber legt und am Vorderrande und in der Mitte des Luftsackes der Lungenhöhle sich befestigt. Diese Insertion ist nicht weiter auffällig, da der Luftsack eine Erweiterung des Diaphragmas darstellt. Sehr merkwürdig aber ist erstens, dass dieses Flagellum an der Basis des Penis wurzelt, und zweitens, dass an seiner Spitze ein zweiter, etwas breiterer Kanal (*fl'*) abgeht, welcher mit ihm in offener Communication steht und in die Basalpartie der Scheide einmündet. *T. fischeriana* besitzt demnach auch ein Vaginal-Flagellum, und beide Flagella bilden zusammen einen Kanal, durch den man aus dem Penis in die Scheide resp. umgekehrt gelangen kann. Ein derartiger Befund ist meines Wissens noch bei keiner Lungenschnecke constatirt worden, und ich muss bekennen, dass ich keine Erklärung seiner physiologischen Bedeutung gefunden habe. Vielleicht dient das Doppelflagellum dazu, Spermatozoen, die aus dem Samengange des Spermooviductes zufällig in den Uterus und aus diesem in die Vagina gelangt sind, in den Penis überzuführen und sie so vor zweckloser Vergeudung zu bewahren. Das männliche Flagellum des einen Individuums schwoll kurz vor seiner Spitze blasenförmig an (Fig. 113), das des anderen ging mittels einer solchen Erweiterung in das weibliche Flagellum über (Fig. 40).

Dass die beiden Geisselanhänge in der That Kanäle sind und nicht solide Stränge, und dass sie in einander übergehen, lässt sich natürlich nur an Schnittserien beobachten. Fig. 118 stellt einen Querschnitt dar, der ungefähr in der Höhe der Buchstaben *pe*, Fig. 113, geführt ist; *fl* ist das männliche, *fl'* das weibliche Flagellum. Ersteres besteht aus Flimmerepithel, einer mittleren Zone heller Zellen, die wahrscheinlich einzellige Drüsen sind, und einer äusseren Muskelhülle. Im letzteren trägt das Epithel nur im hinteren Abschnitt Cilien, Drüsenzellen fehlen, die Muscularis ist stärker entwickelt. — Das Lumen des Penis ist recht eng im Verhältniss zu seiner sehr dicken Wandung, die aus einer mächtigen inneren Schicht von Ringmuskeln und einer äusseren Lage Längsmuskeln besteht. Besondere Drüsen, Hautkämme, Reizpapillen u. dergl. fehlen. Das Epithel flimmert. — Auch die Vagina besitzt eine sehr dicke musculöse Wandung, die vorwiegend aus circulären Fasern gebildet wird. Die Längsmuskeln laufen theils überall zerstreut zwischen diesen, theils ordnen sie sich zu einer äusseren Schicht an. Das Epithel bildet mehrere Falten und scheint überall zu flimmern, obwohl es mir nur an besonders gut erhaltenen Stellen gelang, die Cilien nachzuweisen. Merkwürdiger Weise finden sich in der Vagina keine Drüsen. Eine histologische

Analyse des Spermoviducts war leider wegen des Erhaltungszustandes nicht möglich.

Obwohl die Geschlechtsorgane meines Exemplares der *T. bisulcata* noch unentwickelt waren, liess sich doch erkennen, dass sie ebenso wie bei *T. fischeriana* gebaut sind. Namentlich zeigten die Querschnitte, dass auch hier zwei mit einander communicirende Flagella vorhanden seien.

Hinsichtlich der drei anderen *Testacella*-Arten sei Folgendes bemerkt:

POLLONERA'S (11) Angaben über *T. haliotidea* kann ich völlig bestätigen, da wir beide Individuen derselben Localität untersucht haben, und so schliesse ich mich denn auch vollkommen seiner Schlussfolgerung, für die ich in dieser Abhandlung noch einige weitere Beweise zu erbringen versucht habe, an, „che l'individuo studiato dal LACAZE-DUTHIERS non appartenesse alla *T. haliotidea*, ma a qualche altra specie prossima a questa“. Hinzuzufügen wäre noch, dass der Zwittergang ebenfalls mit einer Vesicula seminalis (die auch LACAZE-DUTHIERS übersehen hat) versehen ist; sie ist hier freilich schwächer als bei irgend einer anderen Art ausgebildet, indem sich der Kanal erweitert, nach hinten halbkugelig vorspringt und in seiner Wandung einige Falten bildet (Fig. 117). Welche physiologische Bedeutung dieser Vesicula seminalis, die nicht selten (*Helix pomatia*, *nemoralis*) in Zweizahl angetroffen wird, eigentlich zukommt, ist sehr schwer zu sagen. Die Bezeichnung, welche v. JHERING, ihr Entdecker, ihnen gegeben hat, ist vollständig correct, denn es sind offenbar männliche Samenbehälter, welche das Sperma des eigenen Thieres aufnehmen. Dies geht aus dem continuirlichen Zusammenhange hervor, in dem das Sperma des Vas deferens von Thieren in männlicher Geschlechtsreife mit dem in der Vesicula aufgespeicherten steht. Aber wozu dient denn dieser Anhang, der einerseits viel zu klein ist, um nur für eine Begattung genügendes Sperma zu beherbergen, andererseits auch überflüssig erscheint, weil die Samenmasse in Gestalt von Spermatophoren bis zu einer Begattung aufbewahrt wird? Ich weiss auf diese Frage nur eine Antwort, deren Richtigkeit freilich noch erst zu erweisen sein wird. Da man beobachten kann, dass sich die Vesicula mit eigenem Sperma füllt, so ist es wahrscheinlich, dass das Sperma, welches zur Zeit der weiblichen Reife in ihr angetroffen wird, ebenfalls eigenes Zeugungsmaterial darstellt, eine Frage, die sich übrigens an isolirten Thieren leicht mit Sicherheit entscheiden liesse. Ist diese Voraussetzung richtig und tritt nun der Fall ein, dass eine Schnecke keine

Gelegenheit findet, sich von einer anderen begatten zu lassen, so besitzt sie die Möglichkeit, eine Selbstbefruchtung — und zwar ohne Selbstbegattung — mittelst des in der Vesicula aufgespeicherten Spermas zu vollziehen. Dass eine solche bei Pulmonaten vorkommt, ist sicher (vergl. BRAUN, Zur Frage der Selbstbefruchtung bei den Zwitter-schnecken, in „Humboldt“, Januar 1889), und da die männlichen und weiblichen Geschlechtsproducte zu verschiedenen Zeiten reifen, muss auch ein Behälter vorhanden sein, welcher das eigene Sperma über die Zeit der männlichen Sexualperiode hinaus im Thiere aufbewahrt. Ich sehe also in der Vesicula seminalis der Pulmonaten eine Einrichtung zur Ermöglichung einer Selbstbefruchtung für den Fall, dass eine Begattung mit einem anderen Thier nicht stattgefunden hat. — Im Flagellum ändert sich die Structur des Penis nur insofern, als die Falten niedriger und weniger zahlreich werden. In der Wandung der Vagina sind viele blasige Gebilde, vermuthlich einzellige Drüsen, eingebettet. Cilien scheinen dem Epithel derselben zu fehlen, während die hohen schmalen Zellen des Receptaculum seminis sie wahrscheinlich besitzen.

Für *T. maugei* liegt gleichfalls eine Schilderung von POLLONERA (11) vor, die ich bestätigen kann. Für erwähnenswerth halte ich nur Folgendes: Die Geschlechtsöffnung liegt nicht wie gewöhnlich in der vordersten Spitze der rechten Seitenfurche, sondern etwas nach innen von diesem Punkte. Das Hinterende des Penis zeigte eine leichte Anschwellung, die bei einem Individuum plötzlich, bei einem anderen allmählich entstand. Sehr eigenartig verhält sich der Retractor des Penis; er heftet sich nämlich nicht am Luftsack an, sondern läuft quer und schräg über die Leber hinüber zur linken Körperwand, an deren Dorsalrand er sich in der Höhe der Speicheldrüsen inserirt. Die Vesicula seminalis des Zwitterganges ist relativ stark entwickelt (Fig. 116), und am blinden Ende keulenförmig angeschwollen. Ihre Länge beträgt 0,65 mm, ihre grösste Breite 0,17 mm.

Eine Abbildung des Geschlechtsapparats der *T. gestroi* ist meines Wissens noch nicht veröffentlicht. Ich habe denselben daher in die Fig. 92 aufgenommen. Die Zwitterdrüse (*gh*) ist sehr klein, und die Follikel drängen sich zu einer Kugel zusammen. Der Zwittergang beschreibt einige kurze Windungen in der mittleren Region und trägt in der vorderen wieder eine kleine Samenblase (*ves*). Eiweissdrüse und Spermoviduct bieten nichts Besonderes dar. Die Vagina ist ein langes, dickes Rohr, vorn von geringerem ( $1\frac{1}{2}$  mm) Durchmesser als hinten (2 mm). Die Wurzel des Receptaculum seminis

ist auffallend weit nach hinten verschoben, dicht neben der des Vas deferens; die Gestalt der Samenblase (*Recp*) ist ähnlich wie bei *T. maugei*, d. h. der Stiel schwillt an seiner Basis blasenförmig an. Der Verlauf des Vas deferens ist aus der Abbildung ersichtlich und ist derselbe, wie bei allen Testacellen mit langem Samenleiter. Anfangs ist das Vas deferens dicker als im weiteren Verlaufe. Der Penis wird durch eine schräge Ringfurche in zwei ungefähr gleich grosse Stücke gegliedert, die zusammen 13 mm lang sind. Auffallend ist die beträchtliche Verschmälerung des Penis an seiner Basis. Ein Flagellum fehlt. Die Insertionsstelle des Retractor penis ist wie gewöhnlich.

### XIII. Zusammenfassung und Schluss.

Als Schluss dieser Abhandlung gebe ich eine Zusammenfassung der wichtigsten Angaben, die im Vorstehenden gemacht wurden.

#### *Daudebardia rufa* FER.

findet sich nicht allzu selten bei Rüdesheim in der Nähe des Nationaldenkmals. Die Thiere erreichen in ausgestreckten Zustände eine Länge von etwas über 2 cm. Der Rücken und die Fühler sind schwarzblau gefärbt. An den Seiten geht die Färbung in ein helles Gelb über. Die Augenträger sind ausgestreckt etwa 6 mal länger als die kleinen unteren Fühler und stehen weiter nach aussen als diese. Die Fussaumfurche ist sehr deutlich ausgeprägt. Zwei mediane und zwei laterale „Schleimfurchen“, die sich nicht durch Reichthum an Drüsenzellen auszeichnen, laufen über die Rückenfläche des Körpers. Die zwischen den medianen Furchen liegenden Felder der Haut und die aussen an diese anstossenden sind besonders regelmässig in Längsreihen angeordnet. Der Eingeweidebruchsack enthält in seinen zwei letzten Windungen nur Theile der Leber und des Spindel Muskels. Der Mantel setzt sich über die von ihm mit dem Rücken gebildete Verwachsungsnaht allseitig in Gestalt einer Falte fort. Dieselbe ist vorn (Nackenfalte) und am rechten Seitenrande besonders stark entwickelt. Auf dem Mantel finden sich zerstreute bräunliche Flecke. Die hellgelbe Fussohle wird durch zwei deutliche Längsfurchen in drei ungefähr gleich breite Felder getheilt, von denen die seitlichen quer gestrichelt erscheinen. — Die dunkle Färbung des Rückens wird hervorgerufen durch zahlreiche schwarz pigmentirte Bindegewebszellen der Haut von geringer Grösse, die durch feine Ausläufer mit einander

Anastomosen bilden. Vielkernige Pigment- und Kalkdrüsen fehlen. Die Zellen des Epithels zeichnen sich dadurch aus, dass sie allseitig von einer derben chitinigen Wandung begrenzt werden. Cilien tragen nur die Sohle und der Fussaum. Von einzelligen Schleimdrüsen sind zweierlei Sorten vorhanden. Pigment tritt auch in einzelnen grossen Bindegewebszellen auf. — Die Fussdrüse liegt vollständig in der Musculatur des Fusses eingeschlossen und ist fast so lang wie dieser. Das ventrale Epithel des Rohres bildet zwei flimmernde Längsfalten, die eine Rinne zwischen sich fassen, in deren Mitte zahlreiche einzellige Drüsen ausmünden. — Der Schlundkopf ist ein complicirtes Organ von fast halber Körperlänge, das aus demjenigen einer typischen Stylommatophore, etwa einer *Helix*, durch ungewöhnliche Streckung der Hinterwand hervorgegangen ist. Der Stützbalken der Radula, welcher rein musculöser Natur ist, ist dadurch zu einem horizontal gelagerten bootförmigen Gebilde geworden, die Endpapille der Zungenscheide liegt unter der Rückenwand, und der Oesophagus entspringt in der Mitte dieser letzteren. Der Kiefer ist leicht gebogen und glatt. An einzelnen Zähnen der Radula lässt sich eine Andeutung des Hakens erkennen, welcher für die Zähne der Testacellen charakteristisch ist. Der Schlundkopf wird bewegt durch eine Anzahl Protractoren und durch zwei starke Retractoren, die sich zu einem echten Spindelmuskel vereinigen, der aber mit den Retractoren der Fühler und mit Muskeln des Fusses keine Verwachsungen eingeht. In den Speicheldrüsen finden sich zwei Arten einzelliger Drüsen. Oesophagus und Magen unterscheiden sich nur durch die Anordnung der Epithelfalten und durch die Weite; ausserdem flimmert jener strichweise, dieser überall. Der Darm ist kurz, beschreibt eine S-förmige Schlinge, tritt nicht in den Lebersack über und mündet zusammen mit dem Ureter in den Athemgang ein. Sein Epithel flimmert überall und wird von zahlreichen einzelligen Drüsen durchbrochen. Die Leber zerfällt in zwei Portionen (eine rechte vordere und eine linke hintere), die am Uebergange von Magen und Darm einmünden. Sie enthalten Leber- und Kalkzellen. — Herzbeutel, Niere, Ureter und Lungengewebe gehören ausschliesslich dem Dache der Mantelhöhle an. Der Boden derselben ist eine einfache Membran ohne Blutmaschen. Das Pericard ist sehr weit nach vorn, bis an den vorderen Verwachsungsgrund des Mantels mit der Rückenfläche, verschoben, so dass sich das Lungengewebe neben und grösstentheils hinter demselben ausbreitet. Dieser opisthopleurischen Anordnung der Blutmaschen entspricht aber nicht der Bau des Herzens, denn die Vorkammer liegt vor der Kammer.

Das Pericard liegt links neben der Niere, aus deren vorderer Spitze der Ureter entspringt, an ihrem rechten Seitenrande bis zum Grunde der Lungenhöhle herabsteigt, dann im Winkel umbiegt und mit dem After sich zu einer Kloake vereinigt. Der Renopericardialcanal liegt neben der Kammer. — Das Gefässsystem weist als besondere Eigenthümlichkeit nur die geringe Grösse der hinteren Aorta auf. — Die beiden vom Gehirn zu den unteren Nervencentren ziehenden Connective sind relativ kurz. Die Kette der visceralen Centren besteht aus vier Ganglien, indem das Ganglion viscerales s. str. mit dem rechten Parietalganglion verschmolzen ist. Vom Gehirn lassen sich links 11, rechts 12 Nerven verfolgen. Von den Eingeweideganglien strahlen 6 Nerven aus. Die Fühlerretractoren sind so lang, dass sie bis an die Basis des Eingeweidebruchsackes treten, ohne sich aber mit dem Spindelmuskel zu vereinigen. — Die Geschlechtsöffnung liegt auffallend weit hinten, ungefähr am Ende des ersten Körperviertels, auf der rechten Seite, etwas hinter und oberhalb der durch die Einmündung der Lateralfurche in die Fussaumfurche bestimmten Stelle. Die Zwitterdrüse liegt vollständig in der Leibeshöhle. Der Zwittergang trägt vorn eine kleine Vesicula seminalis. In der Prostata des Spermoviducts finden sich zwei verschiedene Drüsenarten. Die Wand des Penis birgt ebenfalls Drüsen, ist aber im Uebrigen rein musculös und entbehrt besonderer Bildungen. Der Vagina sitzt ein Packet einzelliger Drüsen aussen an.

### Die *Daudebardia saulcyi* BGT.

leitet in ausgesprochener Weise zu den Testacellen hinüber. Körpergestalt, Hautsculptur, Felderung des Fusses, Bau der Fussdrüse im Wesentlichen wie bei *D. rufa*. Der Schlundkopf ist etwas grösser als bei dieser. Die beiden Retractoren desselben sind auffallend kurz; sie verwachsen schon in der Mitte der Leibeshöhle mit der Fussmuskulatur, und zwar jeder getrennt, und der rechte etwas nach links verschoben; ein besonderer Spindelmuskel ist also nicht mehr vorhanden. Kiefer wie bei *D. rufa*. Die Radulazähne sind sämmtlich ohne Haken auf der Unterseite. Der Radulastützbalken wird in seiner dorsalen Hälfte von einem besonderen Muskelmantel umgeben, welcher bei *D. rufa* fehlt, aber in noch stärkerer Ausbildung den Testacellen zukommt. Der Uebergang zu diesen spricht sich besonders aus in dem Fehlen eines Leberbruchsackes — Leber und Zwitterdrüse liegen vollständig in der Leibeshöhle — und in dem Bau der Mantelhöhle, denn von dem Dache derselben hängen Niere und Herzbentel in Gestalt eines

grossen Bruchsackes herab, und ihr Boden stülpt sich mit einem rechten und einem linken Divertikel in die Leibeshöhle aus. In jenem Bruchsacke liegt der Ureter über, der Herzbeutel unter der Niere. Die Athemkammer setzt sich mit ihrem Hinterende in die hinteren Schalenwindungen fort und füllt diese allein aus. Der Ureter gliedert sich in einen herabsteigenden und in einen aufsteigenden Schenkel. Der letztere bildet mit dem After zusammen eine Kloake, die von der Lungenhöhle vollständig getrennt ist. Das Epithel des Ureters trägt überall niedrige Cilien. Lage der Renopericardial-Verbindung wie bei *Testacella*. Das Nervensystem stimmt im Wesentlichen mit demjenigen der *D. rufa* überein. Die vom Gehirn ausgehenden Connectivej sind länger, die Zahl der Cerebralnerven ist kleiner. Die Geschlechtsöffnung ist sehr eigenartig, indem beide Sexualpori dicht neben einander ausmünden, ohne einen gemeinsamen Vorraum zu besitzen. Die Vagina trägt ein ringförmiges verdicktes Drüsenpacket.

### Von Testacellen

untersuchte ich *T. fischeriana*, *bisulcata*, *haliotidea*, *maugei*, *gestroi*. Die medianen Rückenfurchen der Daubebardien finden sich bei *T. bisulcata*, *fischeriana*, *haliotidea* und *maugei* angedeutet. Bei *T. bisulcata* laufen quer und schräg gerichtete Furchen in paralleler Anordnung von den medianen Reihen nach hinten und aussen zu den Lateralfurchen. Von Schrägfurchen der Körperflanken besitzt *T. maugei* 8—9, *T. gestroi* und *fischeriana* ca. 12, *T. bisulcata* und *haliotidea* ca. 15. Die Fussaumfurche ist nur schwach entwickelt. Ein Eingeweidebruchsack fehlt vollständig, Leber und Zwitterdrüse liegen ganz in der Leibeshöhle. Die Mantelhöhle ist tief in die Rückenfläche des Körpers eingesunken, wodurch um dieselbe herum die „Peripallealfurche“ entsteht. Die Faltenanhänge des Mantels lassen sich auf homologe Bildungen der Daubebardien zurückführen. Sie sind zu mächtigen Lappen erweitert, welche sich über die Peripallealfurche hinüberlegen und das Eindringen von Schmutz in diese verhindern. Der canalförmige „Athemgang“ der Daubebardien ist zu einem breiten Spalt geworden. Auf der Fusssole sind die Seitenfelder nur undeutlich von einem Mittelfelde geschieden, das ungefähr  $\frac{1}{5}$  der Gesamtbreite erreicht. — Die Fussdrüse liegt frei in der Leibeshöhle und über der Innenfläche des Fusses. Sie zerfällt in einen vorderen drüsigen, mittleren gewundenen und hinteren geraden Abschnitt. Im drüsigen flimmert das ventrale Epithel des Schlauches, und die das Secret liefernden zahlreichen einzelligen Drüsen münden vornehmlich auf dieser Seite

ein. Im gewundenen Abschnitt fehlen besondere Drüsenzellen, indem sich hier wohl alle Epithelzellen (welche überall flimmern) an der Secretion theilnehmen. Der hinterste Abschnitt wird charakterisirt durch eine dorsale Längsfalte, die wieder mit besonderen Drüsenzellen versehen ist. — Die Epithelzellen der Haut werden von einer Cuticula bedeckt, sind aber auf den übrigen Seiten zartwandig. Echte vielkernige Farb- und Kalkdrüsen fehlen. In der Haut finden sich zwei Sorten Schleimdrüsen. Die dunkle Färbung wird wie bei den Daubardien durch bindegewebige anastomosirende Pigmentzellen von geringer Grösse hervorgerufen. — Der Schlundkopf ist von mehr als halber Körperlänge. Die eigenartige Insertion seiner Retractoren, die in zwei Reihen neben der dorsalen Medianlinie der Hinterhälfte des Schlundkopfes entspringen, sich aber sämmtlich auf der linken Integument- und Fussfläche befestigen, bedingt eine unsymmetrische Lage des Schlundkopfes, sobald diese Muskeln sich etwas contrahiren. Der Schlundkopf kommt dann auf seiner linken Flanke zu ruhen. Die dicke Chitincuticula des Mundrohres wird bei einigen Arten stellenweise von schmalen Epithelsträngen durchsetzt, die wahrscheinlich als Drüsen fungiren. Der Uebergang des Mundrohres in den Schlundkopf wird bei gewissen Arten durch einen dicken Sphinktermuskel bezeichnet. Ein Kiefer fehlt stets. Der Stützbalken der Radula ist rein musculös, ohne knorpelige Elemente. Ein Mittelzahn der Radula findet sich bei *T. maugei* und *bisulcata*, fehlt den drei übrigen Arten. Die Schlundkopfretrectoren sind als Bildungen sui generis anzusehen. Sie treten bei den untersuchten Arten in verschiedener Zahl und Anordnung auf. Eine vergleichende Betrachtung lehrt, dass sie ursprünglich sich längs der Mediane der Rückenhaut inserirten und sich später nach links verschoben, und zwar bei verschiedenen Arten verschieden weit, bei *T. gestroi* theilweise bis zur Mediane der Fussinnenfläche. Der Oesophagus ist sehr kurz und vom Magen nur durch verschiedene Weite und Anordnung der Epithelfalten unterschieden. Die Magen-erweiterung reicht nicht bis zur Einmündung der beiden Gallengänge, sondern verschmälert sich etwas vorher zu einem engeren Kanal, der durch besonders starke Ausbildung der Musculatur ausgezeichnet ist. Ehe der Darm in den Enddarm übergeht, erweitert er sich zu einer länglichen Blase. — Besonders eigenartig sind die Verhältnisse der Mantelhöhle und der ihr eingelagerten Organe. Ein secundärer Ureter fehlt. Der primäre öffnet sich im Hintergrunde der Lungenhöhle, und der Harn wird von hier durch Flimmerepithel zum Athemloch befördert. Ferner entspringt der Ureter am Hinterende der Niere, was so zu

erklären ist, dass die Niere eine inverse Stellung angenommen hat, indem ihr ursprüngliches Vorderende zum Hinterende geworden ist. Die gleiche Umkehrung in der Lage zeigt der Herzbeutel, dessen Vorkammer nach hinten, dessen Kammer nach vorn gewandt ist. Das Lungengewebe der Athemkammer liegt zum grössten Theile hinter dem Herzbeutel, so dass den Testacellen eine ausgesprochene Opisthopneumonie zukommt. Der Boden der Lungenhöhle stülpt sich nach vorn in die Leibeshöhle in Gestalt eines grossen einheitlichen Luftreservoirs, eines „Luftsackes“ aus. *T. maugei* offenbart die relativ einfachsten Verhältnisse, indem die Niere und der Herzbeutel noch nicht als ein grosser Bruchsack aus dem Dache der Höhle hervortreten, was bei den übrigen Arten der Fall ist. Dieser Bruchsack rückt fast ganz aus der eigentlichen Mantelhöhle heraus und verlagert sich in den Luftsack. Die Renopericardial-Verbindung liegt in gleicher Höhe mit dem Uebergange der Kammer in die Vorkammer. Die Opisthopneumonie und die Inversion des Harnapparats der Testacellen sind entstanden durch die Verschiebung der Schale und Mantelhöhle an das Hinterende des Körpers. Die rechtsseitige Lage des Herzens zur Niere ist veranlasst worden durch die Ausbildung eines auf der rechten Körperseite besonders ausgedehnten Luftsackes der Mantelhöhle. Die Opisthopneumonie ist daher als eine secundäre Neuerwerbung ursprünglich prosopneumonier, Daubebardien-ähnlicher Stammformen anzusehen. — Hinsichtlich der arteriellen Gefässe kommen bei den untersuchten Arten kleine Verschiedenheiten vor. — Das Gleiche gilt von Zahl und Gruppierung der Pedalnerven, von denen jederseits einer den Fühlerretractor der betreffenden Seite versorgt. Die Fühlerretractoren sind bei allen Testacellen auffallend kurz, besonders bei *T. fischeriana* und *bisulcata*. Sie stehen in keinerlei Beziehungen zu den Schlundkopfretractoren. Bei *T. gestroi* ist der linke Fühlerretractor noch einmal so dick wie der rechte, und diese Asymmetrie spricht sich auch in der Lage des Buccalganglions und in der Stärke der Pedalnerven zu Gunsten der linken Seite aus. — Die Testacellen besitzen in der hintersten Spitze der Lungenhöhle ein Geruchsorgan, welches homolog ist dem für die meisten übrigen Gastropoden nachgewiesenen, sogenannten SPENGLER'schen Sinnesorgan. Dasselbe ist Terminalorgan des hinteren Nerven des rechten Parietalganglions und tritt in zwei verschiedenen Differenzierungsstufen auf; die niedere ist der *T. gestroi*, die höhere den andern Arten eigen. Das Sinnesorgan ist homolog dem von LACAZE-DUTHIERS für die Basommatophoren nachgewiesenen „nouvel organe“ und beweist die Unhaltbarkeit der Ansichten, welche

v. IHERING über den diphyletischen Ursprung der Basommatophoren und Stylommatophoren geäußert hat. — *T. fischeriana* und *bisulcata* besitzen am Geschlechtsapparat eine sehr eigenthümliche Bildung, das sog. „doppelte Flagellum“. An der Wurzel des Penis und der Vagina entspringt je ein dünner, nach hinten laufender Kanal. Beide gehen in einander über und geben an dieser Verbindungsstelle den Retractor des Penis ab, der sich an der Mitte der Vorderwand des Luftsackes inserirt. Es besteht also ein besonderer Kanal, der Penis und Vagina mit einander verbindet. In der Vagina dieser beiden Arten konnten keine Drüsen nachgewiesen werden, während dieselben bei *T. haliotidea* wahrscheinlich vorkommen, aber völlig in der Wandung eingebettet liegen. Eine Vesicula seminalis findet sich bei allen Arten. Wahrscheinlich dienen diese kleinen Samenbehälter dazu, bei mangelnder Begattung eine Selbstbefruchtung zu ermöglichen.

---

Für den Ureter der Stylommatophoren sind gewisse Flimmerzellen charakteristisch, die in der Regel halbkuglig über das Niveau der Nachbarzellen vorspringen und daher als „Calotten- oder Haubenzellen“ bezeichnet werden können. Sie tragen lange, sonnenförmig ausstrahlende Cilien und entbehren der in den übrigen Ureterzellen so deutlichen Protoplasmastreifung. Da bei *T. fischeriana* solche Calottenzellen auch in der Dorsalwand der Lungenhöhle angetroffen werden, so ist es wahrscheinlich, dass sich der rückläufige Schenkel des Ureters der Stylommatophoren ebenso wie der secundäre Ureter aus der Wandung der Athemkammer gebildet hat. Jener ist als ein Theil des Primärureters anzusehen und die Bezeichnung „Nebenniere“ für ihn zu verwerfen. — Bei *Bulimus obscurus* fehlt jede Flimmerung im Ureter. — Eine besondere „Schleimdrüse“ ist dem Ureter von *Limax arborum* nicht eigen; auch wird dieselbe nicht von besonderen Gefäßen durchspannen. — Der eigenartige Verlauf des Ureters der *Amalia marginata* lässt sich aus einer Verschiebung des Athemloches erklären. — Der Herzbeutel von *Arion* wird von der ringförmigen Niere umgeben, in der eine besondere Scheidewand fehlt. Die Renopericardial-Verbindung liegt sehr versteckt im vordersten Winkel des Herzbeutels. — Das Geruchsorgan, welches SIMROTH für *Amalia*, *Limax*, *Arion* an der Anwachslinie der Nackenfalte beschrieben hat, ist nicht vorhanden. Auch das SARASIN'sche Rudiment eines Ganglion olfactorium bei *Helix personata* scheint anders gedeutet werden zu müssen.

---

Die vorstehende Abhandlung bringt, wie ich hoffe, auf breiterer Grundlage, als dies bisher möglich war, den Nachweis für die Richtigkeit der schon früher von verschiedenen Autoren vertretenen Ansicht, dass die Testacellen mit den Daudebardien relativ nahe verwandt sind oder, besser gesagt, dass sie sich von *Daudebardia*-ähnlichen Stammformen ableiten. Da aber die Daudebardien selber in vieler Hinsicht beträchtlich modificirte Lungenschnecken darstellen, so bleibt noch die Frage zu erörtern, ob irgend ein anderes Genus als Ausgangsform derselben angesehen werden darf. P. FISCHER geht in seiner Monographie der Daudebardien auf diese Frage nicht näher ein, sondern begnügt sich damit, die Verwandtschaft mit den Testacellen und die Abweichungen ihrer Organisation von derjenigen der Heliccen und der Vitrinen hervorzuheben. PFEFFER (7) ist nicht richtig über den Bau des Nervensystems der Daudebardien unterrichtet und zieht in Folge dessen einen nicht haltbaren Schluss, wenn er sagt: „dass bei den Daudebardien die Hauptganglienmassen unter allen Lungenschnecken so ziemlich die vollständigste Trennung aufweisen, dass man also diese Gattung nicht von Lungenschnecken des gewöhnlichen Typus ableiten kann, sondern dass sich beide Typen von einer indifferenten Form herleiten“. Erst SIMROTH (43, p. 49) sieht — wie ich glaube mit vollem Recht — in den Hyalinen die nächsten Verwandten der Daudebardien, ohne jedoch diese Ansicht näher zu begründen. Man kann zu Gunsten derselben Folgendes anführen: 1) die Aehnlichkeit der Schalen, die bei beiden Gattungen ein niedergedrücktes Gewinde zeigen und glashell, durchscheinend sind; 2) die Theilung der Fussohle in drei Längsfelder; 3) der Kiefer ist bei beiden gleich geformt und glatt, bei *Hyalina* freilich durch einen Mittelzahn ausgezeichnet; 4) die Aussenzähne der Radula der Hyalinen verlieren ihre Seitenzähnchen und nehmen dadurch dieselbe Gestalt wie bei den Daudebardien an; 5) der Mitteldarm beider Gattungen ist kurz, was damit zusammenhängt, dass 6) beide Fleischfresser sind, wie sie auch sonst in der Lebensweise sich ähneln; 7) bei beiden Genera sind die Cerebralcommissur und die vom Gehirn ausgehenden Connective von beträchtlicher Länge; die Ganglien der Visceralgruppe sind deutlich von einander getrennt. Bei *Hyalina* sind sie wie bei *Testacella* in der typischen Fünzfzahl vorhanden, während bei *Daudebardia* zwei mit einander verschmolzen sind, ein Process, der demnach erst eingetreten sein kann, nachdem sich die Testacellen von den Daudebardien abgezweigt hatten. Endlich weisen 8) der einfache Bau der Geschlechts-

organe und die relativ weit nach hinten gerückte Sexualöffnung auf die nahen verwandtschaftlichen Beziehungen beider Genera hin.

Schliesslich habe ich noch die Frage zu erörtern, ob zur Zeit noch andere Agnatha bekannt sind, welche sich an die Untergruppe der Daudebardien und Testacellen anschliessen. Sehen wir ab von der Gattung *Binneya*, über die zur Zeit noch keine genaueren Angaben vorliegen, die aber im Bau der Schale sehr an *Daudebardia* erinnert, so kann hier wohl nur die von STREBEL (44, p. 9) eingehend untersuchte *Strebelia behrendti* CR. et FISCH. in Betracht kommen. Das *Bulla*-ähnliche Gehäuse weicht zwar von demjenigen jener Gattungen erheblich ab und schliesst von vornherein besonders nahe Verwandtschaftsbeziehungen aus, die innere Organisation hingegen rechtfertigt immerhin die von jenem Autor vorgeschlagene systematische Einordnung, und zwar stehen die Strebelien den Testacellen näher als den Daudebardien. Mit jenen theilen sie nämlich: 1) die tiefen Querfurchen an den Körperseiten; 2) die Bildung einer Athemspalte durch eine obere und eine untere Mantelfalte; 3) die Lage des Herzens auf der rechten Seite der Niere; STREBEL macht über diesen wichtigen Punkt zwar keine näheren Angaben, aber seine Zeichnung tab. I, fig. 6 lässt keine andere Deutung zu; 4) die Einmündung des Oesophagus am Vorderende des Schlundkopfes; 5) den Besitz eines stiftförmigen Rhachiszahnes in der Radula; 6) ein sehr langgestieltes Receptaculum seminis (welches freilich manchen Testacellen nicht zukommt); 7) die weit nach vorn gelagerte Geschlechtsöffnung. An die Daudebardien erinnern nur der Leberbruchsack der *Strebelia*, welcher aber auch die Zwitterdrüse umschliesst, und die zwei typischen Retractoren des Schlundkopfes, Charaktere, die zu allgemeiner Natur sind, um irgend welche Schlüsse zu gestatten.

Marburg i. H., im September 1890.

---

### Literatur-Verzeichniss.

1. CLESSIN, S., Deutsche Excursions-Mollusken-Fauna, Nürnberg 1876.
2. BORCHERDING, FR., Vier Wochen in Nassau a. d. Lahn, in: Nachrichtenbl. d. D. Malakozool. Ges., 1890.
3. BOETTGER, O., Neues über die Gattung *Daudebardia*, in: Jahrb. d. Deutsch. Malak. Ges., Bd. 8, 1881, p. 276 u. 277.
4. KOBELT, W., Fauna der nassauischen Mollusken, in: Jahrb. d. Nass. Ver. f. Naturkunde, Bd. 25, 1871, p. 65.
5. FISCHER, P., Monographie des *Daudebardia*, in: Journ. Conchyliologie (2. sér.), T. 1, 1856.
6. MOQUIN-LANDON, Hist. nat. d. Mollusques de France, 1855.
7. PFEFFER, G., Beiträge zur Naturgesch. d. Lungenschnecken. 4. Die Agnatha, in: Jahrb. d. Deutsch. Malak. Ges., Bd. 5, 1878.
8. GASSIES, J. B., et FISCHER, P., Monographie du genre *Testacelle*, 1856, Paris.
9. LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Hist. de la *Testacelle*, in: Arch. Zool. expériment. (2. sér.), T. 5, 1887.
10. SEMPER, C., Reisen im Archipel der Philippinen, 2. Theil, Bd. 3, Landmollusken, 1882.
11. POLLONERA, C., Osservazioni intorno ad alcune specie di *Testacella*, in: Bollettino Musei Zool. ed Anat.-Comp. Università Torino, Vol. 4, 1889, No. 57.
12. SARASIN, P. B., Ueber drei Sinnesorgane und die Fussdrüse einiger Gastropoden, in: Arbeiten Zool.-zoot. Inst. Würzburg, Bd. 6, 1883.
13. SOCHACZEWER, D., Das Ricchorgan der Landpulmonaten, in: Z. f. w. Z., Bd. 35, 1881.
14. LEYDIG, F., Hautdecke und Schale der Gastropoden, in: Arch. f. Nat., Jg. 42, Bd. 1, 1876.
15. SEMPER, C., Beiträge z. Anat. u. Phys. d. Pulmonaten, in: Z. f. w. Z., Bd. 8, 1857.
16. SIMROTH, Die Sinneswerkzeuge der einheimischen Weichthiere, in: Z. f. w. Z., Bd. 26, 1876.
- 16a. HOUSSAY, FR., Opercule et glandes du pied des Gastéropodes, in: Arch. Zool. expériment. (2. sér.), T. 2, 1884.
17. PLATE, L., Vorläufige Mittheilung über den Bau der *Daudebardia rufa* FER., in: Sitzungsberichte d. Marburger Ges. z. Beförd. d. ges. Nat., 1890, No. 1.

18. PFEFFER, G., Ueber den Kiefer der Daudebardien, in: *Nachrichtsbl. Malak. Ges.*, 1878, p. 41, 42. Dieser Aufsatz war mir leider nicht zugänglich.
19. RÖSSLER, R., Die Bildung der Radula bei den cephalophoren Moll., in: *Z. f. w. Z.*, Bd. 41, 1885.
20. SICARD, H., Recherches sur le Zonites algirus, in: *Annales Sc. Nat. Zool.* (6. sér.), T. 1, 1874.
21. KEFERSTEIN, W., Malacozoa, in: *BRONN's Klassen u. Ordnungen*, Bd. 3, 1862—66.
22. CLAPARÈDE, E., Anat. u. Entwicklungsgesch. d. Neritina fluv., in: *MÜLLER's Arch.*, 1857.
23. VON SIEBOLD, C. Th., *Vergl. Anatomie der wirbellosen Thiere*, Berlin 1848.
24. GARTENAUER, H. M., Ueber den Darmkanal einiger einheimischen Gastropoden, *Dissertation*, Strassburg i. E. 1875.
25. BARFURTH, D., Ueber den Bau und die Thätigkeit der Gastropodenleber, in: *Arch. f. Mikr. Anat.*, Bd. 22, 1883.
26. LIEBIG, H. v., Ueber den uropneustischen Apparat der Heliceen, in: *Z. f. w. Z.*, Bd. 41, 1885.
27. BEHME, TH., Beitr. z. Anat. u. Entwicklungsgesch. des Harnapparats der Lungenschnecken, in: *Arch. f. Naturg.*, Jg. 55, Bd. 1, 1889.
- 27a. BRAUN, M., 1) Ueber den Harnleiter von Helix. 2) Ueber die Entwicklung des Harnleiters bei Helix pomatia L., in: *Nachrichtsblatt d. Deutsch. Malakozool. Ges.*, No. 7—10, 1888.
28. MECKEL, H., Mikrographie einiger Drüsenapparate, in: *Arch. f. Anat. u. Phys.*, 1846.
29. NÜSSLIN, O., Beiträge z. Anat. u. Phys. d. Pulmonaten, *Habilitations-schr.*, Karlsruhe 1879.
30. SIMROTH, H., Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken und ihrer europäischen Verwandten, in: *Z. f. w. Z.*, Bd. 42, 1885.
31. NALEPA, A., Beiträge z. Anat. d. Stylommatophoren, in: *Sitz-Ber. Wien. Akad. (Math.-Nat. Kl.)*, Bd. 87, 1, 1883.
32. FISCHER, P., et CROSSE, H., *Études sur les Mollusques terrestres et fluviatiles du Mexique et du Guatemala. Partie VII de: „Recherches zoologiques pour servir à l'histoire de la faune de l'Amérique central et du Mexique“* publ. sous la direction de MILNE-EDWARDS, Paris 1870 ff.
33. LACAZE-DUTHIERS, H. DE, Du système nerveux des Mollusques gastéropodes pulmonés aquatiques et d'un nouvel organe d'innervation, in: *Arch. Zool. expérim.*, T. 1, 1872.
34. SPENGLER, J. W., Die Geruchsorgane und das Nervensystem der Mollusken, in: *Z. f. w. Z.*, Bd. 35, 1881.
35. JHERING, H. v., *Vergleich. Anatomie d. Nervensystems und Phylogenie d. Mollusken*, 1877.
36. BERNARD, F., Recherches sur les organes palléaux des Gastéropodes prosobranches, in: *Ann. Sc. Nat. Zoologie* (7. sér.), T. 9, 1890.

37. SIMROTH, H., Ueber das Geruchsorgan der Parmacella Olivieri, in: Zool. Anz., Bd. 5, 1882, p. 972 ff.
38. Derselbe, Anatomie der Parmacella Olivieri, in: Jahrb. d. Deutch. Malak. Ges., Bd. 10.
39. SCHMIDT, A., Der Geschlechtsapparat der Stylommatophoren, Berlin 1855.
40. WIEGMANN, FR., Der sogenannte Liebespfeil der Vitrinen, in: Jahrb. d. Deutch. Malak. Ges., Bd. 13, 1886.
41. POLLONERA, C., Appunti di Malacologia, in: Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Torino 1888, Vol. 3, No. 43, 1888.
42. APATHY, J. v., Methode zur Verfertigung längerer Schnittserien in Celloidin, in: Mittheil. Zool. Station Neapel, Bd. 7, 1886/87.
43. SIMROTH, H., Ueber das Alter und d. Verwandtschaft d. Lungenschnecken, in: Sitz.-Ber. Nat. Ges. Leipzig, 1886/87.
44. STREBEL, F., Beitrag z. Kenntn. d. Fauna mexikan. Land- und Süßwasserconchylien, Theil 3, 1878.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Figurenbezeichnung.

<p><i>alb</i> Eiweissdrüse.  <i>an</i> After.  <i>atg</i> Athemgang.  <i>atl</i> Athemloch.  <i>atr</i> Atrium.  <i>d</i> Darm.  <i>def</i> Vas deferens.  <i>dh</i> Zwittergang.  <i>d. hep.</i> Lebergang.  <i>d. sal.</i> Speicheldrüsengang.  <i>f</i> Fussaumfurche.  <i>fs</i> Fussaum.  <i>gh</i> Zwitterdrüse.  <i>gl</i> Hautdrüse.  <i>go</i> Genitalöffnung.  <i>hep</i> Leber.  <i>kl</i> Kloake.  <i>l</i> Lungengewebe.  <i>m</i> Mantel.  <i>mh</i> Mundhöhle.  <i>mk</i> Mantelkappe.  <i>mu</i> Muskel.  <i>mr</i> Schlundkopfretractor der Testacellen.  <i>nsp</i> Nierenspritze.</p>	<p><i>o</i> Mundöffnung.  <i>oes</i> Oesophagus.  <i>pen</i> Penis.  <i>per</i> Pericard.  <i>pgl</i> Fussdrüse.  <i>ph</i> Schlundkopf.  <i>prt</i> Schlundkopfretractor.  <i>pul</i> Lungenhöhle.  <i>re</i> Niere.  <i>rec</i> Rectum.  <i>recp</i> Receptaculum seminis.  <i>ret</i> Schlundkopfretractor.  <i>retr</i> Fühlerretractor.  <i>retra</i> Penisretractor.  <i>sal</i> Speicheldrüse.  <i>sf</i> Schleimfurche.  <i>sp</i> Hinterste Spitze der Lungenhöhle.  <i>t<sup>1</sup></i> Augenträger.  <i>t<sup>2</sup></i> Kleiner Fühler.  <i>ur</i> Primär-Ureter.  <i>ur'</i> Secundär-Ureter.  <i>vag</i> Vagina.  <i>vent</i> Ventrikel.  <i>ves</i> Vesicula seminalis.</p>
--	--

## Arterielle Gefässe.

<i>a. ant.</i> Aorta anterior.	<i>api</i> Fussdrüsenarterie.
<i>a. post.</i> Aorta posterior.	<i>ags</i> Arterie der vorderen Geschlechtsorgane.
<i>ha, hb,</i> etc. bis <i>hf</i> Leberarterien.	<i>am</i> Arterie der Fühlerretractoren.
<i>hh</i> Magenarterie.	<i>pli</i> Arterie der Lungenhöhle.
<i>hg</i> Zwittergangarterie.	<i>plg</i> Arterie der linken Körperwand.
<i>ag</i> Spermoviductarterie.	<i>ass, as</i> Arterie der Speicheldrüsen.
<i>pdi</i> Verbindungsgefäss zwischen Aorta anterior und Fussdrüsenarterie.	<i>ar</i> Arterie des Schlundkopfes.
	<i>aa, aeg, aer</i> Arterien des Kopfes.

## Nervensystem.

<i>buc</i> Buccal-Ganglion.	<i>par</i> Parietal-Ganglion.
<i>cer</i> Gehirn.	<i>pl</i> Pleural-Ganglion.
<i>ped</i> Fussganglion.	<i>visc</i> Visceral-Ganglion.
<i>olf</i> Geruchsorgan.	<i>n</i> Nerv.

Bei den Abbildungen von Schnitten entspricht die rechte Seite der Zeichnung auch der rechten Seite des Thieres; das entgegengesetzte Verhalten ist durch ein der Figurenziffer beigefügtes \* angedeutet. Ein † in der folgenden Figurenerklärung bezeichnet, dass die Abbildung in einer beliebigen, nicht näher bestimmten Vergrösserung angelegt ist. Lpz. (Lupenzeichnung) bedeutet, dass die Zeichnung bei Lupenvergrösserung ausgeführt wurde.

- Fig. 1. *Daudebardia rufa*, in mässig ausgestrecktem Zustande. Lpz. 3/1.  
 Fig. 2. " " Kopf und Sohle von unten. Lpz. ca. 4½/1.  
 Fig. 3. " " Eingeweidebruchsack, ohne Schale, von rechts gesehen. Lpz. 7/1.  
 Fig. 4. *Daudebardia rufa*, Hinterkörper von oben gesehen. Lpz. †  
 Fig. 5. " " optischer Horizontalschnitt durch das Epithel der Haut. †  
 Fig. 6. *Daudebardia rufa*, Schnitt durch die äussere Zone der Haut. †  
 Fig. 7. " " merkwürdige Stellung, in welcher die Fusssohle nach oben gekrümmt ist. †  
 Fig. 8. *Test. fischeriana*, Sculptur der Haut auf der linken Körperseite und der linken Hälfte des Rückens. Lpz. †  
 Fig. 8a. *Daud. saulcyi*, Hinterkörper von rechts. Lpz. 5/1.  
 Fig. 9. *Test. bisulcata*, Hautsculptur, Rücken und rechte Seite. Lpz. 6/1.  
 Fig. 9a. " *fischeriana*, Fusssohle. Lpz. 2/1.  
 Fig. 10. " " Hinterkörper von oben. Lpz. 8/1.  
 Fig. 11. " " Hinterkörper mit Schale von rechts. Lpz. 6/1.  
 Fig. 12. " " der obere rechte Mantellappen ist nach links geklappt, um das Athemloch zu zeigen. Lpz. 8/1.  
 Fig. 13. *Daud. saulcyi*, Fusssohle. Lpz. 9/1.  
 Fig. 14. *Test. bisulcata*, Fusssohle. Lpz. 1½/1.  
 Fig. 15. *Test. gestroi*, Fusssohle. Nat. Grösse.

- Fig. 16. *Daud. rufa*, Schnitt durch die Fussdrüse. 150/1.  
 Fig. 17. *Test. haliotidea*, Schnitt durch das Hinterende der Fussdrüse. †  
 Fig. 18. *Test. haliotidea*, Rand der Falte in dieser. †  
 Fig. 19. *Daud. rufa*, Kiefer. Lpz. †  
 Fig. 20. " " der median halbirte Schlundkopf. Lpz. †  
 Fig. 21. " " Innenansicht von Oesophagus und Magen. Lpz. †  
 Fig. 22. " " Schlundkopf von oben geöffnet, nach Entfernung der Radula. Lpz. 6/1.  
 Fig. 22a. *Daud. rufa*, Kiefer. Lpz. †  
 Fig. 23. " " Schlundkopf von oben. Lpz. 5½/1.  
 Figg. 24, 25, 28. *Daud. rufa*, Querschnitte durch den Schlundkopf. Lpz. 16/1.  
 Fig. 26. *Daud. rufa*, Schlundkopf von der linken Seite. Lpz. 4/1.  
 Fig. 27. " " Schlundkopf mit vorgestülpter Radula. Lpz. 5/1.  
 Fig. 29. " " Sagittalschnitt durch den Stützbalken der Radula. †  
 Figg. 30, 31. *Daud. rufa*, Querschnitte durch den Stützbalken der Radula. †  
 Figg. 32, 33. *Daud. rufa*, Radulazähne. †  
 Fig. 34. *Daud. rufa*, Speicheldrüse. Lpz. †  
 Fig. 35. " " Querschnitt durch den Oesophagus. 32/1.  
 Fig. 36. " " Magen, Darm und Leber. Lpz. †  
 Fig. 37. " " Ventralseite des Magens mit den Leberlappen in natürlicher Lagerung. Lpz. †  
 Fig. 38. *Daud. rufa*, Zellen der Leberacini.  
 Fig. 39. " *sauleyi*, Querschnitt durch den Schlundkopf, etwas hinter der Einmündung des Oesophagus. 13/1.  
 Fig. 40. *Test. fischeriana*, Schlundkopf und andere Organe in natürlicher Lagerung. Lpz. 6/1.  
 Fig. 41. *Test. fischeriana*, Schlundkopf von oben. Lpz. 8½/1.  
 Fig. 42. " " Schlundkopf mit Retractoren von links. Lpz. 2/1.  
 Fig. 43. *Test. bisulcata*, Situs viscerum. Lpz. 2½/1.  
 Fig. 44. *Test. maugei*, Dach der Lungenhöhle von innen und Schlundkopf. Lpz. 2½/1.  
 Fig. 45. *Test. haliotidea*, Epithel der Mundhöhle. †  
 Fig. 46. " *maugei*, Epithel der Mundhöhle. †  
 Fig. 47. " " Vorderende des Schlundkopfes von unten. †  
 Fig. 48. " *haliotidea*, Schlundkopf sagittal halbirte. †  
 Fig. 49. " *fischeriana*, Querschnitt durch den Schlundkopf. 16/1.  
 Fig. 50. " *gestroi*, Insertionsstellen der Schlundkopfretractoren. Lpz. 11½/1.  
 Fig. 51. *Test. fischeriana*, Aussenrandpartie eines Querschnittes durch den Stützbalken der Radula. †  
 Fig. 52. *Test. gestroi*, desgl.  
 Fig. 53. *Daud. rufa*, Schema der Lagerung von Herzbeutel und Harnapparat von oben gesehen. †

- Fig. 54. *Daud. rufa*, Querschnitt durch die Lungenhöhle. } 24/1.  
 Fig. 55. „ „ desgl., weiter nach hinten durch die Kloake. }  
 Fig. 56. „ „ desgl. Athemöffnung. 24/1.  
 Fig. 57. „ *sauleyi*, Dach der Lungenhöhle von innen. Lpz. 5/1.  
 Fig. 58. „ „ Querschnitt durch die }  
 Lungenhöhle. 13/1. } Die Schnitte folgen  
 Fig. 59. *Daud. sauleyi*, desgl. 29/1. } auf einander von  
 Fig. 60. „ „ desgl. † } vorn nach hinten.  
 Fig. 61. „ „ desgl. 26/1. }  
 Figg. 62, 63, 64, 65. *Test. maugei*, desgl. Die Schnitte folgen von  
 hinten nach vorn. Figg. 62, 63 16/1. Figg. 64, 65 †.  
 Fig. 66. *Test. haliotideae*, Lungenhöhle und Luftsack von oben ge-  
 öffnet. Lpz. 5/1.  
 Fig. 67. *Test. fischeriana*, Querschnitt durch die hinterste Spitze der  
 Lungenhöhle.  
 Figg. 68, 69, 70, 71. *Test. haliotideae*, Querschnitte durch Lungenhöhle  
 und Luftsack. Die Schnitte folgen auf einander von hinten nach  
 vorn. 16/1.  
 Figg. 72, 73, 75. *Test. fischeriana*, desgl. 15/1.  
 Fig. 74. *Test. fischeriana*, Längsschnitt durch Lungenhöhle, Luftsack  
 und Herzbeutel. Lpz. †  
 Fig. 76. *Test. bisulcata*, Querschnitt durch die Lungenhöhle. 13/1.  
 Fig. 76a. „ *fischeriana*, Dach der Lungenhöhle.  
 Fig. 77. *Daud. sauleyi*, Calottenzelle aus dem Ureter descendens. †  
 Fig. 78. *Amalia marginata*, desgl. †  
 Figg. 79, 80. *Arion empiricorum*, Epithel des Ureter ascendens.  
 Fig. 81. *Limax arborum*, Horizontalschnitt durch die Lungenhöhle.  
 Lpz. 20/1.  
 Figg. 82, 83, 84. *Limax arborum*, Querschnitte durch die Lungenhöhle,  
 von vorn nach hinten. 16/1.  
 Fig. 85. *Arion empiricorum*, Niere und Pericard von oben. †  
 Figg. 86, 87. *Arion fuscus*, Querschnitte durch die Lungenhöhle, von  
 vorn nach hinten. 16/1.  
 Fig. 88. *Amalia marginata*, Lungenhöhle von oben geöffnet, um Niere  
 und Pericard zu zeigen. Die Schalenhöhle ist der Einfachheit halber  
 weggelassen. Lpz. 1½/1.  
 Fig. 88a. *Amalia marginata*, Epithel des Ureter ascendens. †  
 Fig. 89. *Daud. rufa*, Situs viscerum. Lpz. †  
 Fig. 90. *Test. haliotideae*, Arterien und Nerven. Lpz. †  
 Fig. 91. „ *maugei*, desgl.  
 Fig. 92. „ *gestroi*, desgl.  
 Fig. 93. „ *fischeriana*, desgl.  
 Fig. 94. *Daud. rufa*, desgl.  
 Fig. 95. „ *sauleyi*, Cerebralnerven. Lpz. †  
 Fig. 96. „ „ linkes Pedalganglion von oben. Lpz. †  
 Fig. 97. „ „ Arterien- und Nervensystem. Lpz. †  
 Fig. 98. „ „ Pedalganglien, von oben. Lpz. †  
 Fig. 99. *Test. fischeriana*, desgl., von unten. Lpz. †

- Fig. 100. *Test. gestroi*, Pedalganglien, von unten. Lpz. †  
 Fig. 101. " *maugei*, desgl.  
 Fig. 102. " *gestroi*, Buccalganglien. Lpz. †  
 Fig. 103. " *fischeriana*, Geruchsorgan im Querschnitt. 305/1.  
 Fig. 104. " *gestroi*, Epithel des Geruchsorgans. †  
 Fig. 105. *Helix personata*, Querschnitt durch den sog. Olfactorius. †  
 Figg. 106, 107. *Daud. rufa*, Geschlechtsorgane. Lpz. †  
 Figg. 108, 109, 110. *Daud. rufa*, desgl., Querschnitte von vorn nach hinten. 16/1.  
 Fig. 111. *Daud. rufa*, Epithel des Zwitterganges. †  
 Fig. 112. " *sauleyi*, Geschlechtsorgane. Lpz. 4/1.  
 Fig. 112a. " *rufa*, Anordnung der Kalkkörnchen in der Eihaut.  
 Figg. 113, 114<sup>1)</sup>. *Test. fischeriana*, Geschlechtsorgane. Lpz. 9/1 u. 5½/1.  
 Fig. 115. *Test. maugei*, desgl. Lpz. †  
 Fig. 116. " " Vesicula seminalis.  
 Fig. 117. " *haliotidea*, Vesicula seminalis.  
 Fig. 118. " *fischeriana*, Querschnitt durch die Geschlechtsorgane. 16/1.

---

1) Die Zahl 114 ist auf der Tafel weggelassen worden. Sie gehört zu der Zeichnung links neben Fig. 113.

# Zur Kenntniss von *Nectonema agile* Verr.

Von

Dr. Otto Bürger.

(Aus dem Zoologischen Institut in Giessen.)

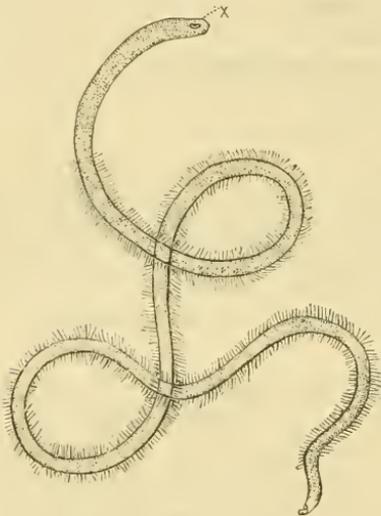
Hierzu Tafel XXXVIII.

In den Proceedings of the National Museum von 1879 ist von VERRILL unter einer grösseren Anzahl wirbelloser Thiere der nordöstlichen Küste Amerikas eine neue Gattung *Nectonema* mit der einzigen Art *Nectonema agile* beschrieben und mit Fragezeichen den Nematoden zugestellt worden.

Der Autor fischte diesen 80—200 mm langen und 0,5 mm bis 1 mm im Durchmesser besitzenden Wurm im Vineyard Sound, wo er rasch mit aalgleichen, wellenartigen Bewegungen an der Oberfläche schwimmend umhertrieb. Er soll im Leben grau oder gelblich-weiss gefärbt und mit vier schmalen doppelten, schieferdunklen Längslinien gezeichnet sein. VERRILL glaubt, Männchen und Weibchen unterscheiden zu müssen; letztere von etwas breiterer Form, stumpfem hinteren Ende, erstere mit zugespitztem Schwanzende, beide aber an diesem mit einer terminalen Papille versehen. Aeusserer Geschlechtsorgane beobachtete er nicht, wie er überhaupt jede Körperanhänge vermisste, ausser feinen, haarähnlichen Fortsätzen, die jederseits äusserst zahlreich, augenscheinlich zweireihig alternirend, dicht gedrängt am Wurmkörper entlang liefen. Sonst hebt VERRILL in seiner kurzen Diagnose das feste, wenig durchsichtige Integument hervor, das nur in der Kopfgegend, wo an der unteren Seite der Mund sich befinden soll, einen Einblick in die innere Organisation gestatte. Hier wurden vier rundliche Körper wahrgenommen. In einer weissen centralen Linie, die VERRILL vom vorderen bis zum hinteren Ende ver-

folgt, vermuthet er den Darmtractus, und in einem gelblich-weissen Organe mit vielen Quertheilungen, das nahe dem Kopfe begann und bis in das Schwanzende hinein bei einem scheinbar weiblichen Individuum deutlich zu sehen war, ein Ovarium. Schliesslich wird noch eine Analöffnung am hinteren Ende erwähnt. VERRILL giebt keinerlei Abbildungen von *Nectonema agile* und seinem Bau. Solche finden wir aber bei FEWKES<sup>1)</sup>, welcher einige Jahre später zu Newport *Nectonema* auffand und mit Hülfe VERRILL's als solches identificirte.

Der fadendünne Wurm ist mit zwei lateralen Borstenbändern gezeichnet, welche aber ein beträchtliches Ende von der Kopffregion entfernt bleiben und auch nicht an die verjüngte hintere Spitze hinantreten. Andere Bilder stellen das vordere Ende dar, in welchem aber nur vier Zellkörper (ova?) zu sehen sind. Auffallend ist das Bild eines hinteren Stückes, nach welchem der Anus durch einen rüsselartigen Appendix mündet; FEWKES nimmt an, dass dieser Anhang für die weibliche *Nectonema*-Form charakteristisch sei. Merkwürdig ist auch das der lateralen Linie, „which is laid out in squares marked in outline by black pigment. Each square is separated from its neighbors by a raised band“. Füge ich hinzu, dass FEWKES die Körperwand als musculös bezeichnet, so meine ich, die Quintessenz dessen gegeben zu haben, was die beiden citirten Autoren, meines Wissens die einzigen, welche bisher über *Nectonema* Genaueres brachten, in Wort und Bild über den erst seit kurzem bekannten Wurm veröffentlichten.



*Nectonema agile* nach FEWKES.

Gewiss ist es verlockend, an die Bearbeitung eines so wenig in seiner Organisation aufgeklärten Wesens zu gehen, zumal da das thatsächlich Vorliegende auf manches Eigenthümliche in derselben vorbereitete — aber für mich hatte es etwas Verfängliches, da das Material, über welches ich verfügen durfte, so gut conservirt war, um auf den

1) in: Bulletin Museum Compar. Zool., Vol. 11, 1883—85, p. 201.

ersten Blick an entsprechenden Schnitten die Verwandtschaftsbeziehungen des *Nectonema* feststellen und einige wesentliche Irrthümer meiner Vorgänger verbessern zu können, aber nicht gut genug für eine auch nur in den Umrissen abschliessende Beschreibung: am meisten liess die Färbefähigkeit trotz vieler verschiedenartiger Bemühungen zu wünschen übrig.

Schliesslich entschloss ich mich doch, mit einem Fragment hervorzutreten, denn das blieb dieser Aufsatz, da er z. B. über den Bau des Geschlechtsapparats recht wenig feststellt, in der Hoffnung, dass ein Anderer bald in der glücklichen Lage sein wird, die grossen Lücken auszufüllen. Vielleicht bekomme ich selbst auch noch einmal von Herrn FEWKES einige *Nectonema*-Exemplare zwecks weiterer Studien.

Vorläufig aber erlaube ich mir, Herrn Prof. SPENGLER für die Ueberlassung der Exemplare, welche ihm 1885 von Herrn FEWKES zum Geschenk gemacht wurden, meinen Dank auszusprechen, und glaube im Sinne meines gütigen Gebers zu handeln, wenn ich an dieser Stelle auch Herrn FEWKES verbindlichst danke. Herrn Prof. SPENGLER bin ich aber ausserdem zu grossem Danke verpflichtet, da derselbe mir einen Arbeitsplatz in dem von ihm geleiteten Institute gütigst einräumte.

Auch an dem in Spiritus eingelegten Individuum ist ein breiteres vorderes Ende zu constatiren, das, ehe es sich in eine gewölbte Spitze verjüngt, noch einmal anschwillt und einen ringförmigen Wulst bildet, dieser ist auch am Längsschnitt Fig. 1 zu beobachten. Das hintere, viel schmalere Ende dagegen läuft allmählich in eine Spitze aus, die immer bauchwärts gekrümmt war, und mitunter erinnert sie, mit der Lupe betrachtet, an jenes von FEWKES abgebildete Schwanzende mit dem Appendix, von dem gesprochen wurde, so deutlich setzte sich ein letzter kleiner Endabschnitt, scharf umgebogen, gegen den Wurmkörper ab. Sonst ist an dem Spiritusobject nichts mehr zu sehen als die sogenannten Seitenlinien, welche je ein helleres Längsband bilden. Die Härchen sind abgefallen und haben sich fast nur in den zahllosen circulären Falten erhalten, welche das Integument einschüüren; hier werden wir sie auf Schnitten finden.

Ein beliebiger Querschnitt lehrt, dass VERRILL recht vermuthete, wenn er *Nectonema* den Nematoden zustellte; dasselbe gehört zweifellos dieser Thiergruppe an (Fig. 5, 30, 31). Der *Nectonema*-Körper wird von einer derben Cuticula umschlossen. Unter ihr liegt eine äusserst

feine Hypodermis. Dann folgen nach innen zwei mächtige Muskelplatten; denn die Muskelschicht ist an zwei gegenüberliegenden Punkten durch Längswülste anderen Gewebes unterbrochen. Sie verlaufen unter den Borstenbändern, ihre Lage wird mithin äusserlich durch die lateralen Linien VERRILL's und FEWKES' angezeigt (Fig. 6a). Da aber Mund und After ganz genau und fast unmittelbar unter einem dieser Wülste sich öffnen, ist es klar, dass die Längslinien und Längswülste nicht die Seite, sondern Bauch und Rücken kennzeichnen (Fig. 1). Der Bauchwulst enthält das Nervensystem.

Der Kopfabschnitt ist nicht allein äusserlich hervorgehoben, sondern auch durch eine quere Scheidewand (cf. Fig. 1 u. 12, wo sie tangirt wurde) vom Rumpfe gesondert. Diese durchbricht der Darm, das einzige vegetative Organ, welches festgestellt wurde und in der diesen einleitenden und orientirenden Worten nachfolgenden Einzelbeschreibung näher behandelt werden soll.

Die Cuticula bildet eine starke Hülle rings um den Körper und kommt dem Schlund und analen Darmtractus durch Einstülpungen entgegen, so Theil nehmend an der Bildung von Mund und After. Sie ist im Schnitt deutlich doppelt contourirt, überall von gleicher Dicke, nur über Bauch und Rückenlinie nimmt sie ein wenig an Durchmesser zu. Hier scheint sie auch anders beschaffen zu sein, wenigstens färbt sie sich gerade über den Längswülsten äusserst tief. Die Cuticula trägt die Härchen oder, besser gesagt, die Borsten, ziemlich lange, fingerförmige, glashelle Gebilde, welche, nach ihrem Querschnitt zu urtheilen, hohl sind. Sie müssen äusserst spröde sein, denn oft sieht man in den Präparaten, wie sie abgesprungen sind, und nur noch Stümpfe und Höckerchen bezeichnen ihre Anhaltspunkte. Jedenfalls sind die Borsten cuticulare Gebilde; nie reichen sie tiefer in das Gewebe der Längswülste hinab. Ihre zweizeilige Anordnung, welche VERRILL angiebt, wird auch, so glaube ich, durch ein Bild wie Fig. 19 demonstrirt, wo der Querschnitt eine Falte der Cuticula tangirte — in diesen sind, wie angedeutet wurde, die Borsten gut erhalten — und leicht zwei Insertionsreihen, die natürlich auf diesem schrägen Schnitte sich unten treffen, erkannt werden. Dass zwischen den Borsten ein Connectiv-gewebe, wie VERRILL meint, sich befinde, glaube ich nicht; dagegen habe ich eine schleimig-gallertige Masse wohl um sie herum bemerkt.

Die Hypodermis ist eine so dünne Schicht, dass sie nicht immer auf den ersten Blick zwischen Cuticula und Musculatur bemerkt wird. Sie erinnert an diejenige von *Gordius*. Es sind in einer Grundmasse,

in der ich keine Zellgrenzen erkennen konnte, kleine, elliptische Kerne vertheilt (Fig. 30 u. 31).

Das bei weitem mächtigste Gewebslager der Körperwand bildet die Musculatur, aus einer Längsmuskelschicht bestehend, welche sich aus der äussersten Spitze des Kopfes heraus bis zum After verfolgen lässt. Dieselbe ist derjenigen eines *Gordius* nicht zu vergleichen, sondern schliesst sich eng an das Schema der typischen Nematoden-Musculatur an, wie an diejenige der Ascariden und besonders an die von *Trichocephalus*, wo ganz wie bei *Nectonema*, „die contractilen Antheile der Muskelzellen wie die Blätter eines Buches sich mit ihren Seitenflächen berühren“<sup>1)</sup>; mit jenem Parasiten hat *Nectonema* überhaupt manches gemein. Die Muskelschicht setzt sich vor allem nicht, wie beispielsweise bei *Ascaris*, aus einer relativ geringen Anzahl von Muskelzellen zusammen, sondern aus einer ungeheuren Menge von Zellen. Diese haben dafür natürlich entsprechend an Länge verloren, sie müssen sogar ungemein kurz sein, wenn von der Fülle der Kerne, die uns ein jeder Querschnitt vorführt, ein Kern einer Muskelzelle zugehören soll; dass jene Kerne, welche aber in Fig. 30 u. 31 eingezeichnet sind, Muskelkerne sind, wurde klar erkannt. Leider war es nicht möglich, die Zellen durch Maceration und Zupfen zu sondern; aber auch am Querschnitt wird das Wesentliche ihres Habitus festgestellt. Der Längsschnitt, welcher in der Ebene der breiten Muskelplatte geht, lässt die contractile Substanz nur als eine fast einheitliche, homogene Masse erscheinen, so innig sind die Platten mit einander verklebt; schneidet man dagegen zur Muskelplatte senkrecht, so kann man auch die Länge bestimmen, welche thatsächlich sehr kurz, dagegen im Verhältniss zum Zelleibe doch recht beträchtlich genannt werden muss.

Der Zelleib der Muskelfaser hat auf dem Querschnitt eine schlauchförmig lang ausgezogene Gestalt. Am nach innen gelegenen Ende ist er ein wenig angeschwollen. Vergleichen wir hiermit sein Bild, wie es der Längsschnitt giebt, so bietet dasselbe kaum etwas anderes: der Zelleib ist nur um eine Geringfügigkeit breiter. Die contractile Substanz misst auf einem Querschnitt durch die mittlere Region des Thierkörpers ziemlich genau die Hälfte des Zelleibes (cf. Fig. 5), nimmt mithin auf dem Schnitt ein Drittel der Gesamtbreite der Muskelzelle ein. Der Querschnitt des contractilen Zellanteils ist der von zwei an einander gepressten Lamellen. Jede derselben lässt eine deutliche dichte Streifung erkennen (Fig. 31). Auch die Linie, in der die beiden

1) LEUCKART, Menschliche Parasiten, Bd. 2, 1876, p. 471.

Lamellen — es trifft das Bild ja vollkommen zu — sich zusammenlegen, ist gut wahrnehmbar. Die contractile Substanz setzt sich nach innen über dem Zellkörper bald mehr, bald minder weit fort. Dass die Muskelzellen in ihren Dimensionen vorn, hinten und in der Körpermitte verschieden sind, ist wohl kaum zu erwähnen.

Die kleinen, kugligen Kerne der Muskelzellen, von welchen bereits die Rede war, scheinen principiell nicht an einem bestimmten Ort im Zelleib gelagert zu sein, da sie bald mehr, bald minder tief in den langen Bauch desselben eingesenkt sind. Im hinteren Körperende dagegen finden wir sie fast alle auf der Grenze von Mark und contractiler Substanz, hier ein mehrschichtiges, dichtes Kernlager bildend, wie es Fig. 31 wiedergiebt; nur vereinzelt sind Kerne tiefer in die Zellbäuche eingesenkt.

In den Muskelmantel schieben sich, wie gesagt, Bauch- und Rückenwulst ein. Letzterer zerfällt in zwei Abschnitte, in einen im Kopfe gelegenen, der von der Spitze fast bis an die Querwand reicht, welche ja Kopf und Rumpf scheidet — er bildet ein oblonges, breites Schild — und in den sich an jenes unmittelbar anschliessenden eigentlichen Längswulst. FEWKES sagte, wie erinnerlich, von der Linie, welche die Lage beider Wülste äusserlich kennzeichnet, sie sei in Quadrate getheilt. Hat der Autor dieses am lebenden Geschöpfe beobachtet? Zupfen wir ein entsprechendes Stückchen Haut des conservirten *Nectonema* vom Körper ab und betrachten es aufgehellt, so sehen wir, dass zahlreiche regelmässige Querfurchen nur die bewusste Linie in Felder von fast in der That quadratischer Grösse zerlegen, während die Cuticula rechts und links ziemlich vollkommen glatt ist. Zugleich bemerken wir, wie leicht und scharf sich die cuticulare Decke der Rücken- und Bauchlinien nebst dem Wulste schon durch einen mässigen auf das Präparat ausgeübten Druck von der Cuticula der Seite ablöst. Es scheint mir dies die Ansicht zu bestätigen, dass die Decke der beiden Wülste sich eben anders verhält als die sonstige Cuticula; sodann aber ist wohl die Furchung auf Rechnung etwas modificirter Contractionsverhältnisse der muskelfreien Wülste zu setzen. Denn nichts anderes bedeutet die vermeintliche Structur der vermeintlichen Seitenlinien als eine Wellung, der sich die Wülste, wie dies besonders gut der des Bauches zeigt, anschliessen, und welche in der mittleren Körperregion am stärksten hervortritt.

Der Rückenwulst ist in der Gegend der Kopfquerwand, besonders während seines Durchganges durch jene, sehr stark eingeschnürt, schwillt dagegen bald hinter der Scheidewand wieder an und verjüngt

sich dem Körper proportional bis zum After. Oben zeigt er immer, wie überhaupt die Rückenfläche von *Nectonema*, eine flache Rinne nach unten, also nach innen ist er ziemlich stark gewölbt. Dass der Rückenwulst in der Hauptsache von Hypodermiszellen, welche hier eine lange, becherförmige Gestalt bekommen haben, gebildet wird, ist leicht festzustellen (Fig. 33). Gewisse dieser Zellen, welche in der Medianlinie liegen und in Abständen auftauchen, haben eine recht bedeutende Grösse erlangt; sie sind kuglig aufgetrieben, der verjüngte Abschnitt strebt der Cuticula zu (Fig. 4). Im Grunde des Zellkörpers ist der kuglige Kern gut zu erkennen. Sonst sind die Zellen schlank, der Kern ist elliptisch. Ich habe sie nie in schöner Ordnung, wie etwa ein hohes Cylinderepithel, dicht neben aneingedrangt angetroffen, obwohl ich aus den verschiedensten Bildern, die ich zu Gesicht bekam, combiniren möchte, dass sie derart in der ganzen Rückenlinie gruppiert sind. Eine körnig-faserige Schicht liegt zwischen dem Kerne und der zarten Hülle, welche den Längswulst nach innen bekleidet sowie gegen die Musculatur hin abgrenzt.

Das Kopfschild besteht aus einer mächtigen Zellenplatte. Die Zellen sind alle von schlanker, am Grunde ein wenig angeschwollener Gestalt; verschieden lang streben sie, mit ihren dünneren Enden ungleichmässig dicht zusammengekeilt, aufwärts an die Cuticula, bis an welche hinan ihre Körper zu unterscheiden sind. Die Kerne, kuglig oder oval, mit ihren deutlichen Kernkörperchen, liegen in der Tiefe der Zelle (Fig. 2 u. 10). Um das Kopfschild legt sich jene fibröse Masse herum, die überhaupt als eine Art interstitielles Gewebe im Kopfe zu fungiren scheint; dasselbe wird noch kurz erwähnt werden. Das Kopfschild imponirt erst in seinem hinteren Abschnitt als eine scharf abgegrenzte Zellengruppe, nicht so im vorderen, wo die Zellen weit in den Körper, fast bis an den Schlund hineindringen. In dieser Beschreibung folgte ich einer Querschnittserie, welche diese Verhältnisse klarer wiedergibt als die bezüglichen Längsschnitte, an denen nicht einmal die hier so scharf ins Auge fallenden Zellgrenzen ersichtlich sind (Fig. 1).

Der Bauchlängswulst birgt das Nervensystem; da dasselbe von allen Gewebselementen die beste Erhaltung zeigte, so kann von diesem, gerade bei *Nectonema* sehr interessanten Organe ein vollkommeneres Bild entworfen werden.

Der Bauchwulst und mit ihm das Nervensystem zerfällt in drei Abschnitte, von denen zwei als Anschwellungen sich geltend machen. Die kleinere, längliche liegt im Kopfe. Sie beginnt in der Spitze, erhebt sich bis zur Höhe des Schlundes, legt sich an ihn und begleitet

ihn bis an die quere Scheidewand; dann verjüngt sie sich. Die mächtigere dagegen, welche geradezu im Verhältniss zum Körperumfang eine colossale genannt werden muss, finden wir im Schwanze, obwohl im Endabschnitt jenes, doch von auch erstaunlicher Längsentwicklung, besonders im Vergleich zur vorderen Anschwellung. Gebe ich diese auf ca. 5 mm an, so habe ich sehr vorsichtig geschätzt: über ihren Umfang sagen besser als Maassangaben die Bildchen Fig. 6 u. 14—17 aus. Die Gestalt der hinteren Anschwellung ist die eines Cylinders; der Querschnitt ist fast genau kreisrund. Die Anschwellung hebt sich ziemlich plötzlich aus dem Längswulste im hinteren Körperende heraus und behält bis in die Gegend des Afters hinein im Ganzen die gleiche Dicke; hier endigt sie, wie es scheint, stumpf, wenigstens vermindert sich ihr Umfang auch auf den letzten Schnitten durch die Analregion kaum erheblich. Die Anschwellung wieder gliedert sich mehr oder minder regelmässig in Wülste durch breite und tiefe Furchen, welche sie seitlich und oben einschnüren. Da sie, wie Fig. 8 zeigt, wohl vorhanden sind, obgleich die Ringelung der Cuticula fehlt, sie ferner auch an anderen, frontal orientirten Schnitten prägnant zum Ausdruck kommen, so hat es den Anschein, als ob das so beträchtlich verdickte Endstück des Längswulstes gegliedert sei. Ich betrachte die Frage aber jedenfalls als ungelöst.

Das mächtige Stück des Bauchwulstes, welches die vordere und hintere Anschwellung verbindet, ist ähnlich wie der Rückenwulst in allen seinen Abschnitten gleichartig geformt. Nur hebt er sich höher in den Körper hinauf, sein Querschnitt ist etwas nach oben zugespitzt, sieht ungefähr dreieckig aus. Mitunter steigt aber der Bauchwulst ganz bedeutend im Körper empor, wie Fig. 19 es veranschaulicht. Ventral ist er dem Rückenwulst ähnlich abgeplattet und flach ausgebuchtet. Gemäss diesen drei Abschnitten des Bauchlängswulstes dürfen wir, wie angedeutet — dies Recht verleiht uns das Studium der Histologie derselben — auch drei Regionen im Nervensystem sondern und mit besonderen Namen belegen; wir dürfen nämlich von einem Gehirn, einem Analganglion und einem Bauchstrang reden, und bezeichnen als letzteren den Abschnitt, welcher Gehirn und Analganglion verbindet (cf. Fig. 2—5 u. 6—6a).

Das Gehirn ist in die vordere Anschwellung des Bauchwulstes eingekapselt und besitzt ziemlich dieselbe Form wie dieser. Eine prismatische Gestalt des Bauchstranges kommt im Bauchwulste noch mehr zur Geltung, als sie schon durch des letzteren Querschnitt selbst ver-

rathen wurde. Das Analganglion füllt den Endabschnitt des Bauchwulstes beinahe völlig aus.

Das Gewebe des Bauchwulstes von dem des Nervenapparats zu trennen, ist sehr schwierig. Nervenfasern und gewisse Ganglienzellen sind schnell erkannt, aber was von den circulären Fasern, welche im Bauchwulst um die nervöse Materie reichlich entwickelt sind, etwa neurilemmatisch ist, was von diesen dem Bauchwulst als eigenthümlich angehört, vermag ich nicht zu sagen. Wo der Bauchwulst sich an die Cuticula heftet und seitlich in die Hypodermis übergeht, ist fast immer eine radiäre Streifung zu bemerken, minder deutlich als im Rückenwulste, welcher dort an analoger Stelle schlanke Zellen oftmals erkennen liess, und in ihr lassen sich öfters, wie in Fig. 6, spindlige Kerne nachweisen; die Vermuthung, dass der Bauchwulst auch eine Zellschicht wie der des Rückens besitzt, liegt also nahe.

Das Nervensystem setzt sich aus Nervenfasern, der Centralsubstanz und Ganglienzellen, welche peripher oft der Centralsubstanz unmittelbar anliegen, oft ferner von ihr im Hüllgewebe gebettet sind, zusammen (Fig. 17). Die Ganglienzellen besitzen eine sehr verschiedene Grösse; wir werden wahrhaften Riesen von Zellen begegnen (Fig. 9, 14, 15); Zellriesen nämlich verdienen sie genannt zu werden im Vergleich zu ihren zahlreichen Genossinnen und im Verhältniss zur Körpergrösse des Thieres selbst. Uns interessiren hier, es liegt dies in der Natur des mässig conservirten Objectes, besonders die colossalen, leicht und sicher zu constatirenden Exemplare. Wie die Zellen verschieden sind, werden auch ihre in die Centralsubstanz aufgehenden Fortsätze es sein, doch davon später. Das Gehirn besitzt im Ganzen die bescheidene Anzahl von vier colossalen Ganglienzellen, die aber ihr Beiwort wirklich verdienen, denn es hat thatsächlich den Anschein, dass hier durch Qualität das ersetzt werden sollte, was an Quantität mangelt. Von diesen liegt ein Paar, das kleinere der Riesen, im vorderen Gehirnabschnitt (Fig. 2 u. 11), das andere dicht an der Scheidewand (Fig. 9 u. 12). Das vordere Paar ist etwas in die Centralsubstanz eingesenkt und nimmt höchst wahrscheinlich an der Bildung einer Schlundcommissur Theil. Wie schon hervorgehoben, legt sich nämlich der Schlund auf das Gehirn. Etwa in der Mitte zwischen Mund und Scheidewand biegt sich ein Faserzug über den Schlund hinweg, ihn ganz wie eine Commissur umfassend (Fig. 2 u. 11 u. 1). Obgleich ein Theil dieser Fasern sich als Fibrillen des Bindegewebes documentirt, welches das Gehirn auch dorsal umfliesst, verfolgt man andere doch bis mitten in die Centralsubstanz hinein, und man wird nicht irre gehen, wenn man sie für

Nervenfasern hält. Beide Riesenzellen des vorderen Paares sind mit ihren Fortsätzen in die Richtung der Commissur eingetreten, der Kern liegt entgegengesetzt im birnförmigen Zelleibe. In der Commissur gewahrt man nun hyaline Gebilde, wie sie diesen Ganglienzellen nach Lichtbrechungsvermögen und Färbbarkeit zukommen möchten. Man kann sie bis an die Zellen selbst verfolgen, auch auf dem dünnen, länglichen Querschnitt durch die Commissur zwei glänzende Punkte erkennen — alles in allem kommt eins zum andern, die Ansicht zu erwecken, dass die Fortsätze beider Zellen sich über dem Schlunde kreuzen. Doch ich halte ein und lasse das Ganze eine Vermuthung bleiben: die beanspruchte Lösung histologischer Details wird wenig Glauben erwecken, wo bedeutende anatomische Fragen aus Mangel an guter Conservirung offen blieben. Die Entdeckung einer dorsal gelegenen Schlundcommissur berechtigt die Frage nach dorsalen Ganglien. Als solche sind vielleicht die geringen seitlichen Anschwellungen mit dem Zellenpaare aufzufassen.

In der Region der hinteren Riesenzellen hat das Gehirn schon sehr an Umfang abgenommen, es ist vor allem flacher geworden (Fig. 12). Die beiden Zellen liegen näher zusammen als die vorderen. Unmittelbar an sie stösst gleichfalls die Centralsubstanz. Ihre Fortsätze sind in Fig. 12 wohl zu erkennen. Es ist nur eine Ganglienzelle auf dem entsprechenden Schnitte getroffen. Ihr abgeschnittener Fortsatz wendet sich in die seitliche Partie der Centralsubstanz. Auf der anderen Seite ist der Fortsatz der anderen Zelle eingetraget, eine hyaline, structurlose Masse, welche sich noch weiter nach hinten Schritt für Schritt wiederfindet; die Ganglienzelle lag einige Schritte vorher. Es ist mir fraglich, ob das Zellenpaar ebenso wie die Zellen des vordern genau einander gegenüberliegen. Die Gebilde, welche ich in der quergetroffenen dorsalen Commissur als ihre Fortsätze auffasste, lagen weit aus einander, der eine ganz vorn, der andere ganz hinten in der übrigens nicht sehr breiten Commissur. Die Gestalt der Ganglienzellen ist eine kuglig-kolbenförmige. Ihr grosser Kern ist elliptisch. Ich habe ihnen nur einen Fortsatz zuerkennen können und halte sie darum für unipolar. — Ausser diesen vier Riesen ist noch ein Paar mittelgrosser Ganglienzellen, vergesellschaftet mit dem vorderen Paar, und etwas mehr dem Schlunde zu, dicht der Commissur anliegend, zu constatiren. Schliesslich wurde ich noch auf ein Paar aufmerksam, welches sich in der Mitte zwischen beiden Riesenpaaren befindet. Zusammen konnte ich mich also von der Existenz von vier Paaren von Ganglienzellen überzeugen.

Ob die kleinen kugligen oder elliptischen Kerne, die in Fig. 2 u. 11 theils in der Centralsubstanz, theils dort, wo diese von Hüllgewebe umspinnen wird, eingetragen sind, Nervenzellen angehören, vermag ich nicht zu sagen. Die Gestalt ihrer Zellen trat nicht hervor, die Lage der Kerne freilich spricht dafür, dass sie Repräsentanten eines kleinen Ganglienzellentypus sind. Der Bau der Centralsubstanz wird erst im hinteren Gehirnabschnitt ersichtlich. Sie zerfällt in eine mittlere und je eine seitliche Partie, alle drei von etwa gleicher Mächtigkeit (Fig. 3 u. 12). Nicht nur das hintere Gehirn, auch der Bauchstrang und das anale Ganglion zeigen die Anordnung der Fasersubstanz in drei mächtige Züge (Fig. 5 u. 14—18). Die seitlichen Faserzüge, später von eiförmigem Querschnitt, neigen sich nach unten zusammen, und zwischen sie ist dorsal der mittlere Zug eingezwängt, welcher im hinteren Bauchstrang und analen Ganglion die seitlichen an Stärke übertrifft. Täuschen mich meine Präparate nicht, so besitzt der mittlere Zug eine andere Structur als die seitlichen. Finden sich in jenen die charakteristischen, unmessbar feinen Nervenfibrillen, so treffen wir in diesen neben den Fibrillen homogene, matt gefärbte Gebilde an, ähnlich jenen Querschnitten der colossalen Gehirnganglienzellen in Fig. 12, wie sie ferner in Fig. 17 aus dem Analganglion in den Mittelzug eingezeichnet sind. Sie deuten auf Ganglienzellfortsätze, colossale Nervenfasern hin, welche den Riesen von Ganglienzellen zugehören.

Der Bauchstrang ist einförmig gebaut. Arm an Ganglienzellen, scheint er der Riesenzellen überhaupt zu entbehren; ich fand kein einziges Exemplar von ihnen in demselben auf. Die Ganglienzellen, welche ihm zukommen, treten in Intervallen auf, ventral unter dem mittleren Zuge. Meist liegen sie einfach, selten sieht man zwei neben einander. Sie beginnen, soviel ich constatiren konnte, im hinteren Gehirnabschnitt, dort, wo das zweite colossale Paar liegt (Fig. 12). Da sie nur immer in der Mittellinie zu finden sind, so will ich sie die medianen Zellen nennen und so den übrigen Ganglienzellen des Analganglions, von denen gleich die Rede sein wird, gegenüberstellen. Sie sind im Bauchstrang nicht sehr gross. Sie besitzen eine birnförmige Gestalt, sehen unipolar aus, der Kern liegt ventral im angeschwollenen Ende, der Fortsatz steigt aufwärts nach dem mittleren Faserzuge hin. Ausser diesen medianen Zellen sind im Bauchstrang um die Faserzüge herum noch kleine, elliptische Kerne gelagert; ob sie jedoch Ganglienzellen angehören, erscheint mir fraglich, wahrscheinlicher, dass sie dem Hüllgewebe des Bauchstranges, in das sie eingebettet sind, zukommen.

Eine gewaltige Masse von Ganglienzellen zeichnet das anale

Ganglion aus; ihrer Fülle verdankt der Bauchwulst hier seine enorme Anschwellung, dass er sich bis in die Axe des Körpers hinaufhebt. Auch im Analganglion fallen am meisten die colossalen Ganglienzellen auf. Wenn auch immerhin in beschränkter Menge, sind doch so viel vorhanden, dass ich ihre Anzahl nicht präcise anzugeben vermag. Die Zahl zehn wird aber kaum überschritten.

Die Ganglienzellen sind gleichfalls an bestimmter Stelle aufzusuchen, nämlich dorsal zwischen Seiten- und Mittelfaserzug rechts und links. Ihr Zelleib keilt sich tief in die Faserzüge hinein. Auf dem Querschnitt machen auch sie den Eindruck unipolarer Zellen, längsgetroffen dagegen lassen sie scheinbar zwei Fortsätze erkennen und gleichen jenen bipolaren, enormen Ganglienzellen, die auch sonst bei Nematoden längst bekannt sind (Fig. 14, 15 u. 13). Im letzten Abschnitt des Ganglions liegen sie dichter hinter einander, aber obwohl der Körper des Thieres immer mehr sich verjüngt, bewahren die Zellen die stattliche Grösse wie weiter vorne im Ganglion, Fig. 18. Gegenüber den colossalen Zellen, an welchen ich nur noch den entsprechend bedeutenden Kern von kuglig-ovaler Gestalt hervorheben will, liegen ventral an bewusster Stelle die medianen Zellen, welche an Umfang im Analganglion zugenommen haben, auch hier nicht in continuirlicher Reihenfolge, sondern in kleineren Abständen als die colossalen, folglich auch bei weitem reichlicher als jene, sind sie angeordnet zwischen den beiden seitlichen Faserzügen, welche hier etwas aus einander weichen, unter dem mittleren (Fig. 16 u. 17). Das Gros der Ganglienzellen bildet eine mittelgrosse Form, im dorsalen und seitlichen Umfang peripher von den Faserzügen um diese gruppirt (Fig. 17). Oft erkennt man recht gut, wie sie einen Büschel bilden, wie ihre Fortsätze zusammenlaufend den Faserzügen zustreben, ähnlich denen von Bündeln unipolarer Zellen. Im Uebrigen liegen sie dicht an einander gedrängt; ausser dem kugligen oder eiförmigen Kern, in dem in der Regel ein Kernkörperchen stark ins Auge fällt, ist nicht selten der birnförmige Zelleib, wie er in einen dünnen Stiel, den Fortsatz, übergeht, vorzüglich zu beobachten. Diese Ganglienzellenart wird auf allen Schnitten durch den analen Abschnitt des Bauchstranges, des Analganglions, angetroffen; wohl sind sie auf diesen oder jenen massenhafter vorhanden, gänzlich fallen sie nie aus. Das widerspricht der Annahme, das anale Ganglion bilde einen Complex von Ganglien, wie sie die Gliederung des Bauchwulstes gerade in diesem Abschnitt hervorgerufen möchte, und die vorhin schon discutirt wurde.

Alle Theile des Nervensystems sind in allen Abschnitten in Hüllen

eingeschlossen. Diese bilden verflochtene Fasern von vorwiegend ringartigem Verlauf. Solche scheiden die nervösen Längsfaserzüge von einander und unterstützen das scharfe Hervortreten der besprochenen drei, sie wie ein Neurilemma umgrenzend. Dass auch in der Centralsubstanz ein solches Gewebe sich befindet, kann kaum bezweifelt werden und wird am mittleren recht deutlich. Auch die Ganglienzellen besitzen Hüllen, welche sie haubenartig umkleiden. An den colossalen treten dieselben schön, gleichsam als besondere Gebilde hervor, während die mittleren Ganglienzellen in ein nicht um jede einzelne Zelle als Haube differenzirtes, bindegewebiges Stroma gebettet sind. Das Hüllgewebe besitzt elliptische, kleine Kerne, die sich überall auch zwischen die Ganglienzellen einschieben; sie sind zahlreich im Analganglion und Gehirn, aber auch im Bauchstrang gesehen worden.

Der Darmtractus liegt in seiner ganzen Länge über dem Bauchwulste, hinten nicht in der Medianebene, sondern unsymmetrisch seitlich, aber nahe jenem an.

In die verhältnissmässig noch weite Mundöffnung mündet ein sehr enges Rohr, das Schlundrohr (Fig. 1). Die ungemein derbe Wandung wird von einer cuticulaartigen Masse gebildet, die sich optisch und, was Färbbarkeit anbetrifft, wie die Cuticula selbst verhält. Der Querschnitt des Schlundes ist kreisrund, sein Lumen kaum messbar fein. Das Schlundrohr setzt sich vom Munde nach hinten nur wenig geschlängelt fort, wird von der Commissur des Gehirns umfasst, durchbricht die Scheidewand und scheint sich in dieser mit einem stärkern Bogen aufwärts zu heben (Fig. 12). Auch über die Scheidewand hinaus nach hinten ist es, immer denselben engen, starkwandigen Hohlcylinder bildend, noch eine längere Strecke zu verfolgen. Es entbehrt einer muskulösen Anschwellung, welche dem Bulbus der Nematoden vergleichbar wäre. Das Schlundrohr wird vom Gehirn ab bis zur Scheidewand, welche Kopfabschnitt und Rumpf trennt, und etwas nach ihr von einer einzigen (Fig. 3 u. 20), dann von zwei (Fig. 21), drei (Fig. 22) und endlich — nur durch ein Paar Schnitte hindurch ist dies festzustellen — von vier Zellen begleitet (Fig. 23). Diese Zellen bilden am Schlundrohr, ähnlich wie bei *Trichocephalus dispar*, Zellenreihen (Fig. 1). Die Zellen haben auch eine ähnliche Gestalt wie die von *Trichocephalus* bekannten, nur dass sie bei *Nectonema* nicht eine solch langgestreckte Form besitzen; sie sind vielmehr platt, ihr Umfang ist, wie Fig. 3 u. 20 zeigen, recht beträchtlich, dementsprechend ist die Grösse des kugligen Kernes, welcher meist das Centrum der Zelle einnimmt. Die Zelle besitzt eine sehr scharf hervortretende und, wie es scheint, sehr resistente Membran:

selbst dort, wo die Kerne mit dem Zellplasma, durch die Conservirung zerstört, aufgelöst waren, zeigte sie sich erhalten, nunmehr, da auch die queren Zellwände geschwunden waren, Röhren bildend, die leicht die bedenklichsten Irrthümer veranlassen können. Dort, wo die Zelle den Schlund umgiebt, ist sie vorgewölbt.

Gut erhaltene Zellen zeigen ein feinkörniges Plasma und mehr oder minder grosse, vacuolenartige Hohlräume (Fig. 21). Solche sind auch besonders in den einzelnen Zellgrenzen zu bemerken (Fig. 23). Die Mehrung der Zellen findet dadurch statt, dass sich zuerst neben die einzige Zelle auf der einen Seite eine Zelle anlegt, sodann auf der entgegengesetzten gleichfalls noch eine hinzukommt. Die Glieder dieser beiden Reihen sind kleiner als die ursprüngliche mittlere. Nachdem die vierte Zelle aufgetreten ist, sehen wir den Schlund rings von solchen umgeben. Das Schlundrohr hört auf, und dort, wo es endete, tritt ein Raum inmitten der vier Zellen, von ihnen umgrenzt, auf (Fig. 4). Ihre Membranen geben ihm einen scharfen Contour. Dies Lumen ist so lange vorhanden, wie der Verband der vier Zellen besteht — eine sehr minimale Strecke im Verhältniss zu dem langen Thierkörper — etwa durch 80 Schnitte; sodann fällt eine Zelle aus, und zwar die, welche wir als die erste beschrieben haben; es besteht somit die Zellenreihe nicht mehr, welche den Schlund im Kopfe begleitete und mit der er bis an sein Ende verknüpft war (cf. Fig. 23 u. 24). Das Lumen wird von jetzt ab enger und hauptsächlich auf Kosten einer Zelle hergestellt. Doch ist dieser Hohlraum ein wirkliches Darmlumen?

Ich erlaube mir dem Leser ein Bild vorzuführen, an dem die Umrisse aller drei Zellen sehr gut zu erkennen sind, aus dem aber hervorzugehen scheint, das Lumen gehöre nur der mittleren Zelle an und sei nicht ein von den drei Zellen geschaffener und epithelial umgrenzter Raum (Fig. 25). Dennoch möchte ich mich durch diesen Einwand, gestützt auf solche Bilder, nicht beirren lassen, sondern mit Rücksicht auf die Consequenz, mit der er sich in der mir vorliegenden, leider einzigen für diese Fragen günstigeren Serie fortpflanzt, und vor allem in Betracht dessen, dass ein anderer als Darmlumen anzusprechender Raum nicht existirt, der Darm aber mit diesen vom Schlunde her ununterbrochen verfolgten Zellen in Beziehung und Zusammenhang gebracht werden muss, den fraglichen Raum als ein wirkliches Darmlumen hinstellen. Recht wesentlich für diese Entscheidung ist der doppelte Contour, welcher das Lumen auf diesen und anderen Querschnitten einfasst; es scheint, dass die drei Zellen

eine feine Cuticula ausgeschieden haben, welche den Hohlraum auskleidet (Fig. 29).

Im mittleren und hinteren Abschnitt des Leibes besteht der Darm sogar wieder nur aus zwei Zellen. Zwischen beiden ist ein feines Rohr zu entdecken, weit anders als der Schlund, mit zarter Wand wie die Membran der Zellen. Es bleibt mir kein anderer Ausweg, als meiner merkwürdigen Darstellung noch hinzuzufügen, dass das Darmrohr nunmehr mit jenem engen Röhrchen zu identificiren ist (Fig. 26 u. 18). Dieses muss ein Product der beiden Zellenreihen sein, indem deren Zellmembranen sich seitlich etwas über die Zelle hinaus ausziehen und mit einander verschmelzen. Es ist der viereckige Darmraum also von zwei Seiten von den Zellen selbst, an den zwei übrigen aber nur von deren lamellenartig vorragenden Membranen begrenzt. Ich habe diese Zellenreihen zwar bis wenige Schritte an den After hinan, aber nicht unmittelbar bis in ihn hinein verfolgen können, da sie einige  $\mu$  von ihm entfernt nicht mehr zu sehen waren. Fig. 8 zeigt die Darmzellen fast die hintere Wandung des Körpers erreichend, der fragliche After ist seitlicher geschnitten und aus derselben Serie in Fig. 8a skizzirt. Auf Querschnitten waren leider die beiden Zellenreihen unmittelbar vor der, wie man sich überzeugt, sehr weiten, terminal-ventralen Oeffnung nicht mehr aufzufinden, ein recht empfindlicher Mangel, da somit auch die Schwanzöffnung nicht zweifellos von mir als After hingestellt werden kann, obwohl man sie schon nach den Abbildungen FEWKES' und der Beschreibung VERRILL's für die hintere Darmöffnung halten sollte. Den vielen Argumenten, welche dafür sprechen, habe ich nachgegeben, indem ich sie in diesen Zeilen und den Bildern After (ohne Fragezeichen) nannte.

Die Querwände der Zellenreihen sind vorn wie hinten nicht deutlich ausgeprägt gewesen. Die geringe Länge der Zellen in der Schlundgegend darf aber aus der dichten Lagerung der Kerne gefolgert werden (Fig. 1). Hinten liegen die grossen Kerne viel weiter aus einander, mithin sind auch wohl die Zelleiber gestreckter, ebenso wie sie auch sehr viel dünner nach dem After zu werden (Fig. 27 u. 28).

Zum Verdauungsapparat gehören wahrscheinlich jene vier grossen Zellen im Kopfe, auf welche schon VERRILL und FEWKES aufmerksam wurden. Es sind grosse, blasige Gebilde, mit grossen, kugligen Kernen, die wieder mit lebhaft sich färbenden Kügelchen gänzlich angefüllt sind (Fig. 1, 9; 2 u. 11). Ihr Zellplasma hat sich nicht gefärbt. Man kann ein vorderes und ein hinteres Paar unterscheiden, letzteres liegt nahe der Kopscheidewand, ersteres ist etwas weiter in die Spitze

vorgerückt und presst sich zwischen die zugespitzten, nach vorn strebenden Enden der hinteren Zellen.

Zwei Zellen füllen den Raum zwischen der Körperwand, dem Gehirn und dem Rückenwulste völlig aus. Ich vermuthe, dass diese vier Zellen Speicheldrüsenzellen vorstellen.

Während im Rumpfe von *Nectonema* keinerlei Gewebelemente zwischen den Organen zu erkennen waren, ist der Kopf mit einem faserigen Gewebe, welches in der äussersten Spitze einen entschieden zelligen Charakter annimmt, erfüllt; ausserordentlich reichlich sind Kerne in dasselbe eingestreut, um welche vorn polyedrische Zellcontouren sichtbar werden (Fig. 10). Hier wird es wohl auf eine Wucherung der Hypodermis zurückzuführen sein. Die quere Kopfscheidewand scheint complicirter gebaut zu sein; ich kann nur anführen, dass sie in der Hauptsache aus einem Flechtwerk derber Fasern hergestellt ist. Eine hintere Faserschicht der queren Gewebsplatte setzt sich theilweise auf den Längswülsten nach hinten fort (Fig. 1). Ihr entspringen auch jene starken Stränge, welche um den Schlund einen Mantel bilden, der ihn im Kopfabschnitt umhüllt und sich an das Gewebe der Kopfspitze anheftet. Eine vordere Faserschicht, welche sich dagegen als sehr feinmaschig und aus zarteren Fibrillen als die hintere geflochten erweist, zeigt einen geringen Connex mit Bauch- und Rückenwulst, dagegen findet eine seitliche Anheftung an der Körperwand statt. In der Mundgegend findet sich jederseits des Schlundes und über ihm ein Häufchen stark tingirter, kernartiger Gebilde, deren Natur ich nicht zweifellos festzustellen vermochte (Fig. 10). Auf den Geschlechtsapparat haben bereits VERRILL und FEWKES hingewiesen, welche ein Organ, ein Ovarium (?), an der Kopfscheidewand beginnend und bis zum After reichend, ausser dem fadenförmigen Darm im Körper von *Nectonema* zu sehen glaubten.

Thatsächlich konnte auch ich von jener inneren Scheidewand ab bis in das letzte Schwanzende des Thieres einen mächtigen Schlauch verfolgen, der immer dicht dem Rückenwulste anliegt und — besonders hinten tritt dies gut hervor — an jeder Seite in einer Linie auch an die Körperwand, d. h. an die Musculatur, angeheftet ist. Von der Anheftungsstelle bis zum Rückenwulste hinauf hebt er sich mehr oder minder stark von der Musculatur ab, einen beträchtlichen Spalt zwischen ihr und seiner Wandung bestehen lassend. Die Gestalt des gesammten Sackes ist schwer zu beschreiben, sein Querschnitt ist hufeisenförmig gekrümmt. In der vorderen Körperregion liegt er auch seitlich der

Körperwand unmittelbar an, seine unteren Ränder biegen sich etwas zum Bauchwulste hinab (Fig. 1, 6, 6a u. 32).

Eine sehr zarte Membran, welcher ovale, grosse Kerne anliegen, umkleidet den feinkörnigen, meist stärker tingirten Inhalt. In ihn sind gleichfalls ab und zu Kerne eingestreut und andere ovale Gebilde von mattem Glanze, an denen nicht zu errathen war, ob sie gleichfalls Kerne oder Einlagerungen bedeuten.

Jedenfalls ist das Organ, welches ich bei allen Exemplaren mit einer Ausnahme fand, viel eher als ein Hoden und nicht als ein Ovarium in Anspruch zu nehmen.

Bei zwei derselben Individuen öffnet sich nahe beim After ein sehr feines Rohr, mit einer ganz ähnlichen Wandung ausgestattet wie der Schlund. Es ist ungemein kurz; auf nur zwei Schnitten vermochte ich es einschliesslich des Schnittes, an welchem die Mündung nach aussen zu bemerken war, festzustellen (Fig. 7). Auf Längsschnitten habe ich dasselbe vergebens gesucht und vermag über seine Beziehung nichts hinzuzufügen.

Schliesslich habe ich eines *Nectonema* zu gedenken, das in der Organisation seines hinteren Endes ganz erheblich von den übrigen untersuchten und im Bau übereinstimmenden Exemplaren abweicht.

Die Kopfgegend weist keinerlei Besonderheiten auf, das Gehirn war gut zu studiren, wie es Fig. 11 illustriert. Auch der Bauchstrang bot nichts Eigenthümliches dar, ebensowenig der Darmtractus, wo er sich erhalten fand.

Dagegen zeigt sich in der mittleren Leibesregion dieses Thieres ein merkwürdiger Anhang am Rückenwulste, der zwar ja auch bei den anderen Exemplaren ein Analogon in dem für den Hoden erklärten Gebilde besitzt, aber doch anders als dieser Sack sich ausnimmt. Einen Sack bildet auch dieses Organ. Derselbe hängt tief und schlaff in den Körper hinein und bietet dem Auge in den meisten Präparaten nichts als seine Wandungen, deren Structur ganz undeutlich war, und die ziemlich nahe an einander liegen, wie eben der Stoff eines aufgehängten leeren Sackes (Fig. 5). Doch gelang es mir auch, Bilder zu bekommen, wo der Sack vollgepfropft von kugligen Körpern war, die man sehr wohl für Kerne halten konnte. Der Sack war nur am Rückenwulste, dessen unteren Rand er völlig umfasst, aufgehängt und besass in der Regel unmittelbar am Wulste eine kleine Erweiterung. Sollte man diesen Sack nicht für ein Ovarium ansehen? Derselbe war bis in das Schwanzende zu verfolgen, der Darm ventral

dem Bauchwulste aufliegend, jener immer an den Rückenwulst angeheftet.

Die Schwanzregion ist vor allem durch den Mangel der mächtigen Anschwellung des Längswulstes des Bauches eigenartig charakterisirt. Mithin fehlt auch das anale Ganglion. Hier tritt aber an jenem als Ovarium gekennzeichneten Sacke ein Rohr auf, das wieder ganz, was Wandung und Lumen angeht, dem Schlunde gleicht. Es besitzt eine bedeutendere Länge. Nachdem es eine Strecke am unteren Zipfel des Rückenwulstes nach hinten entlang gelaufen ist, durchquert es den Körper und begiebt sich an die Bauchseite. Hier begleiten dasselbe nach Analogie des Schlundrohrs Zellen. Noch ist der Bauchwulst, auf welchen sich das Rohr hinabsenkt, zu erkennen, schon verjüngt er sich indes, um vor einer merkwürdigen und räthselhaften Bildung, wie sie Fig. 34 wiedergiebt, zu enden: das Rohr ist von vier Zellen begleitet, welche eine längere Reihe bilden, da man sie auf einer Anzahl einander folgender Schnitten immer, wie gezeichnet, bemerkt. Die Zellen liegen in einer Masse, die leider nichts von Structur, dagegen sehr scharfe Umrisse erkennen lässt. Sie formt einen Sack, welcher sich nach hinten verengt, einen kurzen Beutel bildend, der den Körper ausfüllt, und in welchem sich ein Wulst emporhebt, in dem die Zellen mit dem engen Rohr liegen. Die Körperwand lässt, wie es scheint, ventral den Sack frei, so dass er direct mit der Aussenwelt in Berührung kommt. Kehren wir zu dem Rohre zurück, so ist nur noch hinzuzufügen, dass die untere Zelle schliesslich fortfällt und das Rohr, von den andern umlagert, sich nach aussen öffnet. Etwas hinter dem Beutel ist eine grosse, runde Oeffnung zu constatiren, die wahrscheinliche Afteröffnung. Das hintere Ende ist, wie es nach VERRILL ja dem Weibchen zukommen soll, thatsächlich abgestumpft.

Fassen wir die Facta, welche diese kleine Untersuchung über *Nectonema* brachte, zusammen, so ergibt sich immerhin so viel aus der Beschreibung der Körperwand, des Darmes und dem, was über die Geschlechtsorgane angefügt werden konnte, dass wir über die Nematodennatur des *Nectonema* aufgeklärt worden sind und ohne besondere Schwierigkeit — was jetzt unsere Kenntniss von *Nectonema* anbetrifft — in diesem Thierkreise auch nach Verwandtschaft suchen können. Freilich ist der Typus des Nervensystems ein hocheigenenthümlicher und absonderlicher.

Es liegt nahe, zuerst einmal unter den freilebenden Nematoden-Formen Umschau zu halten und besonders — dazu berechtigt der

äussere Habitus von *Nectonema* unbedingt — auf *Gordius* Bezug zu nehmen.

Mit *Gordius* hat *Nectonema* das Fehlen der Seitenfelder gemeinsam, und es erinnert der namentlich hinten weit in den Körper hinaufgehobene Bauchwulst mit dem Nervensystem an den Bauchstrang bei *Gordius*, was seine Lage anbetrifft. Dagegen weicht *Nectonema* durch den Bau seines Darmtractus und besonders auch, wie schon hervorgehoben, durch die Bildung seiner Muskelemente wesentlich von jenem gleichfalls langen, fadenförmigen, wasserlebigen Wurm ab.

Die Musculatur und der Verdauungsapparat von *Nectonema agile* führen uns zu einen Repräsentanten der Trichotracheliden, zu *Trichocephalus*. Hier ist das Schema vom Bau des *Nectonema*-Darmes im peitschenförmigen, vorderen Ende gegeben, wo das enge, dünne Schlundrohr in einer Zellenreihe liegt. Der Schlund mündet bei *Trichocephalus* in einen Darm, welcher, dem anderer Nematoden ähnlich, von einer Anzahl Zellen umkleidet ist, bei *Nectonema* dagegen wird, wie geschildert wurde, nur in einem sehr kurzen Abschnitt ein Aufwand von vier Zellenreihen gemacht, um ein Lumen herzustellen, im weitest längsten aber nehmen nur zwei Zellenreihen an der Darmbildung Theil. Das Princip der Sparsamkeit im Bedarf von Zellen zur Bildung der verdauenden Cavität, welches also bei *Trichocephalus* allein im Oesophagus zum Ausdruck gekommen ist, herrscht bei *Nectonema* durchaus. Auch die Musculatur von *Trichocephalus* würde sich derjenigen von *Nectonema* anschliessen. Der Bau des Darmes führt uns auch zu der Familie der Anguilluliden, die man schon deshalb zum Vergleiche geru heranzieht, da sie freilebende Nematoden umfasst. Der Darm ist hier wie auch bei manchen anderen Nematoden sehr ähnlich dem von *Nectonema* gebaut, da er in seinem längsten Abschnitt, z. B. bei *Rhabditis*-Formen, von vier beziehungsweise zwei Zellen umfasst wird. Dagegen fehlt dem Verdauungsapparat keineswegs der typische Pharynx, welcher bei *Nectonema* ganz wie wiederum bei *Trichocephalus* nicht einmal angedeutet ist.

FEWKES wies auf einen anderen marinen Nematoden, *Eubostrichus*, von GREEFF beschrieben, hin<sup>1)</sup>. Dieser besitzt eine äussere Hülle, welche überall mit feinen Härchen besetzt ist, und die durch regelmässige Einschnürungen segmentirt erscheint. Die Segmentation betrifft übrigens nur die „äussere Hülle“, erreicht indess nicht den Wurm-

1) in: Archiv für Naturgeschichte, 35. Jahrg., 1869.

körper selbst. Der eine *Eubostrichus, filiformis*, besitzt keinen Bulbus, sondern der enge Oesophagus mündet direct in den recht umfangreichen Darm. Dieser hat dagegen eine hintere Anschwellung, „eine ringförmige Erweiterung, aus welcher das Rectum hervortritt“. Der After liegt terminal. Der Verdauungsapparat der zweiten Species, *E. phalacrus*, entbehrt der hinteren Erweiterung, der After liegt seitwärts vor dem Schwanzende, er ist weit nach vorn gerückt; wohl aber ist bei dieser Art ein gut entwickelter Bulbus zu constatiren.

Aus dem, was ich über die Organisation der beiden *Eubostrichus*-Arten, namentlich über den Bau des Darmtractus, am genannten Orte angegeben finde, scheint als wahrscheinlich zu resultiren, dass die verwandtschaftliche Kette, welche die „Zwerge“ (der grösste misst 8 mm) mit den „Riesen“ *Nectonema* verknüpfen soll, nicht kürzer ist als der Grössenunterschied dieser Formen.

Ich habe zur Parallele, in welche *Nectonema* mit einigen Repräsentanten der Nematoden gestellt wurde, nur das aus der Organisation von unserem Neuling herangezogen, was ich als sicher darlegen durfte. So habe ich den Geschlechtsapparat gänzlich ausser Spiel gelassen und nicht einmal vorhin bei der Besprechung des weiblichen Exemplares die Vermuthung ausgesprochen, dass das enge, von Zellen begleitete Rohr, welches ventral vor dem After ausmündet, vielleicht gar ein Spiculum sei.

Es drängt sich mir schliesslich nach den Untersuchungen meiner Vorgänger und dem, was diese Abhandlung ergab, die Ueberzeugung auf, dass uns VERRILL und FEWKES wieder einmal um einen Sonderling bereichert haben, der im Reiche der Nematoden umherirren wird und einstweilen wohl nur am Ende der systematischen Tabelle als Anhang ein Plätzchen angewiesen erhält.

Giessen, im November 1890.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera entworfen und mit Benutzung stärkerer Vergrösserung ausgezeichnet. Syst. C. Zeiss.

Es bedeuten:

<i>AG</i> Analganglion.	<i>Hy</i> Hypodermis.
<i>BSt</i> Bauchstrang.	<i>KS</i> Kopfschild.
<i>BW</i> Bauchwulst.	<i>MZ</i> Mediale Zelle.
<i>Co</i> Commissur des Gehirns.	<i>RW</i> Rückenwulst.
<i>Cu</i> Cuticula.	<i>S</i> Scheidewand zwischen Kopf und Rumpf.
<i>D</i> Darm.	<i>Sl</i> Schlund.
<i>DL</i> Darmlumen.	<i>Slz</i> Schlundzelle.
<i>DZ</i> Darmzelle.	<i>Spdz</i> Speicheldrüsenzelle.
<i>G</i> Gehirn.	<i>v</i> Vacuolenartige Bildungen in den Darmzellen.
<i>GZ</i> Ganglienzelle.	
<i>GZF</i> Ganglienzellfortsatz.	
<i>Hd</i> Hoden.	

- Fig. 1 (A, 3). Längsschnitt durch den Kopf.  
 Fig. 2 (A, 3). Querschnitt aus der Gehirngegend.  
 Fig. 3 (A, 3). Querschnitt hinter der Kopfscheidewand. Im Bauchstrang sind in den seitlichen Faserzügen die Fortsätze des letzten colossalen Ganglienzellenpaares des Gehirns zu sehen.  
 Fig. 4 (A, 3). Durchschnitt nach dem Aufhören des Schlundrohres. Den Darm bilden vier Zellen; er ist aus der Mitte zur Seite gedrängt, da der Körper sich sehr in dorsoventraler Richtung zusammengepresst hat. Eine grosse Zelle liegt im Rückenwulst.  
 Fig. 5 (A, 3). Querschnitt aus der mittleren Körperregion. Den Darm bilden nunmehr nur zwei Zellen, der kleine Vorsprung begrenzt das Lumen.  
 Fig. 6 u. 6a (A, 3). Querschnitt aus der Schwanzgegend. Der Darm ist in Fig. 6 geschlängelt. Das Lumen ist nicht getroffen. Im Hoden liegen einige Kerne; auch die Rücken- und Bauchlinie zeigen Zellkerne. In Fig. 6a sind dorsal und ventral die Borsten erhalten.  
 Fig. 7. Aeusserstes Schwanzende quer.  
 Fig. 8. Schwanzende längs (A, 2).

- Fig. 8a. Schwanzende mit dem After, A, aus derselben Serie.
- Fig. 9. Kopf im Längsschnitt. Das Gehirn nur tangirt, um die eine der hinteren colossalen Ganglienzellen zu zeigen (A, 3).
- Fig. 10. Das äusserste, im Querschnitt dargestellte Kopfende ist von Zellen ganz erfüllt; drei stark tingirte Kern(?) -Häufchen umgeben den Schlund. Das Kopfschild ist eben noch getroffen (A, 3).
- Fig. 11. Das Gehirn im Querschnitt (A, 3). Den Schlund umgeben rings Fibrillen, cf. Fig. 1.
- Fig. 12. Querer Gehirnschnitt aus der Gegend des zweiten colossalen Ganglienzellenpaares. Es ist nur die eine getroffen, von der andern ist der Fortsatz in der seitlichen Partie der Fasersubstanz zu verfolgen. Der Schlund biegt sich nach aufwärts und ist im Begriff, die Querwand zu durchbrechen, welche eben noch tangirt wurde (A, 3).
- Fig. 13. Längsschnitt durch das Analganglion, oben erstreckt sich die Fasersubstanz, unten bilden die kleineren Ganglienzellen einen Belag. Es wurde eine der colossalen Zellen zur Ansicht gebracht (A, 3).
- Fig. 14—18. Querschnitte durch das Analganglion, Fig. 14 u. 15 A, 3; Fig. 17 D, 2; Fig. 16 u. 18 A, 2. In Fig. 14 liegt eine Riesenzelle links, in Fig. 15, dem nächsten Schnitt, in dem eine solche wieder erscheint, rechts zwischen Mittel- und Seitenfaserzug.
- Fig. 19. Ein Querschnitt, welcher eine Falte des Integuments tangirt hat, in der sich die Borsten erhalten haben.
- Fig. 20—26 (D, 2). Querschnitte durch Schlund und Darm; die Zellen der ersten Reihe sind mit *I*, die Zellen der Reihe, welche am entferntesten vom Munde auftritt, mit *IV* bezeichnet.
- Fig. 27 u. 28 (D, 2). Längsschnitt der Darmzellenreihe aus dem hinteren Ende. In beiden Figuren sind je drei Kerne getroffen. Fig. 27 stellt nur eine, Fig. 28 die typischen zwei Zellenreihen dar.
- Fig. 29 (F, 2). Querschnitt entspricht Fig. 25 und zeigt die doppelten Contouren, welche das Darmlumen begrenzen.
- Fig. 30. Längsschnitt durch einen kleinen Abschnitt der Körperwand (D, 2).
- Fig. 31. Querschnitt, das vorige Bild ergänzend (A, 3). Beide entstammen der hinteren Körperregion.
- Fig. 32. Querschnitt aus der vorderen Körpergegend, um die Lage des Hodens in dieser zu zeigen. Der Rückenwulst ist ungemein flach.
- Fig. 33. Querschnitt durch den Rückenwulst, in welchem verschiedene Zellen deutlich hervortreten.
- Fig. 34. Querschnitt durch das hintere Körperende des im Bau von den übrigen abweichenden Individuums.

# A Contribution to the Anatomy of *Siren lacertina*.

By

**Harris H. Wilder, Ph. Dr.,**

Assistant in the Anatomical Institute of the University of Freiburg i. B.

(Aus dem Anatomischen Institute zu Freiburg i. B.)

With plates XXXIX—XL.

## Introduction.

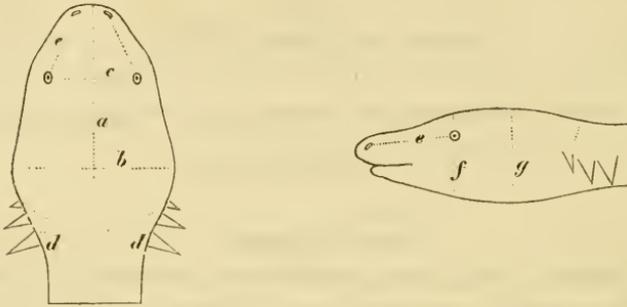
Some months ago it was suggested me by my teacher, Prof. WIEDERSHEIM, to investigate the nose of *Siren lacertina*; the form of the nasal capsule, its relation to the skull, and the disposal of the mucous membrane within it. While preparing this part, I was led to the study of the cranial nerves, and through these, the muscles of the head. Although the anatomy of this animal has already been treated at some length, yet little or none of it has been written since the days of modern microscopical methods, the employment of serial sections and the like. Having, therefore, far better means at my hand than had the earlier investigators, I have been able in many cases to complete partial investigations or to study new ground, while in others I have obtained results differing from the previous ones.

I have endeavored, especially in the first three sections, to describe quite fully the method of dissection, which I have found the most practical for the demonstration of the different parts, thus making the work serve also as a laboratory handbook, which may be used in general Urodelan dissection.

I will here take the opportunity to express my warmest thanks to my teacher, Prof. WIEDERSHEIM, for the personal and friendly interest which he has taken in me and my work from the beginning, and for the abundance of excellent material which he has furnished me for the work. I wish also in the name of Prof. WIEDERSHEIM, to thank the Smithsonian National Museum in Washington, from which he obtained the greater part of the material which he placed at my disposal.

### I. External characteristics.

The shape and proportions of the head, as well as the changes during the growth of the animal, are best shown by the following table, where the measurements are compared with those of other Perennibranches and Derotremes. The accompanying figures show the lines of measurement.



Name	Total length	a	b	c	d	e	f	g	h
<i>Menopoma alleg.</i>	414	64	58	32	41	19	15	23	25
<i>Amphiuma tridac.</i>	678	60	37	14	34	20	15	21	22
<i>Menobranchus lat.</i>	302	47	36	23	34	14	13	16	17
<i>Siredon piscif.</i>	175	32	26	15	18	7,3	13,5	17	20
<i>Siren lacert.</i>	376	36	23	14	22	8	13	18	19
<i>Siren lacert.</i> (young)	235	21	13	6	8	3,5	5	8	8,5

From the table the following facts may be deduced. 1) The nasal capsule of *Siren* and *Siredon* is proportionally much shorter than in the others. 2) In the case of *Siren* this distance is less in the younger specimen. 3) The heads of *Siren* and *Siredon* have the greatest proportionate thickness dorso-ventrally. 4) The thickness is proportionately greater in the younger *Siren*.

The external surface of the head is, in young animals, quite smooth, but in full-grown specimens, the subcutaneous parts cause a number of external projections and grooves which may now be studied. The large, rounded surface lying between the eye and the external gills is caused by the excessive development of the subjacent muscles, masseter and digastricus. The prominence extending dorsally

between the gills is not the occipital region, as it appears at first, but the anterior portion of the dorsal muscular system, the division of which into myotoms is plainly visible along the back and sides.

The depression in the median line, immediately in front of the dorsal muscles, lies between the two masseters, while two small prominences somewhat anterior to these, and meeting in the median line, signify the position of the temporales.

Upon the ventral surface a fold of skin, extending transversely across between the first pair of external gills, is formed by the posterior border of *M. intermaxillaris posterior*, and may be taken as the posterior limit of the head upon the ventral side.

The lateral borders of the upper lip are prolonged into overhanging folds, *Plicae labii superioris*, which cover the angle of the mouth and the greater portion of the lower lip.

The lower lip also possesses a fold, *Plica labii inferioris*, which is reflexed, thus forming a noticeable groove or wrinkle.

The external nasal openings differ both in shape and position from those of the other *Perennibranches* and *Derotremes*, in that they are long, narrow slits, obliquely placed and situated somewhat on the ventral side of the lower lip, in such a position as not to be visible from above. The openings are quite near the angle of the mouth but this fact is somewhat disguised by the presence of the labial folds.

The eyes are very small and the ears are not visible externally. The external gill openings are three in number, which is an important specific distinction between the genuine *Siren* and the genus *Pseudobranchius*, where there is but one. The external gill consists of the basal piece or trunk, which bears two rows of branches. The best developed of these, the first in the third gill-trunk, for example, bears again a double row of smaller trunks or branchlets, and in the largest of these a farther branching is often noticed.

After the above examination of the external parts, the skin may be removed from both dorsal and ventral surfaces of the head, but should be left upon the external gills, the lips, and lip folds.

The skin above the nasal capsules is intimately connected with the subjacent parts and is best left until the special investigation of the region. The integument is easily separable from the muscular surfaces, but it must be cut away from the intermuscular ligaments described below. The cornea of the eye, being only a differentiated portion of the integument, is removed with it, leaving the *Bulbus oculi* in its intermuscular position, protected only by ligaments and connective tissue, but by no cranial parts.

## II. Ligaments and Fasciae.

The osseo-cartilaginous framework of the head is reinforced by a system of connective tissue, disposed between and about the muscles in the form of ligaments and fasciae.

These are partially exposed by the removal of the integument, and being conspicuous and constant, serve as important anatomical landmarks, and thus deserve special mention. As their dissection must take place *pari passu* with that of the muscles, they cannot be described in order of preparation as with the muscles, but must receive a simple anatomical description.

### 1. Ligamentum intermusculare posterius.

This ligament forms a septum of connective tissue, extending from the skull, through the muscles, to the superficial fascia.

It lies between the masseter and the mass of dorsal muscles and arises from a transverse ridge upon the *Os petroso-occipitale*, which extends from the median line outwards and backwards to the posterior exterior angle of the skull.

Its anterior surface gives origin to the posterior fibres of the masseter, while the dorsal muscular mass is inserted into its posterior surface. Anteriorly it becomes continuous with the digastric fascia (*v. inf.*).

### 2. Ligamentum intermusculare laterale.

This ligament arises from the sharp lateral ridge of the skull, which is formed by the quadrate, tympanic and occipito-petrosal bones; and stretches as an horizontal partition between the masseter above and the digastricus below.

At its free outer edge it becomes continuous with the investing fascia of the digastricus (*q. v.*).

### 3. Ligamentum intermusculare anterius.

This is possibly the temporal fascia of higher animals. It arises along a line drawn between the posterior inner corner of the temporal muscle and the antorbital process.

From this origin it expands and serves first as a separating wall between temporalis and masseter, and then, extending forward beside the eye, serves as a support to the optic and deep ophthalmic nerves. Still anterior to this, the ligament gradually loses itself in the connective tissue of the upper lips, lateral to the nasal capsule.

4. *Ligamentum intermusculare mediale*.

This thin and unimportant ligament occupies the median line from a protuberance upon the occipital region, as far forward as the nose. It forms a wall of separation between the muscles of the two opposite sides.

5. *Fascia digastrici*.

This extremely dense fascia is formed of two ligaments, the posterior and lateral intermuscular. It invests the outer surface of the anterior portion of the digastricus and at its anterior border protects the jugular and mandibular nerves.

III. **Muscles.**1. **Masseter** (*petro-tympano-maxillaris*) (figs. 1, 3 *m*, *m'*, *m''*).

**Preparation.** This is the very large, oval, bipenniform muscle, which covers the exterior posterior half of the dorsal surface of the head. It is readily recognized by its tendon, which traverses the longer axis of the oval, and collects the fibres.

As the majority of the branches of *Nervus trigeminus* lie in its vicinity, its dissection must be conducted with especial care; and is best done in the following way:

1) Carefully separate this muscle, without cutting, from the *Ligamentum intermusculare anterius*, which lies between it and the *temporalis*. This separates the anterior interior border of the muscle. Several branches of the trigeminus nerve will be seen lying between the two muscles. 2) In a similar way, free the exterior border from the *M. digastricus*. 3) Commencing at the posterior end of this last line of separation, cut away the origin of the muscle, working in a medial direction and keeping close to the bone. When this is accomplished, fold the muscle over anteriorly, and notice: a) The surface of bone exposed. b) The second and third portions of the same muscle lying deeply and immediately in front of *Os alisphenoidale*. c) A branch of *Ramus maxillae inferioris trigemini*, which passes out between the two deep-lying muscles, supplying them before issuing.

**Origin.** *Pars prima* arises 1) from the external surfaces of the three *Ligamenta intermuscularia*, *anterius*, *mediale* and *posterius*; and from the superior surface of *Ligamentum intermusculare laterale*. 2) From the posterior two-thirds of the dorsal surface of *Os parietale*, from the entire dorsal surface of the tympanic and quadrate bones as well as from the dorsal surfaces of the wedge-shaped anterior portion of *Os petrosum* and the cartilaginous alisphenoid.

*Pars secunda*, the anterior of the two small portions, arises from both lateral margins, the point, and the inferior surface of the alisphenoid process. Fig. 3 *m'*.

*Pars tertia* arises from the anterior border and inferior surface of the cartilaginous alisphenoid. This third portion is considerably larger than the second, and has a very deep origin, the majority of its fibres coming from beneath the margin of the alisphenoid. Fig. 3 *m''*.

*Insertion.* The three portions are inserted into the upper margin of the lower jaw, beside one another, the insertion of the 1<sup>st</sup> portion being the farthest forward, the 2<sup>nd</sup> following, and the 3<sup>rd</sup> farthest back, immediately before the articulation.

*Innervation.* The *Ramus maxillae inferioris trigemini* supplies all portions, passing out, as stated above, between the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> portions.

*Conclusions.* The extreme amount of differentiation which this muscle has gained, especially in so low an animal, is worthy of remark. The two internal portions seem quite distinct from the external layer, and the innermost portion might readily admit of a farther division into an internal and an external portion. It is quite possible that here we meet with a separation of the pterygoids from the primitive mass of masticatory muscles, and that these two inner portions, as well as the pterygo-maxillaris, described below, correspond to the pterygoid, of higher Vertebrates. It may be noticed that the third branch of the trigeminus runs between these portions, as between the external and internal pterygoids in the human subject.

## 2. *Digastricus* (cephalodorso-maxillaris) (figs. 1, 2 and 3 *d*, *d'*).

*Preparation.* This muscle is the large oval mass lying upon the side of the head between the masseter and the hyoid arches. It is invested by a thick fascia which is a continuation of *Ligamentum intermusculare laterale*, and which posteriorly becomes continuous with *Ligamentum intermusculare posterius*. The muscle is to be exposed by cutting through this investing fascia along the anterior border, and drawing it backwards. Care must be taken, in cutting through the fascia, not to harm the two posterior branches of *Nervus facialis*, *Rr. mandibularis et jugularis*, which come from behind the muscle at its anterior border, and run downwards and forwards along the ventral surface.

After the removal of the fascia, the muscle will be seen to consist of two portions, a smaller anterior portion from the skull, and a larger posterior portion from the cerato-hyal.

This muscle is best prepared by separating the two portions from above downward, as deeply as possible without cutting.

Then the anterior portion can be cut away from its origin and turned back. This will bring into view the two branches of the facialis above mentioned, close to the skull and beneath the projecting ridge of the tympanic bone. Branches will be seen running from Ramus jugularis facialis and supplying both portions of the muscle. The posterior portion may now be removed from its origin in like manner, and the whole muscle drawn away and cut off near its insertion in the mandible. After the removal of this muscle, the connecting nerve between facialis and the vagus group will be seen close to the walls of the skull, and immediately above the upper end of the cerato-hyal.

**Origin.** Pars anterior. This part arises from Os petrosum somewhat behind and below the lateral ridge of Os tympanicum, also from the external surface of the fascia between the skull and the mandible. Pars posterior. This portion is much larger and more convex than the former and fills the space between the cerato-hyal and the suspensorial apparatus of the mandible. It is entirely covered by the digastric fascia but no fibres arise from it. This part takes its origin from the external surface of the cerato-hyal, and by a few fibres from the membrane between the cerato-hyal and the first gill-arch.

**Insertion.** The posterior portion forms for its insertion a flat tendon and into this the fibres of the anterior portion are inserted, so that finally both portions find insertion by a common tendon into the posterior end of the mandible behind the articulation.

**Innervation.** As before described, from Ramus jugularis facialis.

**Conclusion.** With regard to the action of this muscle, it is clearly the principal muscle used in opening the mouth, since from its insertion behind the articulation, it cannot be used as a muscle of mastication. In addition to this use, it functions undoubtedly as a muscle of aspiration. „Beim Luftschnappen der Perennibranchiaten dagegen wird nach Weise der Fische das Maul geöffnet und geschlossen. Dasselbe mag beim Wasserathmen der Fall sein. Hierbei spielt, wie mir scheint, die hintere Partie des Digastricus eine wichtige Rolle. In der That gibt sie sich durch Oeffnung der Kiemenspalte als ein zur Kiemenathmung bestimmter Muskel zu erkennen“ (J. 53, 54).

Concerning its morphological value, only the anterior portion can represent the human digastricus and of that, only the posterior belly,

since it is supplied by the facialis; while the posterior portion seems to possess no equivalent in man. „Dieser Muskel ist als ein indirectes Homologon des Digastricus maxillae inferioris des Menschen zu betrachten, in der Art, dass jedoch nur der hintere Bauch in Betrachtung kommt, welcher beim Menschen von dem Ramus digastricus aus dem N. facialis versorgt wird. Die zweite, bei *Siren*, *Siredon*, *Proteus*, *Menobranchus* und *Amphiuma* von dem Dorsalsegment des ersten Kiemenbogens entspringende Portion ist als ein den Perennibranchiaten eigener Muskel aufzufassen“ (D. 91).

### 3. **Temporalis** (fronto-parieto-maxillaris) (fig. 1 t).

**Preparation.** The preparation of this muscle presents considerable difficulty, especially if one desires to study the nerves in the same dissection, on account of the intimate relation of the two systems. The nerve relations are the following: After removal of the masseter, the anterior intermuscular ligament appears as a thick fascia covering the external surface of the temporalis. Upon this fascia and hence between temporalis and masseter in the natural condition, run the two branches of the trigeminus, R. ophthalmicus superficialis and R. maxillae superioris. From a deeper origin than these, the R. ophthalmicus profundus runs almost directly across to the eye, accompanied by the muscles and nerves of the eye. To prepare all, dissect the two first nerves carefully away from the fascia; then search upon the upper surface of the muscle for a separating line in the fibres, running diagonally, from a point in the median line about an third of the length of the muscle from its anterior end, directly to the eye. Part the fibres at this line and the temporalis is divided into its two portions, between which, quite deeply, runs the R. ophthalmicus profundus, in company with the orbital muscles and nerves.

Separate the posterior external portion at its origin, working from above downward, and when free, draw it out from beneath the Rami ophthalmicus superficialis and maxillae superioris previously prepared. Then dissect out the R. ophthalmicus profundus, and finally separate the anterior internal portion of the muscle at its origin, and cut it away by pieces.

**Origin.** Pars posterior arises from the median intermuscular ligament and from the upper surface of the cranium, mostly from Os parietale. Pars anterior arises also from the median intermuscular ligament and from the surface of the frontal bone.

**Insertion.** Both portions unite to form a common tendon, which is inserted into the coronary process of the mandible.

**Innervation.** From *Ramus maxillae inferioris trigemini* by several small branches which are given off soon after the exit of the nerve from the cranium.

**Note.** For the description of *M. pterygo-maxillaris* which properly belongs to this system, see the end of the section upon the muscles.

#### 4. *Intermaxillaris anterior* (*mylo-hyoideus*) (figs. 1, 4 *i. m. a.*).

**Preparation.** The animal is now to be turned upon its back, exposing the broad, ventral surface of the head and throat. A transverse muscular layer reaching across the intermaxillary space and extending posteriorly to a line drawn between the second pair of external gills, is composed of this and the following muscle, which at first sight seem scarcely separable from one another.

A more complete scrutiny will detect a difference in the direction of the fibres, while laterally, at the boundary between them, is formed a triangular space, in which lies the *pterygo-maxillaris*.

The anterior muscle is to be separated from the posterior at this boundary, divided near the median line, and turned back.

**Origin and Insertion.** The fibres of this muscle arise from the entire internal border of the mandible on both sides and are inserted into a tendinous raphé in the median line.

**Innervation.** The nerve supply comes from the large recurrent muscular branch of *Ramus maxillae inferioris trigemini*, which divides and sends one portion through the mandible, between MECKEL'S cartilage and the dentale, thus reaching the muscle. The nerve, after its passage through the bone, lies upon the muscle, and supplies it in its course.

#### 5. *Intermaxillaris posterior* (*stylo-hyoideus*) (figs. 1, 4 *i. m. p.*).

**Preparation.** After noting from the outside the way in which the most posterior fibres of this muscle lie upon the *cerato-hyoideus externus*, the muscle may be divided in the middle line and turned back.

**Origin.** Commencing from the most posterior, its fibres arise: 1) from the anterior surface of the 1<sup>st</sup> epibranchial, 2) from the fascia covering the *cerato-hyoideus externus*, 3) from the anterior surface of the *cerato-hyal*, 4) a few fibres take their origin from the fascia between the *cerato-hyal* and the mandible.

**Insertion.** Like the preceding, into a tendinous raphé in the median line. The raphé of both this and the previous muscle is liable to variations, in some cases being almost wanting.

This is undoubtedly the explanation of FISCHER's statement. „Nur in einigen Fällen (*Hypochthon*, *Menopoma*) bleibt zwischen den Muskeln beider Seiten eine Art ‚Linea alba‘, die zugleich an der Haut befestigt ist“ (J. 41).

**Innervation.** From the Ramus jugularis facialis which is spread over its surface.

### 6. Genio-hyoideus (fig. 4 *gh*).

**Preparation.** By the removal of the two preceding muscles, the genio-hyoideus is exposed throughout its entire extent, and appears as a ribbon-like band on either side of the middle line, extending from the symphysis of the jaw to the 2<sup>nd</sup> basibranchial. External to this, and extending posteriorly and laterally, are seen the lateral lobes of the enormously developed thyroid gland, running upon which is seen the hypoglossal nerve, which supplies this muscle. After observing this nerve supply, the muscle may be divided across at its middle, and either end reflexed. This will expose the entire thyroid gland, which is best prepared at this stage of the dissection (vide infra sub „Glandula thyroidea“).

**Origin and Insertion.** This muscle arises from the internal margin of the mandible, next to the symphysis, runs parallel to the axis of the body, and is inserted in the terminal branching processes of the 2<sup>nd</sup> basibranchial.

**Innervation.** The nerve supply, as given above, is from the hypoglossal, which in this animal, as in all Amphibians, is not yet a cranial nerve, but formed by the 1<sup>st</sup> and 2<sup>nd</sup> cervical.

### 7. Cerato-hyoideus externus (figs. 1, 4 *c. e*).

**Preparation.** This, the largest of the muscles now exposed, extends between the cerato-hyale and the epibranchiale 1, curving diagonally from a median anterior to a lateral posterior position.

The investing fascia should first be removed and then the location and relations of the muscle carefully studied, by drawing apart the different skeletal elements without cutting N. hypoglossus.

In the interspace between the mandible and the ceratohyal, and resting upon the lower surface of the mucous membrane of the mouth, runs a fine nerve which supplies the upper portion of the muscle in

question. This is the *Ramus palatinus posterior*, and will be found to be a branch of the *alveolaris*. The muscle may now be freed from its origin upon *epibranchiale*, and gradually removed, working from behind forwards. Underneath the posterior end lies the *glossopharyngeal nerve*.

This nerve issues from between the fibres of the *levator arcus primi*, runs over the 1<sup>st</sup> *epibranchiale*, and finally bending forwards, supplies the *cerato-hyoideus internus* and a portion of the *externus*.

**Anterior attachment.** The anterior fibres arise from the entire posterior border of the *cerato-hyale*.

**Posterior attachment.** The entire external surface of *epibranchiale 1*.

**Innervation.** The posterior portion receives its nerve-supply from branches of the *glossopharyngeus*, which runs beneath the muscle. *Ramus palatinus posterior* supplies a few of its anterior fibres.

### 8. *Cerato-hyoideus internus* (figs. 2, 4, *ci*).

**Preparation.** After the removal of the preceding muscle, the entire muscle is clearly visible, and one may see without further preparation the origin, insertion and nerve supply from the *glossopharyngeus*. In order, however, more clearly to observe its relations and mode of attachment, the entire muscle may be removed by the forceps, a few fibres at a time, beginning always near the middle and tearing them off from their attachment. Enough will remain, after the bulk of the muscle has been removed, to indicate its former position.

**Anterior attachment.** This is at the angle formed by the *cerato-hyal* and the 1<sup>st</sup> *basibranchial*, the muscle being attached 1) to the external surface of *basibranchiale 1*, 2) by a long band-like tendon to the *hypohyal*, 3) to the membrane forming the capsule of the point between *cerato-hyale* and *basibranchiale 1*, 4) to the posterior surface of the anterior interior end of the *cerato-hyale*.

**Posterior attachment:** 1) upon the anterior border of *ceratobranchiale 1*, with the exception of its anterior end, 2) upon the ventral third of the anterior border of *epibranchiale 1*, and upon the point between the two portions; 3) a few fibres arise from the ventral surface of the oval mucous membrane in the interspace between *cerato-hyale* and the 1<sup>st</sup> gill arch.

**Innervation.** The *glossopharyngeal nerve*.

**9. Thoracico-hyoideus** (Sterno-hyoideus and others),  
(figs. 2, 4, *sh*).

**9 a. Adductores Arcuum** (figs. 2 *aa*).

**9 b. Omo-hyoideus.**

**Preparation.** These muscles belong to one system, the last two not being completely differentiated from the first, and must be treated together. The large, segmented mass reaching from the hyoid apparatus to the pelvic girdle may be divided by the very small sternum into an anterior and a posterior portion. The posterior portion persists in higher Vertebrates as the Rectus abdominis, while from the anterior mass are differentiated sterno-hyoideus, sterno-thyroideus, thyro-hyoideus, and omo-hyoideus. Of these, the Rectus abdominis and often sterno-hyoideus show, even in man, traces of their primitive segmentation. In *Siren*, the omo-hyoideus is represented by a lateral slip to the inner (under) side of the shoulder girdle, while more anteriorly, a pair of narrow bands, separating from the main muscular mass, are inserted into the gill arches, and are known as the adductores arcuum.

These, of course, do not persist in higher animals.

Only one half of this system should now be prepared, leaving the other half in position. Separate, without cutting, the lateral border of the muscle from its surroundings. Upon the border, running anteriorly, will be seen the hypoglossal nerve which supplies this muscle. At the same time notice the Ramus recurrens vagi, in its distribution to constrictor arcuum branchiarum, a band-like muscle half surrounding the gills. Several other branches of this and other vagus stems will be met with in this region. For farther preparation, free from fascia the two adductores arcuum of one side, divide them in the middle and turn them back; then cut away the fibres of thoracico-hyoideus of the same side from their attachment to the hyoid apparatus, leaving a few fibres about the branching end of basi-branchiale 2. When free, lift up the entire mass from the subjacent parts and remove the whole by cutting through first the omo-hyoid slip, and then the entire mass near the sternum.

**Anterior attachment.**

- a) **Thoracico-hyoideus.** This muscle is attached 1) to the lateral and internal surfaces, and the forked processes of basi-branchiale 2. 2) To the medial half of the posterior surface

- of cerato-branchiale 1. 3) To the posterior termination of basibranchiale 1, underneath the 2<sup>nd</sup> basibranchial.
- b) *Adductores arcuum*. The paired slips previously severed from the main muscle may now be farther traced to their attachment at about the middle of epibranchiale 2 and 3 respectively;
- c) *Omo-hyoideus*. This muscular slip, anteriorly blended with thoracico-hyoideus arises from the under surface of the cartilaginous shoulder girdle, near the base of the procoracoid. With regard to the homology of this muscle with the omo-hyoideus, the following facts may be of interest:
- a) Its innervation is from N. hypoglossus.
- β) Its topographical position is certainly similar.
- γ) ALBRECHT states that the sterno-hyoideus of Perennibranchs is the homologue of the omozomo-hyoideus of fish, and describes this partially differentiated slip in *Menobranchus* as the omo-hyoideus although he failed to find it in *Siren*.
- δ) GEGERBAUR states that in the human subject „eine Verschmelzung des vorderen Bauches (des betreffenden Muskels) mit dem sterno-hyoideus ist gleichfalls nicht selten“, a condition precisely like that of *Siren*.

**Innervation.** The main portion of this system is supplied by the hypoglossal (= Nervi cervicales 1+2) which soon after their passage through the dorsal muscles curve backwards, running parallel with Ramus recurrens vagi, and while lying upon the thoracico-hyoideus supply it with numerous fine twigs, the omo-hyoideus receiving a part of this supply.

The nerve is readily seen lying upon the side of the muscle, if one draws the muscle a little inwards.

With regard to the innervation of the adductores arcuum, I have succeeded no better than the previous investigators, but there is no reason for doubting that they receive nerve-supply from the same source as the rest of the mass, from which they are not fully separated.

## 10. *Levatores arcuum* (figs. 2, 6 l. a. 1, 2, 3, 4).

**Preparation.** These are four muscular bands lying dorsal to the external gills. The first is somewhat separated from the others

and takes a direction nearly perpendicular to the axis of the body, the others lying diagonally and parallel to each other.

The last three may be cut away from their origin in the dorsal fascia, and reflexed, thus bringing to view their nerve supply from small twigs mostly of the vagus system. By farther separation of the connective tissue, the 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> may be traced to their insertion, that of the 4<sup>th</sup> being hidden by the procoraco-branchialis. The levator arcus primi is now exposed, showing upon its surface the Ramus lingualis glossopharyngei, which issues from between the fibres of the muscle and passes over the 1<sup>st</sup> gill arch.

**Origin.** All four muscles arise from the fascia dorsalis, the three last by a narrow, and the first by a much broader origin; this last being mostly covered by the other three muscles.

**Insertion.** They are inserted each into the middle third of epibranchiale 1, 2, 3 and 4 respectively.

**Innervation.** The first levator is supplied by twigs given off from the Ramus lingualis IX while passing through the muscle.

The second is supplied by that branch of glossopharyngeus which is distributed to the 2<sup>nd</sup> external gill. The third and fourth are supplied by small twigs from the vagus.

### **11. Procoraco-branchialis** (Adductor arcus III, FISCHER, cleido-branchial, LEON VAILLANT) (figs. 2, 7 p. b.).

**Preparation.** This muscle reaches diagonally across from the last external gill to the shoulder girdle, and must first be removed before the subsequent muscles can be studied.

By drawing the entire gill apparatus a little forward, the muscle can be put on the stretch and is thus best prepared. Cut it through in the middle, taking care not to harm a large branch of the vagus, which runs closely adherent to the internal side, and supplies the muscle. Reflect the two portions.

**Origin.** From the boundary between scapula and clavicle, from the medial half of the anterior border of the scapula, and from the pars suprascapularis.

**Insertion.** Mostly by a tendon, into the dorsal extremity of epibranchiale 4. A few fibres are inserted into the connective tissue of the 3<sup>rd</sup> external gill.

The fibres which, according to FISCHER and others, are said to be inserted into the 3<sup>rd</sup> gill-arch, do not appear to be constant.

**Innervation.** From Nervus lateralis inferior X, which runs directly behind the muscle.

### 12. Constrictor arcuum branchiarum (figs. 2, 7, *c. a. b.*)

**Preparation.** After the removal of the preceding muscle, the constrictor will be plainly seen as a band lying inferiorly and posteriorly over the arches at the base of the external gills. This muscle is attached in *Siren* only at the ends, and may either be lifted from the subjacent tissue, divided in the middle and reflexed, or divided near either extremity. If divided at the posterior end, notice must first be taken of its nerve supply from the vagus.

**Attachments.** The anterior attachment is to the inner third of epibranchiale 1, from which the muscle extends around the gills to epibranchiale 4, into the inner half of which it is inserted.

**Innervation.** It is supplied by fibres from the Ramus recurrens vagi which will be seen running superficially over the posterior portion of the muscle.

### 13. Protractor arcus ultimi (figs. 7, *p. a. u.*)

**Preparation.** This muscle may, without farther preparation, be seen extending along the posterior border of the last gill arch.

**Origin.** The posterior border of cerato-branchiale 2.

**Insertion.** The posterior border of epibranchiale 4.

**Innervation.** The Ramus recurrens vagi has two principal branches, each of which supplies a portion of this muscle. This may best be seen upon the side from which the thoracico-hyoideus has not been removed. Draw back the lateral margin of the latter muscle and the nerve and its branches will be seen resting upon the deeplying dorso-trachealis. In order to see this well, it may be necessary to remove the procoraco-branchialis and also a part of the aortic branches which lie in this region.

### 14. Intrinsic muscles of the external gills (fig. 7).

After the removal of all the preceding muscles, the four epibranchials together with the external gills are conveniently removed for more careful examination. This is done by cutting through the articulations between the cerato-branchials and the epibranchials, and severing the pharyngeal mucous membrane. Notice that a small muscle, the hyo-trachealis, is cut through near its origin from epibranchiale 4. When separated, the entire apparatus may be prepared

in a small dissecting pan upon the stage of a dissecting microscope. Carefully remove the integument from the external gills and prepare the muscles beneath.

These consist of a series of subcutaneous slips, destined to move the external gills, and are possessed by all Perennibranchs.

They may in all cases be divided into three groups, adductors, levators and depressors, but the number and arrangement of the muscles comprising these groups differ in the different genera and species. The relations of these muscles in *Siren* may be made clear by reference to fig. 7 and may be given in tabulated form as follows :

	Origin	Insertion
Adductor branchiae I	Superior extremity of epibranchiale 2	Posterior superior surface of the 1 <sup>st</sup> external gill
Adductor branchiae II	Superior extremity of epibranchiale 3	Posterior superior surface of the 2 <sup>nd</sup> external gill
[The function of an adductor branchiae III is supplied by the pro-coraco-branchialis]		
Levator branchiae III	Superior extremity of epibranchiale 2, beside the origin of adductor branchiae I	Anterior superior surface of the 3 <sup>rd</sup> external gill
Depressor branchiae I	Ventral half of the posterior margin of epibranchiale 1	Posterior inferior surface of the 1 <sup>st</sup> external gill
Depressor branchiae II	Ventral half of the posterior margin of epibranchiale 2	Posterior inferior surface of the 2 <sup>nd</sup> external gill
Depressor branchiae III	Medial third of the posterior margin of epibranchiale 3	Posterior inferior surface of the 3 <sup>rd</sup> external gill

**Innervation.** The entire 2<sup>nd</sup> external gill, including its muscles, is supplied by a branch from the glossopharyngeus. The remainder of this region receives nerve supply from several fine twigs which come directly from the root of the vagus.

### 15. Systems of the Pharyngeal constrictor and the laryngeal muscles.

For the best results in the preparation of these parts, the entire thoracico-hyoideus, as well as the shoulder girdle, should be removed.

The muscles belonging to this group are six in number viz: two pharyngeal constrictors; one, a part of the constrictor system differentiated into a laryngeal muscle; and three genuine muscles of the larynx. The largest and most superficial of these runs from the back directly inwards, spreading itself out over the trachea. This is the dorso-trachealis. A narrow band on the anterior margin of this constitutes the dorso-laryngeus. The hyo-trachealis has a course and position similar to that of dorso-trachealis, but is smaller and forms a second and deeper layer. A pair of small muscles lying at the base of the larynx and extending downwards upon the trachea, form the depressor laryngis. A smaller pair superior to these, and lying upon the larynx are the two constrictores laryngis, while on the other (dorsal) side of the larynx are a similar pair, the dilatatores laryngis.

1) Dorso-trachealis (fig. 2, 6, 7 *d. tr.*).

Origin and insertion. In *Siren* this muscle is very large, completely covering the subjacent cucullaris. It arises from the fascia dorsalis and passes around the ventral surface of the body, its fibres diverging on the way. Of these fibres, the most superficial become gradually more and more divergent, and, attaining an anterior position, become the dorso-laryngeus, soon to be described. The remaining fibres, divergent and fan-shaped, are inserted into the ventral surface of the trachea, extending from the region of the heart to the larynx.

Innervation. The muscle is supplied by fibres from the main stem of Ramus recurrens vagi.

2) Dorso-laryngeus (fig. 7 *d. ly.*).

This muscle is best separated near the middle and the two portions reflexed. The origin, common with that of the preceding muscle, has been described. The fibres, however, soon take a different direction from those of the muscle from which it originated, and attaining finally a longitudinal direction, are inserted into the lateral process of the arytenoid cartilage of the larynx. The innervation, like that of the preceding muscle, is from the main stem of Ramus recurrens vagi.

3) Hyo-trachealis (fig. 7 *hy. tr.*).

The two preceding muscles may be lifted up and reflexed, thus exposing the entire hyo-trachealis.

The muscle arises from the middle third of the posterior border of epibranchiale 4, and is inserted by divergent fibres, as in the case

of the dorso-trachealis, upon the side of the trachea, directly beneath the insertion of the last-named muscle.

It is innerved by a recurrent nerve which branches from one of the vagus twigs supplying the external gills.

#### 4) Depressor laryngis (fig. 7 *dl.*).

This muscle arises from the connective tissue upon the ventral surface of the trachea along a diagonal line of origin which runs from the lowest point of origin, upwards and outwards. Its fibres are inserted into the connective tissue of the larynx between the two constrictores laryngis.

A long and very fine nerve issues from the 2<sup>nd</sup> branch of the Ramus recurrens vagi, runs transversely across the dorso-trachealis, and supplies the muscle in question. A very fine fibre continues upward and supplies the constrictor laryngis. According to FISCHER, this latter twig gives branches to the upper part of the dorso-laryngeus.

This seems hardly probable, not only because, after a most careful search, I have failed to find the branches in question, but also because the muscle receives a sufficient supply directly from the main stem of the Ramus recurrens and considerably lower down.

#### 5) Constrictores et Dilatores aditus laryngis (fig. 7 *c. a. l.*, also woodcuts p. 680).

These two muscles form a cylindrical band around the entire larynx. This band is divided by four tendinous raphés into four quarters, of which the two ventral ones (external in preparation) form the constrictores and the two dorsal (towards the oesophagus) the dilatores. At the superior border of this muscular band, the arytenoid cartilages are small, and enclosed by the four muscles which with their fibres form a complete circle, interrupted only by the raphés. Farther down, however, the cartilage sends out its broad lateral process, which usurps the place of the two lateral raphés, this being the relation of the parts throughout the greater portion of their extent.

a) Constrictores. These, the ventral pair, arise from the median raphé between them, and are inserted mainly into the ventral surface of the lateral process of the arytenoid cartilage, but also by their superior fibres and a few exterior fibres, into the lateral raphé between them and the dilatores. These small muscles are supplied by a very fine terminal branch of the Ramus recurrens.

b) Dilatores, musc. nov. Although these muscles form no

part of HENLE'S muscle of this name, I feel no hesitancy in calling them such, for the name applies exactly, while the dilatator of HENLE referred to the system of pharyngeal constrictors. The dilatatores form the inner half of the circumlaryngeal band and arise from a median raphé between them. Their insertion corresponds in every points with that of the constrictores, being, of cause, on the opposite side of the same structures.

Although I have not been able to find the innervation of the dilatatores, there can be no doubt that they receive their supply from the same source as the constrictores.

Note. In a dissection made since the above went to press, I was able to demonstrate a fine lateral twig, which branches from the nerve supplying the constrictors, curves around the larynx and supplies the dilatators.

For the mechanism of this system of intrinsic muscles, see the section on the larynx.

#### 16. Pterygo-maxillaris (figs. 1, 4, 5 *Pt. m.*).

Preparation. This muscle is subcutaneous at its insertion, but at its origin much deeper than all the other muscles. Its preparation, therefore, must be left to the last. After the removal of the hyoid apparatus, its entire inferior surface becomes exposed. Ramus palatinus facialis runs along the edge of the parasphenoid, near the origin of this muscle, while Ramus alveolaris issues from beneath it at its anterior border. The muscle should be completely cut away from its insertion and reflected, exposing somewhat more of the two nerves first mentioned.

Origin. It arises from a sharp ridge of the skull, between the articulation of the mandible and the antorbital process, as well as from the surface of the bones superior to this line, the parasphenoid and ethmoid.

Insertion. This is effected by direct fibres to the inferior angle of the mandible, also by two or three tendons to a ridge which runs transversely across the bone from that point.

Innervation. I have been able to demonstrate the innervation of this muscle only by serial sections and feel quite sure that I have found only a small and unimportant branch. The one I have found is a small branch issuing from the Ramus maxillae inferioris immediately after its exit from the cranium. This branch runs between temporalis and this muscle, giving branches to both.

The existence of this twig proves the source of its nerve supply and I am quite confident that later dissections will be able to demonstrate the existence of some large branch from the Ramus maxillae inferioris, which must reach the muscle from above.

### 17. Muscles of the shoulder-girdle.

Inasmuch as the shoulder-girdle lies so near to the visceral skeleton, many of the muscles of the upper extremity are intimately connected with some of those above described.

In order to assist in the interpretation of this difficult region, I subjoin a list of such shoulder muscles as fall under the province of this thesis.

1) Cucullaris (fig. 2 *cu*).

A thin, fan-shaped muscle, lying immediately beneath the dorso-trachealis, and completely covered by it. It arises from the dorsal fascia beneath the origin of the dorso-trachealis and is inserted into the external surface of the scapula near the middle.

2) Dorsalis scapulae (fig. 2 *d.s.*).

This muscle lies entirely upon the surface of the scapula and forms a conspicuous object in a dissection of this region.

3) Dorso-humeralis (latissimus dorsi) (fig. 2 *d.h.*).

From the Fascia dorsalis to the humerus; it lies behind the scapula and is in *Siren* very poorly developed.

4) Basi-scapularis (levator scapulae).

From the Os basilaris to the anterior margin and anterior superior angle of the scapula.

5) Thoraco-scapularis (serratus magnus).

From the ribs and musculature of the trunk, anteriorly to the under, inner side of the scapula.

### IV. Glandula thyroidea.

This enormous gland is exposed during the dissection of the muscles of the throat and can be best studied immediately after the removal of the genio-hyoideus (fig. 4 *Gl. Th.*). The gland is extraordinarily large and, although it is somewhat variable in different individuals, the following description gives, perhaps, the most usual relations.

It consists of five lobes, the most anterior one being medial, posteriorly from which extend diagonally two long lateral lobes.

Immediately behind these lie two small accessory lobes. The lateral lobes are slightly connected with the medial one by connective tissue, within which the glandular structure may also be continuous, while the accessory lobes are completely separated from the main mass. The medial lobe lies between the anterior ends of the two cerato-hyoidei externi. The lateral lobes follow the inner border of the same muscles, being partially covered by them. The two accessory lobes lie imbedded in the subcutaneous connective tissue, resting upon the main muscular mass of the trunk. Upon the ventral surface of the lateral lobes lies the hypoglossal nerve, which supplies in this position the genio-hyoideus.

In one specimen I found that the medial lobe failed completely, and that the two accessory lobes were connected with the lateral ones.

## V. Cranial nerves.

The majority of the cranial nerves have already been so completely and exactly described, that it would be superfluous to attempt a complete description here. I have selected for description, therefore, only those parts where previous investigation either fails or is not in accord with my results. For the rest, the reader is referred to the summary in BRONN, or to the original work of FISCHER, also to the diagrammatic plate here given. Nearly every statement given here I have repeatedly verified by means of the examination of serial sections, a method which, it must be remembered, was not in the hands of the earlier investigators of this subject.

### Trigeminus (figs. 9, red).

This important nerve takes its origin from the Gasserian ganglion (*G*) which lies in the cranial cavity partly behind the alisphenoid cartilage and partly behind the petrosal bone and auditory capsule; being blended posteriorly with the most anterior portion of the facialis ganglion, from which it receives a few elements.

The nerve passes through the alisphenoid at its thickest portion by three trunks, the most superior of which divides again almost immediately after its exit, thus making four main trunks. This peculiarity, before noticed in *Siredon* alone of all the Urodelans, is a fish-characteristic, and its occurrence among these two low Amphibians is perhaps a matter of considerable significance.

These four stem, as they leave the ganglion, pass into the same opening in the cranial wall, but the lowest branch, Ramus ophthal-

micus profundus, soon enters a cartilaginous canal and finally emerges by an opening of its own somewhat anterior to the others.

### I. Ramus ophthalmicus superficialis.

This rather small branch, wholly sensory in its function, forms, together with Ramus maxillae superioris, the first main trunk; separating from the latter almost immediately but still accompanying it as it runs forward. Between the temporalis and masseter muscles these two nerves run nearly together and first diverge as they emerge at the anterior border of the muscles, the R. ophthalmicus superficialis being the most superior. This nerve still continues forwards and a little upwards, resting upon the roof of the nasal capsule: it supplies the skin in the supra-nasal and ethmoidal regions.

### II. Ramus ophthalmicus profundus.

This branch, also sensory, is the lowest of the three primary divisions and runs through a cartilaginous canal before issuing from the skull. The nerve there lies in a groove, and close to the walls of the skull. Farther forward it rests upon the Ligamentum intermusculare anterius, where it may be easily prepared; runs behind the eye, and after resolving itself into two or three divisions, passes into the nasal capsule from behind. Its branches are as follows:

#### 1. Ramus ophthalmicus profundus minor.

This nerve branches from the main stem while resting upon the intermuscular ligament, and accompanies it as far forward as the eye. It sends off a few small lateral branches to the skin.

#### 2. Superior branches (Nervi supra-temporales).

These are several small branches which curve upward around the anterior border of the temporalis, and supply the skin which lies above that muscle.

#### 3. Nervus nasalis externus.

This rather large and important branch curves around the anterior side of the eye, enters the nasal capsule from behind and courses along the inner wall of its outer wing.

#### 4. Nervus communicans ophthalmicus.

This branch runs inwards and downwards, meeting the N. communicans maxillaris, with which it unites to form the N. nasalis internus.

5. Terminal branches (*Nervi ophthalmici anteriores*).

While within the nasal capsule, the main nerve resolves itself into smaller branches, so that upon emergence from the anterior end of the capsule it presents the appearance of a bundle of small nerves.

By the above description the complexity of the trigeminus becomes apparent, making it the more remarkable that FISCHER, who for the most part, gave such complete descriptions of the Urodelan nerves, should content himself here with merely saying: „Es dürfte überflüssig sein, die Formen des Trigeminus bei *Siren* und *Amphiuma* näher zu beschreiben. Sie stimmen mit denen der eben abgehandelten Gattungen . . . . . so genau überein, dass man die von ihnen gegebenen Beschreibungen als für die ganze Gruppe der Perennibranchiaten und Derotremen gültig betrachten kann“ (J. 132).

III. *Ramus maxillae superioris*.

This nerve arises in common with *Ramus ophthalmicus superficialis* as the first of the three primary roots. The two pursue a similar course as far as their emergence from beneath the muscles. This takes place at the anterior borders of the temporalis and masseter muscles, where the *R. ophthalmicus superficialis* is superior and the *R. maxillae superioris* inferior.

Immediately after its emergence, this latter nerve sends off an important branch, the *N. communicans maxillaris*.

This branch passes downwards and inwards, finally uniting with the *N. communicans ophthalmicus* to form *N. nasalis internus*.

The main nerve there gives off several cutaneous branches and curves downwards and forwards, being distributed to the skin of the upper lip.

The farther fate of *N. nasalis internus* will be followed in the section upon the nose.

IV. *Ramus maxillae inferioris*.

This is a mixed nerve, containing both sensory and motor fibres. It originates as the central one of the main divisions of the ganglion, crosses the *R. ophthalmicus profundus*; thence passes gradually downward through the fibres of the masseter, and finally reaches the mandible. When in this position, it has cast off all its muscular elements, and now, as a purely sensory nerve, it runs along the mandible in company with *R. mandibularis facialis*, as far as the symphysis.

It gives off the following branches:

1) While passing between temporalis and masseter, it sends

- upward several small muscular branches to supply the temporalis.
- 2) The largest of the above branches supplies also a part of the pterygo-maxillaris.
  - 3) A large branch runs outward into the masseter.
  - 4) A recurrent branch, the largest of all, runs backward through the substance of the masseter. This in turn gives off an important branch which passes through the mandible between MECKEL'S cartilage and the Os dentale, and supplies M. intermaxillaris anterior.
  - 5) The main nerve, in its mandibular position, breaks up into small branches which supply the integument of the lower lip.

### **Facialis and Acusticus** (fig. 9, green).

The facial and acoustic nerves arise from a common ganglion which forms a long, semicylindrical roll, running along the inner side of the Os petrosum and extending from its posterior origin in the medulla, as far forward as the Gasserian ganglion with which it blends. From this ganglion two acoustic trunks pierce the auditory capsule and supply the ear while two facialis trunks pass through the cranial walls. The anterior auditory and posterior facialis trunks are blended at their origin thus making it seem as if only three trunks issued from the ganglion.

### **Acusticus** (fig. 9, green, diagonal lines).

As before stated the acoustic elements are supplied by two trunks, the posterior passing into the ear at the posterior end of the ganglion while the anterior, blended at its origin with the posterior trunk of the facialis, soon separates and reaches the ear as described below under N. facialis.

### **Facialis** (fig. 9, green).

Posterior trunk. This trunk, containing also acoustic elements, passes from the ganglion through a long, mainly osseous canal in the petrosal bone, directly beneath the auditory capsule. During this passage, the acoustic elements separate themselves and boring upward through the floor of the ear capsule, form the anterior acoustic trunk.

The facial elements pass outwards and then forwards, appearing at the upper anterior angle of M. digastricus. They then divide into

the two main branches — *Ramus jugularis* and *Ramus mandibularis*.

**Anterior trunk.** This trunk is given off after the blending of its ganglion with the Gasserian and consequently contains elements derived from both. It issues from the skull by a comparatively small opening in the petrosal, almost covered by the quadrate and comes out at the floor of the skull, near the edge of the parasphenoid. Almost immediately after its exit it divides into *Ramus palatinus anterior* and *R. alveolaris*.

**I. *Ramus jugularis*.** Several muscular branches to the digastricus are given off from this nerve where first without the cranium. It then passes downwards between digastricus and pterygo-maxillaris, running at first somewhat backward and then directly forward. After passing in a curve around the latter muscle it divides into two branches which spread over the surface of intermaxillaris posterior, supplying it with nervous impulse.

**II. *Ramus mandibularis*.** This branch is wholly sensory. It passes behind and around the quadrate bone to the side of the mandible, where, in company with *R. maxillae inferioris V*, it runs as far as the symphysis. It supplies sensation (in part) to the lower lip.

**III. *Ramus palatinus anterior*.** This nerve, also sensory, is small in *Siren* and simple in its course. Having at its origin attained the outer edge of the parasphenoid, it remains in the same relation to this bone, running directly forward immediately beneath the palatal mucous membrane, until it reaches the posterior end of the nasal capsule. It then curves around the parasphenoid and lies at the base of the capsule, just beneath *N. nasalis internus*.

**IV. *Ramus alveolaris*.** This nerve, shortly after its separation from the preceding *Ramus*, divides into two nearly equal branches. One of these runs backward, supplying the palate in this region. As it is nearly as large as the *R. palatinus anterior* and similar in function, it certainly merits the name of *Ramus palatinus posterior*. The other of the two branches runs forward as *R. alveolaris proprius*. This runs forwards and downwards across the articulation and reaches the inner side of the mandible. In spite of the definite statement of FISCHER to the effect that it enters a foramen in the mandible, I have been able, neither by dissection nor by serial sections, to demonstrate such a course. On the

other hand repeated trials of both means of investigation have plainly shown that the branch runs along the inner side of the mandible, close to its surface but without entering the substance of the bone.

The nerve is sensitive in its function and supplies the inner mucous membrane of the lower lip.

**Vagus** (fig. 9, blue [glossopharyngeus also blue]).

The only difference between FISCHER'S results and mine with respect to this nerve, lie in the region of the Ramus recurrens. I have given, therefore, several figures demonstrating my conclusions. The main differences, it will be noticed, are 1) that the dorso-trachealis is supplied by this branch, while 2) the hyo-trachealis is not, but by a separate twig from one of the gill branches.

The description of the terminal branches of all nerves lying in the nasal region is left to be treated in the section on the nose, q. v.

## VI. The larynx.

**Position.** The larynx is situated in the triangular space formed by the parting of the gill arches of the two opposite sides, commencing at the posterior end of basibranchiale 2, and extending nearly as far backwards as the posterior limit of the gill arches, at which point it gradually passes into the trachea. It has the shape of a cylinder or tube, of nearly the same diameter throughout, mainly muscular although containing also cartilaginous and connective tissue elements.

In the centre of this muscular cylinder lies the lumen of the air-passage, lined with columnar ciliated epithelium, its shape in transverse section being cylindrical in the tracheal region, gradually becoming pyriform, then oval; and finally in the anterior portion of the larynx, it becomes a narrow slit, extending dorso-ventrally, opening at last into the ventral wall of the oesophagus.

The space between this lumen and the muscular walls of the tube is filled by dense connective tissue, the same structure being continued anteriorly where the other structures fail, and posteriorly, where it forms the main body of the tracheal walls, containing within its substance the cartilaginous elements.

**Cartilages** (fig. 10). The cartilages are four in number, an anterior pair, the arytenoids, and a posterior pair, the cricoids. The

anterior pair are hyaline in structure, long and rather narrow, pointed at the upper end and broad at the base, where they meet the cricoids. Upon the external border of each, near the base, is a hook-shaped process which gives attachment to the dorso-laryngeus muscle. The posterior pair are composed of fibro-cartilage, and are semi-cylindrical in shape, the dorsal edges of the two sides being contiguous, while the ventral edges leave a narrow space between them, filled by dense connective tissue. The hyo-trachealis inserts its uppermost fibres into the lateral surface of these cartilages.

**Muscles.** These are five in number, three being extrinsic, moving the larynx as a whole, and two intrinsic, being the several elements into which the muscular tube may be divided. The muscles are as follows:

Extrinsic muscles	{	dorso-laryngeus
		hyo-trachealis (partim)
		depressor laryngis
Intrinsic muscles	{	constrictor aditus laryngis
		dilatator aditus laryngis.

These have already received a full anatomical description in section III, q. v.

#### Mechanism of the intrinsic laryngeal muscles.

As in this animal no vocal chords have been developed, the office of these muscles consists in merely regulating the laryngeal lumen.

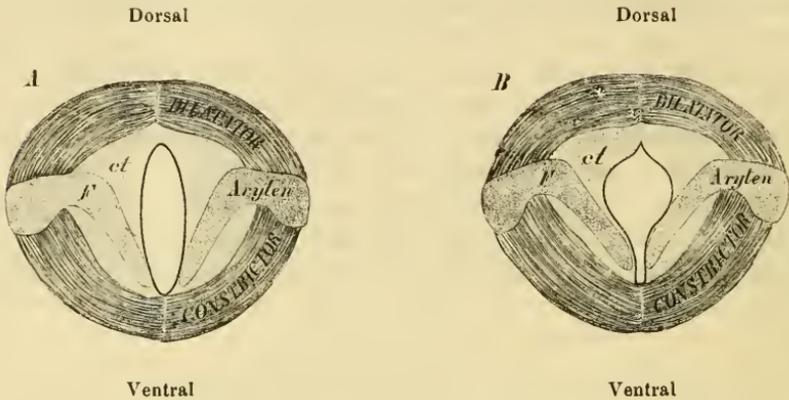
In the most anterior portion of the larynx, the muscles form a complete circle, the cartilaginous elements failing.

Here the action is merely that of a sphincter, regulating the elasticity of the enclosed connective tissue (*cf.* in the figure) by increasing or decreasing the pressure. In the main body of the larynx, however, the lateral muscular raphés are replaced by the arytenoid cartilages, and the principle of the lever is substituted for that of the sphincter. The accompanying figures (I A and B pag. 680) show how this lever action is accomplished.

The fulcrum of the lever may be represented by the point *F*. When the dilatators work, the power arm is drawn up and the weight arm down, thus increasing the distance between the ends of the two lower arms. This in the position at A. At B the opposite effect is produced by the working of the constrictors. In conceiving of this action, however, one must remember that the figures

are transverse sections and that in reality the inner arms are the longitudinally extended inner edges of the arytenoids. The motion,

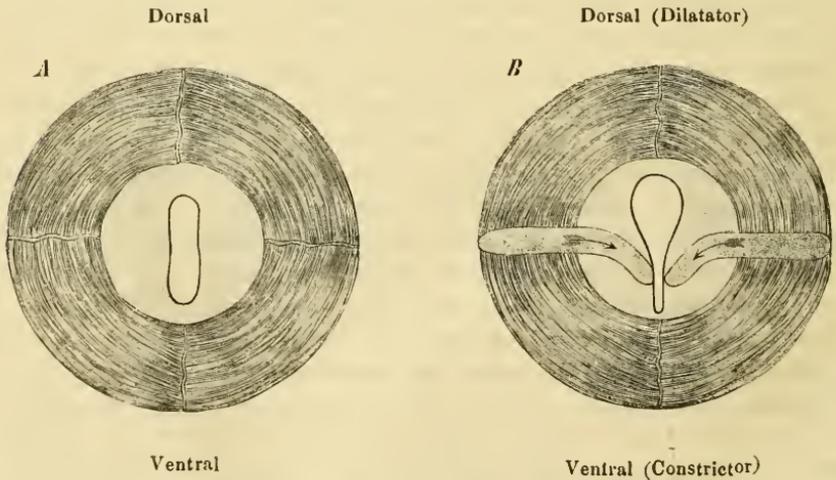
Woodcut I.



accordingly, is that of a partial rotation of longitudinally extended cartilages about their larger axes rather than that of simple rods as would appear from the figure.

The primordial type. While studying the above relations I became convinced that we have here an unusually primitive larynx, which may give a clew to its phylogenetic origin. The accompanying figures, (II A and B) are diagrammatic transverse sections taken from

Woodcut II.



the adult larynx in its two regions, A being the region of the sphincter action and B that of the lever. These may be also taken to represent

two stages of phylogenetic development, the stage of the sphincter being the earlier.

If we compare this stage with the next, we find the arytenoid cartilage in B occupying the position of the lateral raphés in A.

It appears, in fact, as if the raphé had been replaced by the cartilage, a theory which is certainly reasonable, and which, if we accept it, leads us to the following statements regarding the origin of certain laryngeal parts.

1) The primordial larynx consisted of a simple muscular tube, divided into four quarters by tendinous raphés, and enclosing the air-passage, the size of the lumen of which it regulated by a sphincter action. The muscular tube itself may be considered as a derivative from the system of pharyngeal muscles.

2) The arytenoid cartilage arises as a chondrification of the lateral raphés of this primordial muscular tube, the action being changed thereby from a sphincter motion to that of a lever, a relation which persists throughout all the higher Vertebrates including man.

This chondrification is to be considered as having arisen laterally in the raphé, the process continuing towards the centre in the direction of the arrow. The change of action has thus been gradual and probably accidental, becoming first advantageous as a lever action when the cartilage projects from the ring into the interior.

Of course, as we may scarcely hope to find a more primitive larynx than that of *Siren*, we must turn from phylogenesis to ontogenesis, and seek in the embryology of this and allied animals, the confirmation or refutation of the preceding. Unfortunately *Amphiuma* is the only one of the lower Urodelans, of which, at the present time, we possess embryonic forms, and that, perhaps, is too specialized an animal to yield conclusive results.

The cricoid cartilage, from its fibro-cartilaginous structure, as well as from its shape and position, may be apparently considered as a portion of the primordial connective tissue, which anteriorly lies between the muscular ring and the lumen of the tube, and which, below the region of this ring, has secondarily taken upon itself cartilaginous elements, as with the tracheal cartilages. In other words, it is the first of the series of tracheal elements, employed in the service of the larynx, but which even in man bears a close resemblance to the tracheal rings immediately succeeding it. With regard to the

relative age of the laryngeal and tracheal cartilages, WIEDERSHEIM has already declared that: „Die in diesem Kehlkopfgerüste auftretenden Knorpel sind als die phyletisch ältesten hyalinen Stützelemente des gesammten Respirationsapparates zu betrachten. Die Knorpel-elemente der Trachea und der Bronchien, welche phyletisch jüngere Bildungen repräsentiren, sind offenbar erst in Folge einer allmählichen Verlängerung des Luftrohres und der daraus folgenden Nothwendigkeit, durch Stützelemente ein präexistirendes Lumen zu gewinnen, entstanden“ (T. 290).

With reference to the primordial muscular ring, although unfortunately, upon purely theoretical grounds, one may be permitted to suggest that the connective tissue raphés may represent more primitive myocommata and that the arytenoid cartilages were originally gill arches, the medial portions of which still persist as the peculiar branching processes at the posterior end of the 2<sup>nd</sup> basibranchial. The fact that these processes exhibit great individual variation is an indication of a previous functional significance. I hope later to find opportunity to investige these points, and may eventually be in a condition to offer something more than theory regarding them.

## VII. The Nose.

### A. The Nasal Capsule.

**Preparation.** On account of the rarity of this animal a detailed anatomical account of the nose and its capsule has never been given.

CUVIER, the first investigator of the subject, describes and figures with great care, the bones of the skull, but as he undoubtedly worked only with macerated specimens, the delicate cartilaginous parts are not given.

From that time on, no one attempted anything farther in this direction until 1877 when WIEDERSHEIM, although being able to obtain but one specimen, described and figured both the osseous and cartilaginous parts of the skull. With regard to the nasal capsule, however, he says: „Nirgends machte sich mir der Mangel an genügendem Material so sehr fühlbar, wie bei der Darstellung der direct unter der Haut gelegenen, kolbig aufgetriebenen Nasenkapseln.“ Then follows a partial description of the nasal cartilage as far as could be made out by a macroscopic preparation of this difficult part, at the close of which he says, referring to a figure: „Auf dieser Abbildung ist die

Ausdehnung der Nasenkapsel nur mit punktirten Linien angegeben, und zwar finden sich zwei Reihen derselben im hinteren Bereiche, um damit anzudeuten, dass ich über die Anheftung der hinteren Circumferenz des Riechsackes nicht ins Klare gekommen bin. Es mögen dies Andere sicherstellen“ (P. 28).

The task which he suggested in these last words, I have here undertaken, using the following methods for my investigations.

I first attempted several macroscopic preparations, which, however, owing to the intimate adhesion of the skin and connective tissue to the capsule, gave only a partial success. I then prepared a series of microscopic sections from which I made several reconstructions on checked paper by means of measurements with a micrometer eye-piece, drawing the capsule from several aspects. Finally I constructed an enlarged card board model from the sections. From the results obtained by these several methods, which were quite in accord with each other, I constructed the drawing used in the somewhat diagrammatic figure 11, which represents the entire nasal region as seen from above. In this, the capsule of the right side is drawn free from the other parts, but in its proper relative position, while on the left its relations to the skull are shown. The aspect of the capsule from the external side is given in the figure of the cranial nerves.

Shape. The capsule is irregularly oval in shape, with a long narrow process extending directly backward, and a lateral posterior wing. In a general way it may be said to form the roof of the nose only, although at the front and in places along the sides it is curved downward and a little inward. An inferior process runs outward from the anterior exterior corner, curving around the anterior nasal aperture and projecting laterally a little farther than the capsule itself. The anterior nasal aperture is thus nearly surrounded by cartilage. At the anterior inner corner the cartilage forms a sheath for the *R. ophthalmicus profundus*, which issues from it. Above, the central portion of the capsule fails, leaving an irregular opening which is filled in by connective tissue. There is a small foramen in the lateral wing, through which runs the *N. nasalis externus*.

Relation to the skull. The nasal cartilages lie on either side of the anterior rostrum of the skull, their inner edges being adjacent to the praemaxillary, frontal and ethmoid bones. The last-named bone completely surrounds the posterior process of the capsule, this being demonstrable only by sections. The cartilaginous internasal septum lies between and just inferior to the capsules of the two

sides, but unlike the case of *Siredon*, is entirely distinct from them. This septum possesses on either side a posterior lateral process, which is imbedded in the substance of the ethmoid, in the same manner as are the posterior processes of the nasal capsule.

### B. Cavity of the nose.

The nasal cavity of *Siren* shows an exceedingly complex structure, being in that respect very unlike that of the other Perennibranchs, and reminding one of the complex cavity of the *Gymnophonia*. The relations of these parts are best shown by a series of cross-sections through this region, the most essential of which I have figured in fig. 12 A, B, C.

Commencing at the posterior end of the cavity, the posterior nares open almost directly upward into a large oval posterior chamber, a little flattened from above downwards. From the walls of this chamber, a series of radial partitions extend inwards towards the centre, between which smell-buds are situated (fig. 12 A).

These partitions, composed of connective tissue, are thin, and bear at their edges several rather crowded rows of columnar epithelium which serves to protect the sensory cells of the smell-buds. A section taken a little farther forward (fig. 12 B) shows a gradually extending shelf or partition which originates at the lateral inferior angle of the cavity and anteriorly extends more and more upwards and inwards towards the opposite side, until it has effected a complete separation of the cavity into a principal superior, and an accessory inferior cavity. Of these the inferior, which is the smaller, extends a little farther forward, forks and ends blindly in a sort of double sack. A section taken in the region of this last division shows three nasal cavities, distinct from one another (fig. 12 C). The superior chamber, which is the principal cavity, continues forward, and at the anterior end, communicates with the exterior by the external nasal opening.

In the general figure of the nasal region, I have indicated by transverse lines the regions from which the several sections (fig. 12 A, B, C) were taken.

I will take occasion to mention here several interesting points described by former investigators, which are necessary for the complete description of the nasal cavity. FISCHER (J. 114) describes a system of three valves situated at the internal nares, which serve to direct the stream of water backwards.

A small muscle serves to draw back one of these valves, thus giving the animal the power of expiration.

LÉON VAILLANT (O. 315) describes a small muscle of the external nasal opening under the name of *abducteur de la mâchoire supérieure*, which surrounds the nares and is inserted into the ossicle at the side of the praemaxillary (CUVIER's rudimentary maxillary). This muscle I have not been able to find, which may perhaps be due to a very imperfect series of sections of this region. FISCHER, however, states an equally negative result. With regard to the ossicle first mentioned, it has been spoken of only by the two authors just named, CUVIER and LÉON VAILLANT. If it be as given in CUVIER's figure (*E*), it closely resembles the maxillary of *Siredon*, which in the Axolotl form is nearly as rudimentary, becoming of much more importance in the transformed Amblystoma. Owing to the failure of several sections in this region, I have been unable to investigate it.

### C. Comparative study of the nasal cavity.

The complex relations above described are essentially different from those met with among the other Perennibranchs, and as long as we assign to *Siren* the low position generally given it by the systematists, they remain totally aberrant and unaccountable. But if we consider it a degenerate larval form of a once higher animal, we find that the perplexities are only such as are always met with in the case of degenerate types which, wandering back into a lower class, have yet retained many traces of their once higher development.

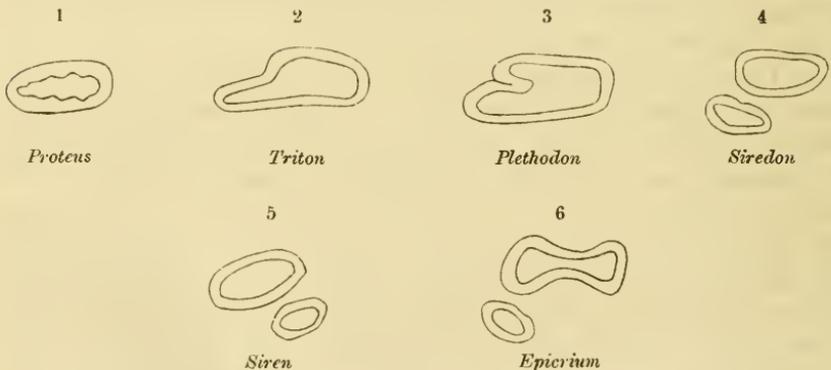
Accordingly, if we do not attempt to compare the nose of *Siren* with those of the externally similar *Proteus* and *Menobranchus*, but seek for analogies among the higher Urodelans, we will find essentially similar relations. As a type of the simplest Amphibian nose we may take *Proteus* or *Menobranchus* where the cavity is in the form of a simple depressed oval, without outward folds or accessory cavities. The structure here is fish-like, the mucous membrane still exhibiting Schneiderian folds. The next stage may be found in *Triton*, where, lateral to the principal cavity, we find an accessory chamber extending into the maxillary region, very much depressed but possessing a lumen and lined with olfactory cells. In *Plethodon*, *Spelerpes*, and allies, at the superior boundary between the principal and accessory cavities, a partition projects into the interior, making the separation of the two cavities more pronounced. *Siredon* represents the next stage

where anteriorly the lateral partition has effected a complete separation between the two cavities.

*Siren* exhibits a slight variation from the stage represented by the Axolotl. Here the accessory cavity lies medially instead of laterally with respect to the main chamber. Anteriorly, also, the accessory cavity is again divided and ends in a double blind-sack. The medial position of the accessory cavity would represent, according to the SARASINS, a more primitive condition, inasmuch as they have shown in the embryology of *Epicrion* that the accessory nose lies originally medial, and by a secondary torsion arrives at its lateral position.

The matter, however, may hardly be considered solved, and until we know more of the embryology of the Urodelans on this point, we cannot express a decided opinion. The fact that in this form the anterior end of the accessory cavity is forked, I consider of minor significance.

The progressive steps in complexity in the Amphibian nasal cavity may be represented by the following diagrams, each representing a cross-section through the left nasal cavity of the respective animal, the medial side being towards the right.



This subject has been treated and a similar series presented in the fourth volume of the work by the Drs. SARASIN in the Ceylonese Gymnophiona. Although the phylogenetic series given by them corresponds almost completely with mine, I will yet present the above, partly because I had prepared it previously to the appearance of the volume just cited, and partly because of the addition of the most unimportant links which *Siren* and *Siredon* present. The conclusions which the Drs. SARASIN reach, that the accessory cavity is the homo-

logue of JACOBSON'S organ of the Reptilia, and that we have here several stages in its phylogenetic development, seem to me highly probable. I hope soon to be able to present the results of farther researches upon this line, which may add to the knowledge of JACOBSON'S organ, it being also not unlikely that by such investigation added light may be thrown upon the phylogeny of the Amphibians.

#### D. Intermaxillary Glands (fig. 12 A, B, C *Gl.*).

Intermaxillary space. *Siren* possesses a true intermaxillary space which lies between the two ethmoids, the internasal septum forming its floor, and the anterior processes of the frontals its roof. It forms a continuation of the brain-cavity and may be said to commence at the point where the olfactory nerves enter the nasal capsule.

The cavity is flattened cone-shaped, thus being always oval in cross-section. Anteriorly the cavity is demonstrable beyond the accessory nasal cavities, the section given at C (fig. 12) being near its anterior limit. The cavity is not as large as the space between the bones would permit, but a considerable portion of the space is filled by loose connective tissue, in addition to which there are, at the anterior end, several layers of pigment cells, lining the cavity. The histological conditions thus give the impression that a secondary filling-up of a formerly larger cavity has taken place.

Glands. In the posterior part of the nasal region, at the point where the olfactory nerve enters the capsule, there appear several scattered glands, which lie between the nasal mucous membrane and the ethmoid bone, partially surrounding the deep ophthalmic nerve. Anteriorly they increase in number, and as the ethmoid bones gradually diminish in size, the glandular masses of the two sides approach one another. At the point shown in C (fig. 12), the glands reach the intermaxillary space, and by means of a few scattered glands found in the space itself, form a nearly continuous mass from one side across to the other.

More anterior to this place, the intermaxillary space is obliterated and the glands are again confined to the sides, extending however only a short distance beyond the point where the two sides connect. Histologically the lateral glandular masses and the scattered glands of the intermaxillary space are identical, appearing like the true intermaxillary glands of the terrestrial salamanders and bearing no resemblance to the glands of BOWMAN.

They are plainly intermaxillary glands which have wandered out

of their original position and have been employed in the service of the nose. This seems a convincing and unexpected proof of the earlier terrestrial life of this animal.

At an earlier period it must have possessed a well-formed intermaxillary space furnished with glands which had the usual function of moistening the oral mucous membrane, when the animal changed to a wholly aquatic life, the former function of these glands became superfluous, and they disappeared with the exception of such as, with a change of function could still be advantageous to the animal. The intermaxillary space, not being farther needed, is in process of retrogression, becoming gradually filled with connective tissue, the few glandular cells remaining, giving evidence of its former functional development. This view concerning the significance of the nasal glands receives farther support from the fact that similar glands are found in the Axolotl, exactly resembling those of *Siren* in position and structure. These glands, in a transformed specimen (*Amblystoma weismanni*), were found by WIEDERSHEIM to have greatly increased in number, and extended medially until they met and filled the intermaxillary space. He says: „die beim Axolotl kaum in Spuren vorhandene Glandula intermaxillaris ist bei *Amblystoma weismanni* zu einem stattlichen, das ganze Cavum internasale erfüllenden Organ geworden, dessen physiologische Bedeutung für die Salamandriden überhaupt ich an anderer Stelle (in: Zeitschr. für wiss. Zool., Bd. 27) klargelegt habe“ (R. conclusions). With regard to the present function of the persisting nasal glands we can only conjecture:

That they perform some very important service, is evident from their high development, and that this function is peculiar to *Siren*, is shown by the fact that no trace of such glands is found in the other Perennibranchs.

Farther investigation of this point seems only possible by physiological experiment upon the living animal.

#### E. Histology of the nasal mucous membrane.

Under this head I wish merely to note the histological structures in the different parts of the nasal cavity. As BLAUE has supposed, after the analogy of other allied forms, well-developed smell-buds occur throughout the greater extent of its surface.

Particularly noticeable is this structure in the posterior portion, where the buds lie between the lateral folds, these latter being very thin and serving merely as partitions between the several buds,

causing no increase of the sensory surface. The large lateral partition which separates the two cavities, bears no smell-buds, being covered simply with columnar ciliated epithelium and olfactory cells.

In the region of this partition, the smell-buds are confined to the roof of the cavity and are not well separated from each other. Farther forward, in the main cavity as well as in the accessory cavities, there are no well formed smell-buds, but the entire extent of surface appears to be covered by olfactory cells, interrupted only irregularly and occasionally by partitions of connective tissue, similar to those in the posterior portion.

#### F. Nerves of the nasal region.

The nerves found in the nasal region are the following:

- |                                       |            |
|---------------------------------------|------------|
| 1) Olfactorius . . . . .              | I.         |
| 2) Ramus ophthalmicus superficialis   | } . . . V. |
| 3) Ramus ophthalmicus profundus       |            |
| 4) Nervus nasalis externus            |            |
| 5) Nervus nasalis internus            |            |
| 6) Ramus palatinus anterior . . . . . | VII.       |

Their general position is indicated by the section C, fig. 12, and their distribution by the diagram of the nasal region, fig. 11.

A detailed description is as follows.

1) *Olfactorius*. The olfactory nerve enters the capsule through a large foramen in the ethmoid bone. Its fibres take a direction almost laterally outwards from the brain, thus lying nearly at right angles with the other nerves which lie near it.

2) This nerve rests upon the roof of the nasal capsule without entering it. It supplies the skin of this region by small branches, the main stem continuing to the rostrum.

3) The deep ophthalmic nerve enters the capsule at its posterior border, and runs first underneath its roof, separated from the preceding only by the cartilage. Anteriorly it passes through the cartilaginous sheath above described, and appearing here as a brush of fine fibres, becomes the principal nerve of sensation to the rostrum. In the posterior third of its intracapsular course, it runs in intimate relation to the olfactory from which it can generally be easily distinguished by the direction of its fibres. In the anterior two thirds it is surrounded by the intermaxillary glands.

4) This nerve, directly as it separates from the deep ophthalmic,

runs outward and passes within the capsule at the posterior edge of its lateral wing. As it enters the capsule it sends off a small superior branch. The main nerve runs beneath the wing but a short distance, issuing soon through a small foramen already described. It is then distributed to a small portion of the front and side of the lip, anterior to the distribution of the superior maxillary nerve.

5) This nerve is formed by communicating branches of the deep ophthalmic and superior maxillary nerves. Soon after its formation it sends a small branch inward which anastomoses with the anterior palatine branch of the facialis, which thus, at its final distribution, contains trigeminus elements. The nerve then follows the edge of the internasal septum, lying between the nasal mucous membrane and the walls of the skull. It is accompanied here by the anterior palatine branch which runs immediately below it, and by the deep ophthalmic branch which lies considerably superior to it.

It is here also intimately associated with the branches of the olfactory nerve and is undoubtedly identical with the somewhat doubtful branch which FISCHER has described in *Siredon*, which, according to his description, branches from the deep ophthalmic and anastomoses with the olfactory. This is does not do in *Siren* at least, but pursues a direct course forward among the intermaxillary glands, and finally issues from the large anterior foramen in the nasal capsule, together with the terminal branches of the deep ophthalmic, having a like distribution to the skin of the rostrum.

6) This nerve, near the posterior limit of the nasal cavity, curves upwards and outwards in order to reach the edge of the internasal septum. At this curve it receives the auxillary branch from the external nasal.

From this point it runs in a straight line to the rostrum, where its terminal fibres are distributed.

---

From the above description of the nerves of the nasal region, it will be noticed first that the nerve supply to this region is exceedingly rich, and secondly that nearly every branch is focalized at the rostrum or projecting portion of the upper lip. This organ must be highly sensitive and serves doubtless as a special tactile apparatus to guide the animal while in the mud and dirty water at the bottom of stagnant pools.

This organ, as well as the highly developed nose, is doubtless compensatory for the imperfect vision.

### Conclusions.

I will add here, for the convenience of the reader, a brief summary of what seem to me the most important points brought out in the preceding paper.

I. The trigeminus nerve possesses four main branches instead of the customary number of three. The occurrence of four is well known to be a characteristic of the fish, but up to the present time has been demonstrated in only one animal above them, *Siredon*, which in many other ways has been shown to curiously correspond with *Siren*. Excluding the fish, and these two amphibians, variation from the number three is unknown.

II. The larynx exhibits, anteriorly, a remarkably typical form. It consists of a tube of circular muscular fibres, interrupted dorsally, ventrally and laterally by four raphés of connective tissue, being thus divided into four quarters. More posteriorly two lateral cartilages, the arytenuoids, occupy the place of the lateral raphés, thus modifying the simple condition. After a study of the above relations it seems apparent that the anterior portion, with its simple muscular tube, represents an older phylogenetic form and that the cartilage, appearing as it does in the place of the lateral raphés, is a condition acquired later.

Granting this as a reasonable hypothesis, the following deductions may be drawn:

- a) That the primitive larynx consisted of a muscular cylinder, without cartilage, enclosing the passage to the lungs. The muscular action was that of a sphincter.
- b) That the muscular cylinder is a direct derivative from the system of pharyngeal constrictors, or more primitively, from the muscular layer in the walls of the alimentary canal.
- c) That the arytenuoid cartilages arose through chondrification of the lateral raphés, the process commencing within the thick muscular walls and advancing toward the centre.
- d) That at the moment when the growing cartilages projected from the inner walls of the tube, a lever action was gained, which, being of advantage to the animal, was continued until it reached the stage shown in the medial portion of the larynx

of *Siren*. To effect this action, the dorsal half of the tube acts as a dilatator and the ventral half as a constrictor of the laryngeal lumen.

- e) The sphincter action has gradually retreated before that of the more practical lever, until it is retained only in a certain region (*Siren*), or has disappeared entirely (higher animals).

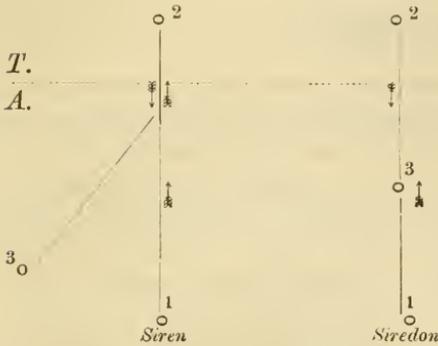
III. The anatomical relations of the nasal region have been worked out in detail and are shown in fig. 11, and in the sections fig. 12, A, B, C. The principal points of interest which may be claimed as new are the following:

- a) The nasal capsule forms merely a roof for the protection of the sense organ beneath. It is oval in shape with a lateral wing and exhibits a large irregular foramen near the centre. The anterior inner corner forms a sheath for the protection of several important nerves.
- b) The nasal cavity consists of a main and an accessory cavity. This latter lies medially and inferior to the other, communicates posteriorly with the main cavity and ends anteriorly in a double blind sack. A transverse section taken through the region of this double sack (fig. 12 C) displays three nasal cavities, separated from one another.
- c) A well-developed intermaxillary space is present. It shows, however, a retrogression from an originally larger cavity, being partly filled up with loose connective tissue.
- d) Intermaxillary glands occur and lie in two lateral groups mostly at the sides of the intermaxillary space, the position they occupy in the larval form of *Amblystoma weismanni*.

A few remains of glands are seen to occupy the intermaxillary space itself.

IV. With regard to the phylogenetic relations of *Siren*, I am fully convinced that it has once possessed a terrestrial existence and been driven back to an aquatic life during the struggle for existence, similarly to the case of the Axolotl. Like the Axolotl it may be considered a larval form of a Salamandrid, but unlike the Axolotl, which has simply repressed the later stages and represents still a fairly typical larva, the *Siren*-form has been modified by the influence of external conditions during a much longer period of time, and thus no longer represents a simple larva but a degenerate and modified one.

If I might compare the conditions of the two animals by a diagram it would be somewhat as follows:



In this diagram, 1 represents in each case the ancestral perennibranch, 2 the successful terrestrial form and 3 the modern form.

The dotted line represents the boundary between aquatic and terrestrial life (*A. T.*). Whether *Siren* could, at the present day, under favorable conditions, be again transformed into its former terrestrial form, as in the case of the Axolotl, must be settled by experiment. From the anatomical side, however, it looks extremely doubtful.

The facts upon which the above conclusions are based, are as follows:

- a) That *Siren* possessed formerly a terrestrial life, we have the facts of numberless correspondences in anatomical structure with that of *Siredon*, and particularly the occurrence of inter-maxillary glands.
- b) That it is at present more degenerate than *Siredon*, may be concluded from the greater proportionate length of the body, the head having similar proportions; the absence of hind limbs; and the relation of the cartilaginous elements in the nose, which shows the nasal capsules separated from the internal septum.

### Bibliography.

---

- A) ALBRECHT, P., Beitrag zur Morphologie des M. omohyoideus und der ventralen, inneren Interbranchialmusculatur in der Reihe der Wirbelthiere, Kiel 1876.
- B) BLAUE, JULIUS, Untersuchungen über den Bau der Nasenschleimhaut bei Fischen und Amphibien, in: Archiv für Anat. und Physiol., Anat. Abtheil., 1884.
- C) — — (Preliminary communication concerning the above), in: Zool. Anzeiger, 5. Jg., No. 127.
- D) BRONN, H. G., Klassen und Ordnungen des Thierreiches. (Amphibien von C. K. HOFFMANN.)
- E) CUVIER, GEORGE, Recherches sur ossements fossiles, Tome 10.
- F) — — Sur le Siren lacertina, in: Bull. d. Sc. par la Soc. Philomat., Tome 2.
- G) DOGIEL, ALEX., Ueber den Bau des Geruchsorganes bei Ganoiden, Knochenfischen und Amphibien, in: Archiv für mikrosk. Anat., Bd. 29.
- H) DUGES, ANT., Recherches sur l'ostéologie et la myologie des Batraciens, 1834.
- J) FISCHER, J. G., Anatomische Abhandlung über die Perennibranchiaten und Derotremen, 1864.
- L) HUMPHREY, G. M., Muscles and nerves of *Cryptobranchus japonicus*, in: Journal of Anat. and Physiol., Vol. 6, 1872.
- M) SARASIN, D<sup>rs</sup> PAUL und FRITZ, Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon (*Gymnophiona*), 4. Heft, 1890.
- N) VAN WIJHE, JAN, Over het visceralskelet en de senewen van den kop der Ganoiden, Leyden 1880.
- O) VAILLANT, LÉON, Anatomie de la Sirène lacertine, in: Annales des Sciences Naturelles, 1863.
- P) WIEDERSHEIM, R., Das Kopfskelet der Urodelen, in: Morph. Jahrb., Bd. 3.
- Q) — — Anatomie der Gymnophionen, Jena 1879.
- R) — — Anatomie von *Amblystoma weismanni*, in: Z. f. wiss. Zool., Bd. 32.
- S) — — Lehrbuch der vergleichenden Anatomie.
- T) — — Grundriss der vergleichenden Anatomie.
-

## Explanation of Plates.

## Abbreviations.

## Muscles.

<i>a. a.</i> Adductores arcuum.	<i>ds. tr.</i> Dorso-trachealis.
<i>ad. b. 1—2</i> Adductores branchiarum.	<i>gh</i> Genio-hyoideus.
<i>c. a. b.</i> Constrictor arcuum branchiarum.	<i>hy. tr.</i> Hyo-trachealis.
<i>c. a. l.</i> Constrictor aditus laryngis.	<i>i. m. a.</i> Intermaxillaris anterior.
<i>c. e.</i> Cerato-hyoideus externus.	<i>i. m. p.</i> Intermaxillaris posterior.
<i>c. i.</i> Cerato-hyoideus internus.	<i>la. 1—4</i> Levatores arcuum.
<i>cu</i> Cucullaris.	<i>lb. 3</i> Levator branchiae III.
<i>d</i> Digastricus (anterior portion).	<i>m</i> Masseter (1 <sup>st</sup> portion).
<i>d'</i> Digastricus (posterior portion).	<i>m'</i> Masseter (2 <sup>nd</sup> portion).
<i>d. b. 1—3</i> Depressores branchiarum.	<i>m''</i> Masseter (3 <sup>rd</sup> portion).
<i>dh</i> Dorso-humeralis.	<i>p. a. u.</i> Protractor arcus ultimi.
<i>dl</i> Depressor laryngis.	<i>pr. b.</i> Procoraco-brachialis.
<i>ds</i> Dorsalis scapulae.	<i>pt. m.</i> Pterygo-maxillaris.
<i>ds. ly.</i> Dorso-laryngeus.	<i>sh</i> Thoraco-hyoideus.
	<i>t</i> Temporalis.

## Nerves.

- V. *r. o. s.* = V<sub>1</sub> Ramus ophthalmicus superficialis.  
*r. o. p.* = V<sub>2</sub> Ramus ophthalmicus profundus.  
*r. m. s.* = V<sub>3</sub> Ramus maxillae superioris.  
*r. m. i.* = V<sub>4</sub> Ramus maxillae inferioris.  
*n. e.* Nervus nasalis externus.  
*n. i.* Nervus nasalis internus.
- VII. *r. md.* = VII<sub>3</sub> Ramus mandibularis.  
*r. jg.* = VII<sub>4</sub> Ramus jugularis.  
*r. alveol.* Ramus alveolaris.  
*r. pal. ant.* Ramus palatinus anterior.  
*r. comm.* Ramus communicans.  
*d. b.* Digastric branches.
- IX. *r. ling.* Ramus lingualis.
- X. *r. lat. sup. superf.* Ramus lateralis superior superficialis.  
*r. lat. sup. prof.* Ramus lateralis superior profundus.  
*r. lat. inf.* Ramus lateralis inferior.  
*r. intest.* Ramus intestinalis.  
*r. recur.* Ramus recurrens.  
*r. hy. tr.* Ramus hyo-trachealis.
- n. hypogl.* Nervus hypoglossus.  
*olf.* Olfactorius.

## Miscellaneous.

<i>A P.</i> Antorbital process.	<i>N O P.</i> Posterior nares.
<i>E.</i> Ethmoid.	<i>P S.</i> Parasphenoid.
<i>F.</i> Frontal.	<i>P M X.</i> Praemaxillare.
<i>Gl.</i> Intermaxillary glands.	<i>Proc. Lat.</i> Processus lateralis.
<i>Gl. Th.</i> Thyroid glands.	<i>P.</i> Parietale.
<i>I N.</i> Internasal septum.	<i>aryt.</i> Arytenoid cartilage.
<i>M.</i> Partition dividing the nasal - cavity.	<i>cav. im.</i> Intermaxillary space.
<i>N C.</i> Nasal cartilage.	<i>cric.</i> Cricoid cartilage.
<i>N O A.</i> Anterior nares.	<i>V P.</i> Vascular plexus.

## Description of Figures.

## Plates XXXIX—XL.

- Fig. 1. Superficial muscles of head.
- Fig. 2. Superficial muscles of the gills and shoulder girdle.
- Fig. 3. 2<sup>nd</sup> and 3<sup>rd</sup> portions of masseter; superficial nerve trunks.
- Fig. 4. Ventral side of head and neck. (On the left, the superficial muscles have been removed.)
- Fig. 5. Head from below, after the removal of the muscles, showing the alveolar and anterior palatine nerves.
- Fig. 6. Distribution of vagus and glosso-pharyngeus. A comparison with fig. 2 will serve to interpret the figure.
- Fig. 7. Muscles of the gill arches, hyoid apparatus and larynx (ventral).
- Fig. 8. Ramus recurrens vagi and its branches.
- Fig. 9. A diagrammatic figure of the cranial uerves (mainly a reconstruction from sections).
- Fig. 10. The cartilages of the larynx from the ventral side. (Reconstruction by means of checked paper.)
- Fig. 11. The forward portion of the skull from above, with the nasal capsules. (On the right the bones have been removed.) — In part a reconstruction.
- Fig. 12 A, B, C. Sections through the region figured in fig. 11. In the latter figure the lines A, B and C indicate the places where the sections were taken.

# Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen.

## Zur Embryologie von Nephelis.

Von

Dr. Otto Bürger.

(Aus dem Zoologischen Institut in Giessen.)

Hierzu Taf. XLI—XLIII.

### Einleitung.

Der folgende Aufsatz behandelt einen Abschnitt aus der Entwicklung des Egels, welcher etwa mit dem Untergange der larvalen Organe einsetzt und die Untersuchung noch am jungen, aus dem Cocon geschlüpften Thier bis zu den Altersstadien fortführt, welche zur Darlegung der Entstehungsgeschichte auch des männlichen Geschlechtsapparats erforderlich sind.

Es bedarf eigentlich kaum der Auseinandersetzung der Motive, welche zu dieser Arbeit den Anlass gaben, sie hätten ja der allgemeinen Wissbegier entspringen dürfen, überhaupt etwas Näheres über die Egelentwicklung, soweit sie die Sonderung der Zellenreihen der Keimstreifen überschreitet, zu erfahren; denn so Manches wir Dank den Arbeiten von METSCHNIKOFF<sup>1)</sup>, WHITMAN<sup>2)</sup>, BERGH<sup>3)</sup> und

1) METSCHNIKOFF, in: Bull. Acad. Impér. Sc. St. Pétersbourg, T. 15, 1871.

2) WHITMAN, The embryology of Clepsine, in: Quart. Journ. Micr. Sc., N. S. Vol. 18, 1878, p. 215.

—, A contribution to the history of the germ-layers in Clepsine, in: Journ. of Morphology, Vol. 1, 1887, p. 105.

3) BERGH, R. S., Ueber die Deutung der allgemeinen Anlagen am Ei der Clepsine und der Kieferegel.

—, Ueber die Metamorphose von Nephelis, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

—, Die Metamorphose von Aulostoma gulo, in: Arb. a. d. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg, Bd. 7, 1885.

—, Die Schichtenbildung im Keimstreifen der Blutegel, in: Zool. Anz., 1890, p. 658.

APATHY<sup>1)</sup> darüber erfahren haben, welche Zellenreihen den Organen oder den Schichten der Körperwand den Ursprung geben sollen — das neueste Resultat auf diesem Gebiete liegt mir in einer vorläufigen Mittheilung von BERGH vor —, so wenig wurde bisher auf Fragen eingegangen, welche z. B. der Entstehung der Geschlechtsorgane, der Ausbildung der Nephridien galten oder sich über die Auffassung der Hohlräume im Körper des aus der Larve sich allmählich entwickelnden Thieres, das völlig erwachsene inbegriffen, namentlich der Kieferegel verbreiteten, Fragen, deren Beantwortung natürlich von den Ergebnissen eines frühzeitig einsetzenden entwicklungsgeschichtlichen Studiums abhängt. Ich meine, wir brauchen nur ein Lehrbuch, auch neuester Auflage, zu nehmen, um uns davon zu überzeugen.

„Loch ist Loch in der ganzen Welt“, sagt KLEINENBERG in seiner berühmten *Lopadorhynchus*-Arbeit, und es scheint mir, dass dieser an anderer Stelle mit anderer Beziehung gebrauchte KLEINENBERG'sche Ausspruch als ein Motto gelten könnte für den historischen Abschnitt in einer Monographie der Hirudineen, so mannigfaltig sind die im Körper der Egel auftretenden Höhlen gedeutet, und von MOQUINTANDON bis zu BOURNE hat wohl jeder Hohlraum physiologisch und ontogenetisch alle Möglichkeiten der Erklärung erfahren.

Gerade bei den Hirudineen aber kommt es in Anbetracht ihrer Stellung im System doch recht darauf an, zwischen „Loch“ und „Loch“ scharf zu unterscheiden, zu sehen, wo eine Leibeshöhle aufhört und ein Blutgefäßsystem anfängt oder besser, zu untersuchen, woher diese beiden am ausgewachsenen Thiere so schwer aus einander zu haltenden, mit Flüssigkeit und Zellen angefüllten Hohlraumssysteme kommen, festzustellen, ob sie durch räumlich und vielleicht auch temporär getrennte, verschiedenartige Entwicklungsprocesse entstehen oder aus gleichartigen embryologischen Vorgängen gemeinsam sich herleiten oder endlich das eine vom andern derivirt. Denn das Studium des Baues der Wandungen am erwachsenen Thiere wird hier, wie wir sehen werden, zu Trugschlüssen führen, man muss die Hohlräume selbst von Anbeginn im Auge behalten und durch alle Entwicklungsstadien verfolgen und schliesslich die Räume identificiren, welche scheinbar weder mit der Leibeshöhle noch mit dem Gefäßsystem etwas zu schaffen haben.

Das waren die Fragen, welche ich gerne lösen wollte und die mich bestimmten, diese Untersuchung aufzunehmen; während derselben

1) APATHY, Nach welcher Richtung soll die Nervenlehre reformirt werden? in: Biol. Centralbl., Bd. 9, 1889, No. 17—21.

verschloss ich mich aber nicht gegen die rege Entwicklung der Gewebelemente, welche den Rahmen der eifrigst studirten Hohlräume bildeten, und demgemäss werde ich ausser von der Bildung der Blutgefässe und der Leibeshöhle auch von der Entstehung der Nephridien, der Geschlechtsorgane und einer Art Mesenchym mir zu reden erlauben.

Die Arbeit, welche mich zunächst am meisten interessiren musste, hat A. G. BOURNE zum Verfasser <sup>1)</sup>. Dieselbe behandelt die Anatomie der Hirudineen. Ich werde es nicht unterlassen dürfen, die Resultate dieser Untersuchungen kurz mitzuthellen, zumal da sie alle Gattungen berücksichtigen. Ich werde dann auch der Mühe überhoben sein, auf die Vorgänger BOURNE's einzugehen, deren Resultate Jener mit den seinen zu einem Ganzen abgerundet hat, das einer entwicklungsgeschichtlichen Untersuchung, die vorläufig nur eine Art berücksichtigt, sehr wohl zu Statten kommt. Auf seine Vorgänger, und von diesen besonders auf LEYDIG, QUATREFAGES und LEUCKART, Bezug nehmend, unterscheidet BOURNE ein System contractiler Hohlräume von einem nicht contractilen und bezeichnet die des ersteren als „vessels“, letztere als „sinuses“. Zur Charakteristik der Hohlräume des einen Systems oder des anderen verwerthet er ihre Beziehung zur wechselnden Lagerung von Darm, Nervensystem, Hoden und Nephridien, so weit sie nicht schon durch die rhythmische Contractilität hinreichend gekennzeichnet sind. Das ganze Hohlraumssystem steht nach ihm durchaus in Continuität. Ausser von vessels und sinuses spricht der Autor von einem Cölom und erklärt: „By the word „coelom“ I understand a space or set of spaces excavated in the mesoblast and distinct from blood-vessels, such as is the body cavity of Chaetopoda and of Vertebrates, and I do not undertake in any way to discuss whether such space is a pseudocoel or an enterocoel in the HERTWIGS' sense, or may be something altogether unprovided for in the artificial and valueless system of those authors“.

Ein vortreffliches Cölom besitzt gerade die uns interessirende *Nephele* ausser den „vessels“ und „sinuses“.

Uebrigens ist die Anordnung der verschiedenen Hohlraumssysteme und die Beziehung, in welche zu ihnen die vorgenannten Organe treten, bei den verschiedenen Gattungen folgende.

*Pontobdella* besitzt einen dorsalen und ventralen „sinus“, ausserdem je einen seitlichen „sinus“. In jedem der 4 „sinuses“ liegt ein

1) Contributions to the anatomy of the Hirudinea, in: Quart. Journ. of Microsc. Sc., N. S. Vol. 24, 1884, p. 419.

„vessel“; im ventralen befinden sich ferner auch die Ovarien und das Bauchmark. Die Trichter der Excretionsorgane münden in Hohlräume, kleine Anschwellungen, welche von dorso-ventralen Zweigen des ventralen Sinus gebildet werden; die Hoden liegen gesondert.

*Clepsine* schliesst sich in der Zahl und Lage der „sinuses“ an *Pontobdella* an, es fehlen ihr jedoch die lateralen „vessels“, die Nephridial-Trichter münden in den ventralen „sinus“, welcher wiederum Ovarien und Bauchmark enthält.

Bei *Hirudo* findet sich der laterale Sinus nicht mehr. Es existieren nur zwei seitliche „vessels“. Der ventrale Sinus enthält nur das Bauchmark. Die Nephridial-Trichter liegen in Höhlen, die mit dem ventralen Sinus communicieren. BOURNE schlägt vor, diese „dilatactions“ „perinephrostomial sinuses“ zu nennen, which are in *Hirudo* merely special developments of the circumtesticular sinuses of *Pontobdella* . . . .“

Es liegen aber die Ovarien gesondert, ebenso wie bei *Nepheleis* — und hier auch wieder die Hoden — wo nur noch der ventrale Sinus, einzig das Bauchmark enthaltend, sich vorfindet nebst den beiden seitlichen „vessels“.

Aber: „The botryoidal tissue“ — ein Parenchymgewebe, über das noch kurz gesprochen werden wird — exhibits throughout the body a tendency to acquire a very large lumen and appears to be capable of great distension by blood. In the lateral regions of the body occurs a metameric series (11 pairs) of dilatations of botryoidal tissue (fig. 62 *coel*). They only occur in the central portion of the body, the most anterior pair being posterior to the copulatory organs.“ — „Within these are lodged the funnels of the nephridia.“

Es wird weiterhin betont, dass diese Höhlen functionell perinephrostomiale sind, jedoch morphologisch von den perinephrostomialen Sinusen anderer Hirudineen zu unterscheiden sind. Und demgemäss werden sie „botryoidal sinuses“ „upon their histological significance“ genannt.

Auch auf *Trocheta* bezieht sich das, was von diesen merkwürdigen Gebilden hier angeführt wurde. An anderer Stelle fährt der Autor fort: „The lumen“ (of the botryoidal vessel, wie es auch öfters genannt wird) „is a definite vessel opening into the sinus which has the nature of a caecal diverticulum formed as a special development of botryoidal tissue.“ Und weiter: „The lumen in both genera is in direct communication with the ventral sinus through the intervention of botryoidal tissue and with the lateral vessels of its own side through the inter-

vention of the branches of the latter which terminating as capillaries, open into the botryoidal tissue.“

Dann diese Betrachtungen und Schlüsse: Das Cölom, ein Schizocöl nach HUXLEY, ist bei den Hirudineengattungen in sehr verschieden mächtiger Ausdehnung erhalten; es findet sich am vollkommensten bei den Rhynchobdelliden und ist am meisten unter den Vertretern der Gnathobdelliden bei *Nephelis* und *Trocheta* reducirt, hier wird es einzig durch den ventralen Sinus und seine unmittelbaren Zweige repräsentirt. Das Lumen dieses Cöloms — es sind hiermit die Räume gemeint, welche als „sinuses“ beschrieben wurden — treten mit dem Lumen „of a true vascular system, which probably derived at a very early period from the archaic enterocoele“ in Communication. Dass diese Communication secundärer Natur ist und nicht aus einer ursprünglichen Communication persistirt, folgert der Autor, „is indicated by the existence of the colourless amoeboid cells in the ovarian sac, and around the vas deferens in *Hirudo*. These were probably closed at a very early period before the development of haemoglobin“.

Die Communication zwischen „Sinus“ und „vessel“ aber kommt folgender Maassen zu Stande. Bei den Rhynchobdelliden endigen Zweige der „vessels“ „with an open mouth“ in gewissen Abschnitten des Cöloms (der Sinuse), z. B. seitliche Erweiterungen und Zweige desselben.

Zur Erläuterung:

Bei *Pontobdella* giebt der laterale Sinus in metamerer Reihenfolge seitliche Aeste ab, welche mit ampullenartigen Erweiterungen (branchial dilatations) abschliessen. In diese letzteren öffnet sich je ein starker Ast des lateralen „vessel“.

Bei den Gnathobdelliden dagegen „the vessels (capillaries only, probably) may acquire a connection with new spaces (botryoidal etc. tissue), which are forming in the connective tissue, these communicating on the other hand with small coelomic remnants“.

Schliesslich bezeichnet BOURNE die Entwicklung neuer „coelomic spaces“ (botryoidal tissue) als Metacoelosis. Sie soll bei *Nephelis* ihre höchste Entwicklung erreichen, da hier das spät entstandene Cölom die Trichter des Excretionssystems beherbergt.

„An archaic enterocoele thus gradually undergoes diacoelosis, being replaced by a metacoele.“ Primäres und secundäres Cölom findet sich neben einander im Körper der Kieferegeln, wo ersteres so beträchtlich reducirt erscheint; dagegen besitzen die Rüsselegeln nur ein primäres Cölom, jedoch hinlänglich entwickelt, dass ein secundäres Cölom

noch nicht aufzutreten brauchte. Die Metacoelosis ist der letzte Grad einer Entwicklung, welchen das „botryoidal tissue“, das ich schon, um es kurz zu charakterisiren, vorher als ein Mesenchym bezeichnete, erfährt, der letzte und der höchste Grad; denn BOURNE führt uns eine geschlossene Reihe von Phasen vor, welche dasselbe durchläuft, ehe es Leibeshöhlen bildet, auch dieses, dem Grundplan seiner Arbeit gemäss, phylogenetisch von Gattung zu Gattung vorschreitend.

Es ist nothwendig, auch auf diesen Theil seiner Untersuchungen kurz einzugehen, da ich zeigen werde, dass in der That theilweise die Vorgänge der Ontogenie die der Phylogenie wiederspiegeln, dass nämlich die Anfangsstadien in der Entwicklung des „botryoidal tissue“ BOURNE's, wie sie bei den Rhynchobdelliden geschildert werden, sich auch im Embryo des Kieferegels beobachten lassen, dass aber die Metacoelosis nicht existirt.

Hier hat sich der genannte Autor durch histologische Befunde täuschen und verleiten lassen, eine Metacoelosis-Theorie aufzustellen — denn besseres als eine Theorie konnte derselbe wohl kaum geben, da er sich doch nie von der Entstehung der Cölomräume, in welche die Trichter münden, überzeugt hat, weil er am erwachsenen Thiere arbeitete —; denn der Bau der Wandung des neuen Cöloms bei *Nepheleis* wurde vom Autor verkannt und seine wahre Wandung, das ursprüngliche Peritoneum, durch das „botryoidal tissue“ ihm verhüllt.

Des Autors Fehler lag darin, Fragen auf anatomisch-histologischem Wege beantworten zu wollen, die füglich nur die Entwicklungsgeschichte löst. Er wurde, so möchte ich fast sagen, in Folge dessen zum Irrthum prädestinirt, da ihm die wahre Ursache der eigenthümlichen histologischen Beschaffenheit der Cölomwand verborgen bleiben musste. Nun lag es sehr nahe, wenn man überhaupt die Gleichartigkeit seiner zelligen Auskleidung mit dem botryoidal tissue erklären wollte, die ganze Höhle aus diesem abzuleiten, zumal da derselbe ja Cavitäten überhaupt zweifellos den Ursprung gab.

Wir werden mithin in Zukunft auch bei den Gnathobdelliden nur zweierlei Hohlräume zu unterscheiden haben: solche, die Gefässen (vessels), und solche, die der Leibeshöhle (sinus, coelomic space, coelom) angehören.

BOURNE geht, die verschiedenen Grade der Entwicklung des „botryoidal tissue“ uns vorführend, von einem Stadium aus, wie es sich bei *Pontobdella* vorfindet, wo in der Bindegallerte (connective jelly) kuglige, vacuolisirte Zellen oder auch, wie bei *Clepsine* und *Piscicola*, solche mit Fettkügelchen erfüllte eingebettet sind (fat cells).

Es ist dies die „entoblastic metamorphosis“. Kuglige Zellen, nicht Fettzellen, — welche bei den Gnathobdelliden nicht vorkommen — besitzen auch noch *Aulostoma* und *Trocheta*.

Die „ectoblastic metamorphosis“ ist erreicht, sobald die kugligen Zellen Fortsätze bekommen haben, bipolare oder multipolare Gebilde darstellend. *Pontobdella* besitzt auch solche Zellen, ferner *Clepsine*, *Haemopsis* und *Hirudo*.

In der „ect-entoblastic“ Metamorphose entwickeln die Zellen Pigment, und zwar sind in derselben folgende Phasen festzustellen:

Die Zellen nehmen nicht an der Bildung des „vascular system“ Theil. Sie bewahren ihre kuglige Form, bilden Haufen oder verästeln sich reichlich und dringen mit ihren feinen Verzweigungen selbst zwischen die Epidermiszellen ein: Rhynchobdelliden.

Die Zellen nehmen an der Bildung des „vascular system“ Theil. „Botryoidal tissue, vasofibrous tissue“: Gnathobdelliden. Ich führe an, was der Autor über diese weitere Modification an *Aulostoma* darlegt.

In the connective tissue in the central region of the body there are numerous rounded corpuscles which appear to be on the one hand, elongating forming branched corpuscles, and on the other, to be developing pigment, arranging themselves in rows. A metamorphosis of a portion of their substance forms channels, which afterwards come into communication with other similar channels and with the closed vascular system on the one hand, and with the sinus system on the other, forming „botryoidal tissue“.

Sodann gedenkt der Autor der besonderen Entwicklung, welche das „botryoidal tissue“ bei den Gattungen *Nepheleis* und *Trocheta* erfährt, jene merkwürdige Reihe von Höhlen bildend, welche die Nephridial-Trichter aufnehmen.

Endlich: „Entoblastic metamorphosis“. „Vacuolation to form capillaries“. Es sollen sich gewisse nicht contractile Capillaren, welche in directem Connex zu wahren „vessels“ stehen, aber keine Beziehungen mit „botryoidal or any pigmented tissue“ haben, durch Vacuolisation „of primitive connective tissue corpuscles“ gebildet haben. Bei den Egelu, wo das pigmentirte Gewebe nicht vasculär wird, bleiben die Blutkörperchen farblos, während bei allen Formen mit rothem Blut eine Canalisation des pigmentirten Gewebes statthat.

Soweit BOURNE, auf welchen ich auch noch in der nachfolgenden Darstellung zurückkommen werde. Dort werde ich mich auch auf jene Autoren beziehen, welche vor allem die späteren Entwicklungsstadien der Egelebryonen berücksichtigten.

### Entwicklung des Cöloms und der Blutgefässe.

Zu einer Zeit, in welcher im Rumpfkeimstreifen der *Nepheleis*-Larve noch nicht einmal das Bauchmark aus dem übrigen Zellenmateriale desselben deutlich sich sondert, ist im Keimstreifen ein System von Hohlräumen festzustellen (Fig. 4, 5, 6). Wohl sind die beiden seitlichen, ursprünglich getrennten Anlagen der Keimstreifen zu jener Zeit bereits zusammengerückt, werden aber bislang nur durch eine, wie es scheint, einzeilige Zellschicht, welche dem primitiven Ectoderm anliegt, verschmolzen, während die beiden seitlichen Längswülste der Keimstreifen dagegen aus mehreren über einander gelagerten Schichten bestehen. Von den Schichten fällt die äusserste und innerste auf. Jene bildet die Anlage des Epithels, diese die innere Begrenzung der Hohlräume, ein Blatt, welches sich in einem späteren Stadium an den Darm legt, die Splanchnopleura.

Die Hohlräume werden demnach dadurch gebildet, dass sich die innere Grenzschicht der Keimstreifen von den übrigen Zellschichten abhebt. Aber es ist, wie angedeutet, in dem Stadium, welches ich jetzt im Auge habe (Fig. 4), nicht ein einziger Hohlraum, etwa ein den gesammten Rumpfkeim der Länge nach durchsetzender Spalt vorhanden, sondern es sind ausser einer mittleren Höhle seitliche Höhlen zu beachten.

Die mittlere Höhle tritt am deutlichsten hervor und bildet ein continuirliches Rohr mitten im Keimstreifen, zwischen die seitlichen Wülste desselben eingeschoben.

Die seitlichen Höhlen sind sehr enge Spalträume, welche mit der mittleren Höhle communiciren, aber nicht der Länge nach unter einander in Verbindung stehen; denn es sind segmentale Spalträume, jedem Ursegment gehört ein Paar derselben an, indem je eine rechte und linke Seitenhöhle zu unterscheiden ist, deren jede wie eine Tasche von der mittleren Höhle ausgestülpt erscheint.

Ausser dem splanchnischen Blatte ist auch eine Zellschicht zu erkennen, welche die Hohlräume nach aussen umkleidet, jenen Zellpartien anliegend, welche später die Bauchganglienkeite, die Nephridien u. s. f. bilden und in welchen die Blutgefässe entstehen, die Somatopleura.

Untersuchen wir noch jüngere Entwicklungsstadien von *Nepheleis*-larven, d. h. solche, deren Rumpfkeim-Anlagen zwar vereinigt sind, aber noch weniger Zellschichten besitzen als die der zuerst besprochenen, so werden wir die Frage lösen wollen: entstehen die Hohl-

räume, welche als Mittel- und Seitenhöhlen bezeichnet wurden, aus einer einzigen oder aus getrennter Anlage? (Fig. 1—4.) Die paarigen Anlagen der Rumpfkeime zeigen vor ihrer Vereinigung nämlich noch keine Spur von Spalten, welche man als echte Anzeichen einer Leibeshöhlenentwicklung in Anspruch nehmen könnte.

Ferner bemerkte ich an meinem Object folgenden Entwicklungsgang: die Spalten treten rechts und links, also in jeder Hälfte des Keimstreifens, gleichzeitig auf, der Spaltungsprocess pflanzt sich nach innen, mithin nach der Verschmelzungslinie der Keimstreifenanlagen fort, so dass in ihr auch die beiden engen Hohlräume sich vereinigen.

Eine andere Frage ist es, ob die Seitenhöhlen von Anfang an als Segmenthöhlen angelegt werden oder ob sie durch nachträgliche Gliederung je eines Längsspaltens entstehen.

Die jüngsten Stadien geben dahin Aufschluss, dass in jedem Segment je eine rechte und linke Spalthöhle entsteht, die niemals, soviel ich feststellen konnte, mit der eines Nachbarsegmentes communicirt. Es ist hier kaum ein Irrthum möglich, da die auftretenden Spalten jedes Segments von Anbeginn durch mächtige Zellschichten getrennt sind, welche wir als Urdissepimente auffassen können, wenn wir die segmentalen Spalten als Ursegmenthöhlen betrachten.

Die Seitenhöhlen werden aber, wie wir feststellten, durch einen mittleren Hohlraum mit einander in Verbindung gesetzt, welcher in der Linie entsteht, in welcher die Seitenhöhlen zusammenfliessen. Er macht sich frühzeitig als ein besonderer Hohlraum dadurch geltend, dass sein dorsales, sein splanchnisches Grenzblatt sich weiter von dem ventralen, dem somatischen, abhebt, als es bei den Seitenhöhlen der Fall ist, und sein Lumen daher viel geräumiger erscheint als dasjenige der ihm in der Bildung vorausgegangenen Seitenhöhlen. Auf die Ausgestaltung der Mittelhöhle gewinnt das Wachsthum der Zellenmassen des Keimstreifens keinen wesentlichen Einfluss, da die Wachsthumscentren in den seitlichen Anschwellungen des Keimstreifens sich befinden, die mittlere Region desselben aber, wo die Mittelhöhle zwischen den beiden Wülsten des Keimstreifens eingeschlossen ist, im Vergleich zu den engen seitlichen Entwicklungssphären als eine Region der Ruhe bezeichnet werden muss.

So gewinnt auch das Princip der Segmentation auf die Mittelhöhle keinen Einfluss; es bleibt vielmehr in der ganzen Längsausdehnung des Keimstreifens, im Bereich seiner Medianlinie, welche durch eine tiefe (dorsale) Rinne gekennzeichnet ist, der Spaltungsprocess der beiden inneren Zellschichten durchgeführt, da demselben

kein anderer Entwicklungsprocess entgegenläuft als in der Entstehungsgeschichte der Seitenhöhlen, wo die rapide Vermehrung gewisser Zellschichten in deren Segmentgrenzen die Spaltung von Segment zu Segment unterdrückte.

Ein sehr frühes Stadium der Leibeshöhlenbildung stellt Fig. 2 dar. Der Keimstreifen setzt sich in jeder Hälfte aus fünf auf einander liegenden Zellschichten zusammen, in denen fast einzig die Zellkerne, wenig die Zellkörper hervortreten. Die äußerste Schicht bildet das künftige Epithel. Ihr liegen ein Paar Zellschichten an, von denen wir die Zellen, welche der Mitte des Keimstreifens genähert sind, als Keimlinge des Bauchmarks zu betrachten haben. Die mehr seitlich liegenden Zellen dieser beiden Streifen, welche auf unserem Bilde rechts und links je ein dichteres Häuflein bilden, liefern dagegen Mesodermelemente. Es bleiben zwei innere Zellschichten übrig. Zwischen ihnen entsteht der Spalt; sie stellen das somatische und splanchnische Blatt in seiner frühesten Anlage dar. Fig. 1 betrifft das gleiche Stadium und stellt zur Ergänzung des beschriebenen Querschnitts einen Längsschnitt durch drei Segmente einer Keimstreifenhälfte dar. Recht deutlich hebt sich frühzeitig die Splanchnopleura von den anderen Zellschichten des Keimstreifens ab, da sich ihre Keime besonders stark tingiren. Die Ursegmenthöhlen sind durch breite Zellschichten von einander getrennt. In diesen und in den in Fig. 3 gezeichneten Stadien sind die seitlichen Spalte noch nicht bis in die Mitte des Keimstreifens vorgedrungen. Dieses fand in einem Entwicklungsstadium des Keimstreifens statt, von dem Fig. 4 ein entsprechendes Querschnittsbild giebt. Die gesammte Höhle wird durch sehr scharfe Contouren überall begrenzt. Die beiden Blätter erweisen sich, soweit sie der Seitenhöhle anliegen, als einzelilige Zellschichten, in welchen Zelle dicht neben Zelle liegt, dagegen ist die Mittelhöhle oben und unten von einer sich distinct abhebenden Membran begrenzt, ein Product der zunächst liegenden Zellen jener Blätter, deren jetzt beträchtliche Zellkörper sich in die Breite ausgezogen haben.

Das, was bisher über die Entwicklung desjenigen Hohlraumsystems, welches später Bauchmark und Nephridial-Trichter einschließt, gesagt worden ist, lässt sich kurz zusammenfassen: Es entwickeln sich in jedem Segmente ein Paar Ursegmenthöhlen, welche in der Mitte des Keimstreifens mit einander verschmelzen und sich hier zu einem continuirlich dem gesammten Keimstreifen der Länge nach durchsetzenden Rohre, der Mittelhöhle, ausweiten, das die Ursegmenthöhlen,

die Seitenhöhlen, mit einander verbindet, sowohl die eines Segmentes als die jedes der folgenden Segmente. Die Ursegmenthöhlen legen sich von vorn nach hinten getrennt von einander an durch Spaltung der beiden inneren Zellschichten des Keimstreifens, welche ein somatisches und ein splanchnisches Blatt liefern. Sind in diesem Satze die Grundzüge der Entwicklungsgeschichte der in's Auge gefassten Hohlräume im Körper des Kieferelembryos enthalten, so dürfen wir denselben verallgemeinern und hinzusetzen, dass er auch die Tendenz ausspricht, nach welcher sich die Leibeshöhle der Anneliden entwickelt oder besser umgekehrt, der Satz in ähnlicher Fassung längst bekannt ist und das uns gesagt hat, was wir von der Urentwicklung der Leibeshöhle von beispielsweise *Polygordius*<sup>1)</sup> und *Lumbricus*<sup>2)</sup> wissen.

Hier bilden die Mesodermstreifen Ursegmente, in den Ursegmenten tritt eine Spaltung auf, indem ihre Zellschichten aus einander weichen; die Ursegmente dehnen sich aus, ihre Zellschichten legen sich als somatisches und splanchnisches Blatt der Körperwand und der Wand des Darmtractus an, mit den Ursegmenten wachsen die Ursegmenthöhlen. Linkes und rechtes Ursegment stossen in der dorsalen und ventralen Mittellinie des Annelidenkörpers zusammen, es entsteht ein dorsales und ventrales Mesenterium durch Verwachsen ihrer Wände; die Mesenterien bleiben im erwachsenen Thier bestehen oder verschwinden. Die Ursegmenthöhlen einer Reihe sind von einander von Anfang an durch Wände getrennt, aus denen die Dissepimente hervorgehen.

Soll ich den Vergleich der Leibeshöhlenentwicklung nun noch am *Nepheleis*-Embryo durchführen? Es ergibt sich von selbst. Betont sei die jederseits getrennte Anlage der Ursegmenthöhlen in beiden Fällen. Bei *Nepheleis* kommt es früher zur Verwachsung derselben in der ventralen Mittellinie. Wenn dort je ein Mesenterium existirt hat, so war es von äusserst kurzer Dauer, vom Untersucher jedenfalls nicht festzustellen. Wäre der Nachweis eines solchen überhaupt von Belang? Ich glaube nicht. Schliesslich könnte man ja in dem Augenblicke, wo ein letzter Zellenrest in der Mittellinie des Keimstreifens den Verschmelzungsprocess der beiden Ursegmentspalten noch aufhält, von

1) HATSCHKE, Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden, in: Arb. Zool. Inst. Wien, Bd. 1, 1878.

2) WILSON, The germ-bands of *Lumbricus*, in: Journ. of Morph., Vol. 1, 1887.

einem Mesenterium reden. Die Bildung der mittleren Höhle, welche, genau genommen, schon als eine secundäre Bildung aufzufassen ist, wurde genugsam erklärt.

Wie die Ursegmenthöhlen im *Nepheleis*-Embryo sich ventral unter dem Darm in sehr ähnlicher Weise vereinigen, wie es im Annelidenkörper vielfach beobachtet wurde, ebenso haben die Ursegmenthöhlen von *Nepheleis* das Bestreben, auch dorsal, über dem Darm, mit einander zu verschmelzen, ganz nach Analogie der Ursegmenthöhlen der Annelidenlarve.

Wir brauchen uns aber nicht bis zu den Anneliden zu entfernen, um durch Stützpunkte die vorgetragene Weise der Entwicklungsgeschichte des Cöloms von *Nepheleis* zu bekräftigen. SALENSKY'S<sup>1)</sup> Untersuchungen lehren uns, dass das Cölom von *Branchiobdella* aus paarigen Ursegmenthöhlen hervorgeht. Der Autor schreibt: „Chez *Branchiobdella* les bandelettes mésodermiques, en se délaminant, forment plusieurs cavités paires, disposées métamériquement; leur nombre correspond à celui des segments externes, déjà apparents bien avant la formation du coelome.“ Dass die Höhle, welche bei *Clepsine* das Bauchmark enthält, ganz analog gebildet ist, geht zweifellos aus WHITMAN'S<sup>2)</sup> Abbildungen hervor, wo verschiedene Entwicklungsstadien der Ursegmenthöhlen dargestellt sind (cf. fig. 18 u. 23, tab. 5, 6).

Immer weiter hebt sich das splanchnische Blatt vom somatischen ab, immer geräumiger wird das Lumen, das sie einschliessen. Das splanchnische Blatt hebt sich empor, um sich an die Darmwand zu legen (Fig. 7—10). Von den Längswülsten des Keimstreifens umschlossen, oder, um im Sinne unseres Vergleiches zu reden, von den Ursegmenthälften derselben, wachsen mit diesen die Ursegmenthöhlen, d. h. die Seitenhöhlen zwischen Darm und primitivem Ectoderm empor, den Darm umwölbend. Dass sie nicht schliesslich in der dorsalen Mittellinie wie beim Annelid zusammentreffen, dass dort nur die jederseitigen Anlagen des Epithels, der Muskulatur und eines besonderen Zwischengewebes zusammenwachsen, hat seinen Grund in folgenden Complicationen.

Die Splanchnopleura legt sich zu einer Zeit der Darmwand an, wo die Bauchmarkkette schon charakterisirt ist und bereits die Faser-

1) SALENSKY, Etudes sur le développement des Annélides. Deuxième partie. Développement de *Branchiobdella*, in: Archives de Biologie, T. 6, 1887.

2) WHITMAN, in: Journ. of Morphology, Vol. 1, 1887.

substanz in ihr auftritt. Das splanchnische Blatt dehnt sich mehr und mehr aus, es wird dünner, die Zellkerne, welche bisher dicht neben einander lagen, weichen aus einander, und es wird so eine sehr dünne Haut gebildet, in der die Kerne ziemlich regelmässig vertheilt sind und in je grösseren Abständen, je mehr sich das zellige Blatt ausgezogen hat, um den Darm umfassen zu können. Es scheint nämlich schon sehr früh fast das gesammte Zellenmaterial der Splanchnopleura angelegt zu sein und das Breitenwachsthum des Blattes vielmehr durch Streckung der Zellkörper anstatt durch entsprechend fortgesetzte Theilung derselben zu Stande zu kommen (Fig. 6 cf. Fig. 7, 8). Ganz ähnlich verhält sich die Somatopleura. Schon in frühen Stadien bemerkt man beispielsweise dort, wo sie dem künftigen Bauchmark — dessen Form sich schon andeutet — anliegt, regelmässig vier dicht neben einander liegende Zellen, je zwei rechts und links von der Mittellinie des Keimstreifens, dessen tiefe Längsfurche auskleidend, und ferner seitlich von jenen noch je zwei bis drei Zellen (Fig. 6 u. Fig. 5). Durch manche folgende Entwicklungsserie sind diese Zellen von entsprechenden Querschnitten wieder aufzufinden. Die vier inneren rücken in gleichem Maasse von einander ab, wie das Bauchmark an Dicke zunimmt; ebenso weichen die seitlichen mit dem Breiterwerden des Keimstreifens mehr und mehr aus einander. Anfänglich sind diese Zellen durch Theilung in der Richtung der Längsaxe des Thieres entstanden, in Querreihen angeordnet, ebenso wie natürlich in Längsreihen, da genau die gleiche Zahl an den entsprechenden Punkten der neben einander liegenden Zellen auch hinter einander folgt. Besonders auffällig sind diese Zellen und unter ihnen vor allem die vier mittleren, dem Bauchmark anliegenden, in Larven, welche nahe daran sind, die Blutgefässe auszubilden (Fig. 13, 25).

Die Splanchnopleura legt sich unmittelbar fest an die Darmwand an, und je weiter — um am Querschnitt zu demonstrieren — die Zipfel des Keimstreifens, welche spitz ausgezogen sind und in ihrem äussersten Ende jederseits die Ursegmenthöhle einschliessen, um den Darm wachsen, rollt sich gleichsam das innere Blatt an der Darmwand empor (Fig. 20).

Bisher hat sich noch nirgends ein Gewebe zwischen dem splanchnischen Blatt und der Wand des Darms entwickelt; auch zwischen dem somatischen Blatt und dem Epithel befinden sich in den Wachsthumsspitzen, wie man die Zipfel des Keimstreifens nennen könnte, nur sehr wenige Zellen, so dass die Somatopleura in den Zipfeln dem Epithel fast unmittelbar anliegt. Es ist demnach die Stelle, wo beide Blätter der Leibeshöhle zusammenstossen, als eine Art Scheitelpunkt aufzufassen.

In dieser Weise verfolgen wir, wie die Seitenhöhlen bis über die laterale Mittellinie hinaus sich am Darm zu beiden Seiten hinauf erheben und schliesslich über die Hälfte seines ventro-lateralen Umfangs umgeben, von ihren Blättern, die der Darmwand und dem Epithel angeklebt erscheinen, ausgekleidet.

Aber das Lumen wird um so enger, je mehr die Segmente die laterale Mittellinie überschreitend nach oben sich vorwärts drängen; es hat das Lumen der Seitenhöhle scheinbar keinen Platz mehr, sich auszudehnen, da Entoderm und Ectoderm dicht einander berühren. Eng zusammengepresst zwängen sich nur die beiden Blätter zwischen Darmwand und Ectoderm, welches letztere von dem Epithel, das gleichzeitig mit aufwärts schreitet, verdrängt wird, weiter hinauf um den Darmtractus herum.

Da die beiden Blätter der Leibeshöhle sehr fein und nach dem Schwunde des Lumens auf das Innigste mit einander verklebt sind, so ist es nicht leicht, sie noch im Rücken der *Nephelis*-Larve deutlich als einzelne Blätter zu erkennen. Am besten lässt sich das innere identificiren. Man kann seinen dünnen Zellensaum in gewissen Entwicklungsstadien der Larve von der Mittelhöhle an bis über das Lumen der Seitenhöhle hinaus aufwärts verfolgen, da zwischen ihm und dem Entoderm noch keinerlei sonstiges Gewebe Platz genommen hat und das Entoderm von dem splanchnischen Blatte wohl zu unterscheiden ist (Fig. 23). Mit nicht derselben Sicherheit ist das äussere Blatt zu bezeichnen. Da man aber zwischen dem inneren und dem Epithel noch eine Zellenreihe findet, diese aber in der Höhe, wo das sich verjüngende Lumen der Seitenhöhle noch zu erkennen ist, fehlt und hier nur Epithel, Somatopleura, Splanchnopleura und Entoderm Schichten bilden, ohne ein Zwischengewebe einzuschliessen, so ist wohl mit Recht zu folgern, da die Gewebsentwicklung von unten nach oben fortschreitet, dass die Zellschicht zwischen Epithel und splanchnischem Blatt die Fortsetzung des somatischen vorstellt. So überzeugen wir uns z. B. in Fig. 23, dass die Seitenhöhlen freilich nur als enge Spalten sich bis in den Rücken fortsetzen. Die Seitenhöhlen treffen jedoch nicht im Rücken zusammen, und der Grund liegt nicht etwa im Mangel an Raum zu ihrer Ausdehnung, wie man aus den Präparaten schliessen möchte und deren Eindruck ich vorhin nachgab, wenn ich sagte, das Lumen hat keinen Platz mehr, sich über die laterale Mittellinie nach oben hin auszudehnen, sondern der Grund der Verkümmernng der Leibeshöhle beruht in der rapiden Vermehrung mesodermaler Gewebs-elemente, welche anfangs mit der Entwicklung

der Höhlen parallel läuft, ihrer Fortentwicklung aber hemmend entgegentritt.

Wir begegnen bei den Hirudineen gerade einem umgekehrten Entwicklungsgange wie bei den Anneliden, wo alles darauf hinzielt, eine einzige Leibeshöhle zu schaffen: die Auflösung der Mesenterien, die Durchlöcherung der Septen.

Auch bei *Nepheleis* sind im frühen Larvenstadium die Wände zwischen den Seitenhöhlen, die Septen, zarte Membranen, die nun aber nicht etwa schwinden oder wenigstens dünne Häute bleiben, sondern im Gegentheil fortgesetzt an Zellenmaterial zunehmen und so zu solch mächtigen Wänden heranwuchern, dass ihre Dicke in gar keinem Verhältniss steht zu der Grösse der Höhlen, welche sie abkammern.

Das Gewebe, welches die Fortentwicklung der Leibeshöhle hemmt, sich zwischen somatischem Blatt und Epithel und später auch zwischen den Leibeshohlräumen und dem Darm ausbreitet und die zuerst dünnwandigen Septen in mächtige Gewebspartien umbildet, ist ein Gallertgewebe, in das zahlreich grosse kuglige Zellen eingestreut sind; wir bezeichnen es am besten wie schon in der Einleitung als ein Mesenchym. Eine Modification desselben ist das „botryoidal tissue“; wir werden bei der Besprechung dieses auch auf jenes zurückkommen.

Die Entwicklung der Leibeshöhle hat in dem Stadium, bis zu welchem wir sie jetzt verfolgt haben, ihren Höhepunkt erreicht, sie erfüllt, wie aus den Bildern hervorgeht, einen ansehnlichen Theil des Larvenkörpers (Fig. 20—23). Die Mittelhöhle oder die Bauchhöhle, wie ich sie fortan nennen will, wird fast unmittelbar unten von der dünnen, fast nur aus einem platten Epithel bestehenden Larvenhaut begrenzt, oben legt sie sich völlig an den Darm, diesen, sich in die Seitenhöhlen fortsetzend, bis über die Mitte jederseits umfassend, und auch lateral bedeckt letztere fast ausschliesslich nur das Körperepithel. Nur ventral in zwei stark hervortretenden seitlichen, abgerundeten Kanten, welche der Larvenkörper, der bauchwärts stark abgeplattet und in die Breite gezogen ist, bildet, haben sich dicke Zellenwülste vom Keimstreifen her jederseits entwickelt. Von ihnen geht die Entwicklung des Mesenchyms aus.

Wir verlassen die Leibeshohlräume als Höhlen, welche eine zarte, aber deutliche Auskleidung in Gestalt einer dünnen Membran besitzen, der Kerne, meist von länglicher Form, angedrückt erscheinen. Zellkörper treten um die Kerne nur in geringem Maasse hervor. Um die Höhlen herum liegt, soweit dies überhaupt in Frage kommt, das gewaltige Mesenchym, in das Zellen ohne Ordnung eingestreut sind.

Man kann den Abschnitt in der Leibeshöhlenentwicklung, welchen ich bisher vortrug, als einen ersten einem von diesen scharf getrennten zweiten gegenüberstellen, der eine Art Metamorphose der Leibeshöhle und besonders der Seitenhöhlen bringen wird. Freilich vollzieht sich diese Metamorphose hauptsächlich äusserlich um die Höhlen und besonders um die Seitenhöhlen herum, sie führt nicht zu deren Untergange, sondern sie bleiben auch im erwachsenen Thiere bestehen.

Es sind die Seitenhöhlen, die directen Abkömmlinge der Ursegmenthöhlen, dieselben Hohlräume, welche die Nephridial-Trichter aufnehmen, und mithin dieselben Höhlen, welche BOURNE erst secundär als durch das botryoidal tissue entstanden beschrieb, echte Cölome, homolog den segmentalen Abschnitten der Leibeshöhle der Anneliden.

Während sich die Leibeshöhle dorsal mächtig ausdehnt, ist auch ihre Entwicklung im Bereiche der Larve noch nicht zu Ende. Bisher lag das Bauchmark an der Grenze der Leibeshöhle ausserhalb derselben, indem seine dorsale Oberfläche durch die Somatopleura bekleidet wird. Es lag das Bauchmark ventral unmittelbar dem Ectoderm, beziehungsweise dem Epithel an. In der Folge löst es sich von jenen Zellenschichten ab, hebt sich in die Leibeshöhle hinein, und gleichzeitig wächst rechts und links die Somatopleura um das Bauchmark herum, je eine Falte bildend (Fig. 11, 12, 17, 25). Schliesslich verschmelzen die faltenartigen Längsausstülpungen des Cöloms um das Bauchmark herum in der ventralen Medianlinie, ohne dass es zur Bildung eines deutlichen Mesenteriums gekommen wäre. Das Bauchmark liegt nunmehr mitten im Cölom, in dem Abschnitt desselben, welchen wir als Bauchhöhle bezeichneten, vom Peritoneum bekleidet, einer Haut, in der sehr wenige Zellkerne liegen und die deshalb bei älteren Thieren schwer zu unterscheiden ist.

Ehe ich mir jedoch gestatten werde, die weiteren Schicksale des Cöloms der *Nepheleis*-Larve darzulegen, muss ich die Entwicklung der „vessels“, der lateralen contractilen Gefässstämme, nachholen.

Erst nachdem im Bauchmark die Connective ausgebildet sind und die Schleifentheile der Nephridien bereits aus durchbohrten Zellenreihen bestehen, die Entwicklung der Larve mithin schon weit fortgeschritten ist, treten die Blutgefässe auf.

Die relativ späte Entwicklung derselben gereicht dem Unter-

sucher zu grossem Vortheil, da derselbe mit Sicherheit über einige Fragen sofort entscheiden kann, nämlich: entstehen die Blutgefässe in Verbindung mit der Leibeshöhle, oder existirt überhaupt im frühesten Entwicklungsstadium eine Verbindung zwischen beiden Cavitäten, oder sind beiderlei Hohlräume von Anfang an getrennt, und bleiben sie es wenigstens bis zu jenem Entwicklungsstadium, bis zu welchem wir vorhin die Leibeshöhlen verfolgten? Denn die Bauch- und Seitenhöhlen sind beim Auftreten der Blutgefässe längst in scharfen Umrissen gewissermaassen aus dem Körpergewebe herausgeformt. Ich beantworte die aufgeworfenen Fragen sofort: die Blutgefässe, bei *Nepheleis*, folglich die beiden lateralen contractilen „vessels“, entstehen gesondert und unabhängig vom Cölon, sie gehen während der ins Auge gefassten Periode keine Verbindung mit ihm ein.

Um den Leser zu überzeugen, wie beträchtlich die Entwicklung vorgeschritten ist, ehe Blutgefässe aufzufinden sind, verweise ich auf die Bilder Fig. 7—13, Schnitte darstellend durch Larven, welchen die Gefässe überhaupt noch abgehen, und ferner auf Fig. 14, 15 u. 16, welche letztere nach Schnitten durch das untere Ende einer Larve angefertigt sind, in deren vorderer Körperhälfte dagegen bereits die beiden Gefässe zur Ausbildung gekommen waren. Die Gefässe treten zuerst in der Schlundregion auf, ventral lateral in jenen links- und rechtsseitig vorspringenden Wülsten des Larvenkörpers, in denen, wie vorher betont, der Hauptherd für die Mesenchymentwicklung sich vorfindet. Sie treten als Lücken in dem kernreichen Gewebe auf, welche weit von der Leibeshöhle entfernt und durch dichte und dicke Zellschichten von ihr getrennt liegen. Wir können diese durch ihre Lage ganz gut charakterisirten Lücken nach vorne bis zum Oberschlundganglion und nach hinten über den Schlund hinaus bis in die Mitteldarmregion hinein bei der mir vorliegenden Larvenschnittserie verfolgen (Fig. 31, 32, 33). So unterscheiden wir sie auch durch ihre Lage in der mittleren Schlundregion von anderen Hohlräumen, Lücken, welche ausser jenen beiden zwischen Schlund, beziehungsweise Bauchmark und Epithel seitlich in beiden Körperhälften sich befinden (Fig. 30 u. 31 H). Es sind Hohlräume, welche den Höhlen, die wir als die vordersten Lateralgefässe in Anspruch nahmen, zum Verwechseln ähnlich sehen hinsichtlich ihrer Auskleidung. Denn diese wie auch die Blutgefässe erhalten ihre wenig scharf begrenzte Wandung durch einige lang ausgezogene Mesenchymzellen oder ein Paar kuglige Zellen, welche oft fast ihr Lumen verstopfen. Es ist mir nicht völlig

klar geworden, ob die beiden Gefäße mit den übrigen zu mehreren beisammenliegenden Hohlräumen in Communication stehen.

Diese lacunenartigen Hohlräume treffen wir nur in der Schlundgegend an; niemals, zu keiner Zeit, bemerkte ich solche hinter dem Schlund in der Darmgegend.

Was sind sie?

Unzweifelhaft Ueberreste eines Lückensystems, das sich zwischen dem primitiven Schlunde und dem Ectoderm befindet in der ersten larvalen Entwicklungsperiode, gebildet durch provisorische Gewebe, welche sich zwischen Schlundrohr und Ectoderm rings um den Larvenschlund herum ausspannen. BERGH<sup>1)</sup> nennt diesen von Zellen weitläufig durchzogenen Raum in seiner Gesamtheit Kopfhöhle. Und was bedeutet sie? Sie kann als nichts anderes denn als ein Rest der Furchungshöhle aufgefasst werden, jenes Theiles derselben, in welchen sich der primitive Schlund eingestülpt hat, von dessen Wandung aus Zellen die Furchungshöhle ringsum durchsprossten und sich wieder an das Ectoderm hefteten. Derselbe Vorgang, welcher sich in der ersten Periode der Hirudineenlarven-Entwicklung abspielt (Fig. 36 c), wiederholt sich in der zweiten Periode, welche der Bildung der Dauergewebe angehört. In dieser stülpt sich der Dauerschlund in den primitiven, und es wachsen in derselben Art wie zuerst von jener Zellen jetzt vom definitiven Schlund aus nach bestimmten Richtungen an die inneren Zellenschichten des Keimstreifens, in erster Linie an die Gewebelemente des Kopfkeimes hinan oder auch von diesem aus (wie auch zuerst vielleicht vom Ectoderm an den primitiven Schlund hinan) zum Schlunde hin, dieselben Bahnen einschlagend wie vormals die provisorischen Zellen, mithin radienartig vom Dauerschlunde ausstrahlende Zellenstränge bildend, die nun nicht mehr allseitig wie vom Larvenschlund aus fortwachsen, sondern meist nach unten und an die Seite abgehen, da von hier aus die an die Keimstreifen geknüpfte Gewebsentwicklung ausgeht (Fig. 28—30).

Es bleiben die Lücken selbstverständlich auch erhalten inmitten der Dauergewebe. Sie verschwinden aber, je mehr dieses sich in der Oesophagalregion ausbreitet, sie werden eingeengt, von Zellensträngen durchwachsen, Zellen wandern in sie aus, alles zielt darauf hin, diese Ueberreste aus der ersten Larvenzeit, die Kopfhöhle, spärliche Ueberbleibsel einer Furchungshöhle, zu verdrängen. Das geschieht auch sehr rasch: in Larven, welche ein ausgebildetes Blutgefäßsystem besitzen, habe ich sie nicht mehr gefunden.

1) Ueber die Metamorphose von *Nepheleis*, in: Zeitschr. f. wiss. Zool., Bd. 41, 1885.

Ich ging auf diese Höhlen näher ein, einestheils um zu beweisen, dass sie nicht Blutgefässräume sind, auch nichts mit dem Cölom zu thun haben, andernteils aber, um an sie betreffs der Blutgefässe anzuknüpfen. Wo kommen diese denn her? Sie sind ein Spalt inmitten der besprochenen Gewebswülste; derselbe wird nach hinten enger und hört schliesslich auf. Das ist wohl festzustellen. Aber damit ist nicht gesagt, dass sie als ein Spalt wirklich entstehen, sondern nur bewiesen und durch specielle Beobachtungen erhärtet, dass sie nicht etwa vom Cölom abgeschnürt werden, auch nicht der Faltung und Abschnürung eines der Blätter jenes ihre Genesis verdanken, sondern dass sie rechts und links im Gewebe der Wülste entstehen müssen, entweder durch Spaltungen desselben (ein Aushöhlen von Zellenstreifen findet sicher nicht statt) als ganz neue Gebilde, oder dass sie nicht als neue Räume geschaffen werden, wenigstens nicht in ihrer ganzen Ausdehnung, indem sie in der Schlundregion, wo sie unzweifelhaft zuerst auftreten, aus den restirenden Höhlen der Furchungshöhle hervorgehen, dass ein letzter Rest jener in eine Strecke des Gefässsystems umgewandelt und in ihr zeitlebens erhalten bleibt. Wie gesagt, ich habe diesen interessanten Process nicht beobachten können und bin nicht so glücklich gewesen, eine Communication zwischen dem Raume, der als Blutgefäss von mehreren Nachbarhöhlen unterschieden wurde, mit diesen definitiv feststellen zu können. Aber ich muss hinzufügen, dass eine solche kaum festzustellen sein wird, wenn, wie es hier der Fall zu sein scheint, sich der Blutgefässraum gleichzeitig oder doch fast gleichzeitig von den Nachbarhöhlen abkammert. Damit wird er aber noch nicht als Blutgefäss erkannt und gedeutet werden können, denn seine Auskleidung hebt ihn aus der Zahl der benachbarten Höhlen nicht heraus, auch nicht seine Lage allein, sondern erst nachdem dieser Hohlraum sich nach hinten und auch nach vorn über den Bereich der Furchungshöhlenreste hinaus fortgepflanzt hat und uns die Möglichkeit gegeben wurde, ihn von hinten, wo er als einziges Lumen jederseits herrschte, in die Schlundregion hinein inmitten der Furchungshöhlenreste nach vorn über das Schlundganglion hinaus wiederum als einziges Lumen rechts und links zu verfolgen, werden wir uns klar darüber, dass dieser Hohlraum, obwohl er von den Resten der Furchungshöhle sonst nicht zu unterscheiden ist, von besonderer Bedeutung ist, auch wenn wir aus späteren Stadien nicht erfahren, dass er allein die anderen überdauerte.

Der Stamm des lateralen Blutgefässsystems würde demnach einmal gleichsam auf passivem Wege durch Erhaltung eines Restes der Fur-

chungshöhle gebildet, so in der Schlundregion, wo er zuerst auftritt. Sodann aber bildet sich das so entstandene kurze Gefäßstück dadurch nach vorn und hinten weiter, dass es die Gewebe aus einander treibt, sich gleichsam durch dieselben Bahn bricht, denn die Reste der Furchungshöhle hören mit der Schlundregion auf: der active Weg, dem die vorderen und die langen hinteren Gefäßstämme ihre Entstehung verdanken.

Die Auskleidung der Gefäßstämme, welche in der Folge sich bedeutend erweitern, besorgen umliegende Mesenchymzellen. Fassen wir das Resultat zusammen des Entwicklungsganges des Blutgefäßsystems, wie er mit dem letzten der geschilderten Stadien der Cölomentwicklung parallel läuft.

Die beiden Blutgefäßsäume von *Nepheleis*, die „vessels“, treten zuerst, relativ spät, in der Schlundregion auf, gehen dort entweder aus Resten der primitiven Furchungshöhle hervor, welche sich nach vorn und hinten, die Gewebe aus einander drängend, activ fortpflanzen, oder sie entstehen in ihrer ganzen Länge durch Spaltung, welche in der Schlundregion beginnt. Mit dem Cölom oder dessen Blättern hat ihre Entwicklung nichts zu thun.

Wir nehmen nunmehr den zweiten Abschnitt in der Entwicklung oder genauer in der Ausgestaltung des entwickelten Cöloms auf. Derselbe wird im Larvenkörper von folgenden Vorgängen begleitet und beeinflusst: die Dissepimente wachsen von der Bauchseite aus aufwärts und trennen vom Darmtractus, welcher bisher noch ein ungegliedertes Rohr darstellte, die Taschen ab; es entwickelt sich der Hautmuskelschlauch, das Wachsthum der Gewebe, welches bisher noch wesentlich auf die Bauchseite beschränkt war, schreitet rascher um den Darm herum nach der medianen Rückenlinie zu vor, und in Kürze besitzt auch das Coconthierchen dorsal eine fast ebenso mächtige Körperwand (Epithel und Muskelschichten) wie ventral. Innerhalb des Hautmuskelschlauches breitet sich das Gallertgewebe aus zwischen diesem und dem Darm und um die Seitenhöhlen herum, und auch über der Bauchhöhle gewinnt es Platz. Wie schon früher betont wurde, behindert die mächtige Dickenzunahme der Dissepimente ganz wesentlich die Vergrößerung der Seitenhöhle; gewiss, aber darf man hier in der That von einer Concurrenz reden zwischen dem Gallertgewebe oder Parenchym, wie man es lieber nennen will, und den Höhlen des Cöloms, die im zweiten Abschnitt sehr zum Nachtheil des letzteren ausfällt?

Ja, die Leibeshöhle und vor allen ihre als Seitenhöhlen unterschiedenen Abschnitte schreiten nicht nur nicht in der Entwicklung vorwärts, sondern gehen in derselben zurück, sie werden bedeutend enger, als sie im frühen Larvenstadium waren. Bei Larven, welche die Abplattung des Bauches durch die nachgeholtte Ausbildung der Rückenfläche verwachsen haben, finden wir die noch sehr kleinen Nephridial-Trichter in Höhlen, die sie beinahe ausfüllen. Diese augenscheinlich rückschrittliche Metamorphose der Seitenhöhle wird aber ferner dadurch bedingt, dass sich die Seitenhöhle in zwei Höhlen trennt (Fig. 41). Das Gallertgewebe und vor allem die Mesenchymzellen (vielleicht ersteres nur im Gefolge des letzteren) dringen etwa in der Mitte der länglichen Seitenhöhlen besonders von der Seite her vor, schnüren sie ein und zerlegen sie so in zwei Abschnitte von fast gleichem Rauminhalt (Fig. 44). Die vordere ist leer; ich wüsste nichts zu nennen, was sie besonders charakterisirte; die hintere dagegen enthält den Trichter des Excretionsorgans. Beide Höhlen bleiben aber durch ein kanalartiges Verbindungsstück mit einander in Communication. Obwohl die Höhlen in Stadien, wie Fig. 44 uns eines zur Anschauung bringt, noch dicht bei einander liegen, ist der Verbindungs canal zwischen beiden lange nicht so klar zu erkennen wie oft bei ausgeschlüpften älteren *Nephelis*-Individuen, cf. Fig. 54, wo die Communication zwischen den beiden Höhlen ja kaum ein Canal genannt werden kann, so ausgeweitet ist sie in diesem, übrigens seltenen Falle. Der Canal wird im Laufe der postembryonalen Entwicklung sonst immer länger, da auch die Höhlen mit der Längsstreckung der Segmente fortwährend aus einander weichen.

Die Seitenhöhlen sind relativ — zum Körperumfang — am kleinsten geworden, wenn das Thierchen dem Cocon entschlüpft (Fig. 42 a u. b).

Ich betone jedoch an dieser Stelle noch ausdrücklich, dass sie stets in allen Stadien vorhanden und wohl zu constatiren sind. Auch ihre Wand, die zarte Zellenauskleidung, ist deutlich zu erkennen zu jeder Zeit der eben behandelten Larvenentwicklung. Ebenso sind die Spalten, durch welche sie mit der Bauchhöhle in Verbindung sind und bleiben, immer zu bemerken.

Die Bauchhöhle verändert sich nicht. Sie wird mehr und mehr von dem heranwachsenden Bauchmarkstrange ausgefüllt.

Im ausgeschlüpften Thiere schreitet mit diesem Gesamtwachsthum auch die Grössenzunahme der Seitenhöhle fort. Und nicht allein die hinteren Höhlen, in denen sich die Trichter zu recht imponirenden Organen ausbilden und die gewissermassen als Herbergen

dieser schon gezwungen sind, gleichen Schritt mit ihrer rapiden Umfangentwicklung zu halten — auch die Schwesterhöhlen, die vorderen, weiten sich mehr und mehr aus, proportional dem Wachsthum des jungen Thieres. So finden wir in dem Individuum, in welchem sich die ersten Vorgänge der Spermatogenese abspielen, die Seitenhöhlen wieder als recht geräumige Cavitäten (Fig. 54). Die Communication derselben mit der Bauchhöhle wird am frühesten von den verschiedenen Cavitäten des Cöloms unterdrückt, derart, dass ihr nur enge Spalten gelassen werden, die sich schliesslich nur als feine Canäle erhalten.

Am beharrlichsten erhält sich von Anfang an die Bauchhöhle, welche, wie schon gesagt, innerhalb der segmentalen Brennpunkte des Wachsthum liegt, von ihnen eingeschlossen, aber nicht beeinflusst.

Schon im Anfang dieser Arbeit habe ich angedeutet, wie BOURNE dazu gekommen ist, anzunehmen, dass die Seitenhöhlen aus dem „botryoidal tissue“ entstanden seien. Er schloss dies aus der Zellenauskleidung, welche sie ausstattet. In der That, die Zellen, welche im erwachsenen Thier die Wand der Seitenhöhlen bekleiden, ihr Epithel bilden, gleichen völlig denen, welche jene Canäle bilden, die zweifelsohne aus dem „botryoidal tissue“ hervorgehen.

Wir haben bisher die Wand der Seitenhöhlen und der Bauchhöhle, also überhaupt die Wand des Cöloms, als aus den beiden Blättern, dem somatischen und splanchnischen, gebildet beschrieben. So wie sie von Anfang an sich bildet, verbleibt sie auch im ersten Abschnitt der Entwicklungsgeschichte: eine dünne Membran, in der längliche Zellen in weiten Abständen vertheilt sind. Aber schon bald nach der Entstehung des Leibeshohlraums producirt die junge Wandung grosse kuglige Zellen, welche ihr aufsitzend in das Innere der Leibeshöhle hinein vorragen (Fig. 4, 14, 40, 41). Jene Zellen charakterisirt immer ein sehr feinkörniges, glänzendes Protoplasma, ein (im Verhältniss zur Grösse der Zelle) kleiner Kern mit einem besonders grossen Kernkörperchen.

Diese Zellen unterscheiden sich ganz und gar nicht von den im Gallertgewebe um die Leibeshöhle, die Blutgefässe herumliegenden Zellen, die übrigens vor allem auch in den Dissepimenten frühzeitig auftreten und sich rege entwickeln. Besonders lebhaft ist die Entwicklung der grossen kugligen Zellkörper innerhalb der Leibeshöhle in dem Communicationsspalte zwischen den Seitenhöhlen und der Bauchhöhle. In ihm entwickeln sich jene Zellen zu förmlichen Reihen, Schichten.

So finden wir in vorgerückten Larvenstadien schliesslich in den

Spalten zwischen den beiden Blättern noch zwei Zellschichten, also einen Spalt in den Spalt hineingeschachtelt (Fig. 42 a u. b).

Die Entwicklung der kugligen Zellen ist eine sehr rege zur Zeit der Anlage der Blutgefäße und dauert dann bis zum Ende der Larvenperiode fort, indem sie auch in den Seitenhöhlen Platz nimmt. In früheren Stadien sind die ursprünglichen Blätter sehr wohl neben den neuen Zellschichten zu constataren, und auch im ausgeschlüpften Thiere sind jene dünnen Urmembranen noch deutlich sichtbar, da sich die Schichten des unentwickelten Gewebes, das von ihnen seinen Ursprung nahm, öfters vom Peritoneum wohl künstlich abhebt. Während dann zwischen den Zellen mit dem grossen, nunmehr gestreckten, länglichen Zellkern, die noch immer das feinkörnige glänzende Protoplasma — das ich natürlich nur seinem Aussehen nach mit einem feinen Pigment vergleichen möchte, da es einen grünlichen Schimmer besitzt — auszeichnet, und durch die kleinen Kerne und grossen Kernkörperchen auffallen, die Blutflüssigkeit eingeschlossen ist, bleibt zwischen den Schichten dieser Zellen und dem Peritoneum ein in den Präparaten leerer Zwischenraum, welcher die Orientirung sehr erleichtert.

Dieselben Zellen umwachsen auch die Nephridialtrichter.

In Thieren, in denen die männlichen Geschlechtsproducte entwickelt wurden, ist es mir nicht mehr möglich gewesen, das ursprüngliche Zellenblatt in den Seitenhöhlen und in den Spalten mit Sicherheit zu erkennen, derart wuchern jene Zellen fort. Es sei hier erwähnt — ich vermeide es sonst auf die Beschreibung der späteren Entwicklung dieses merkwürdigen Zellengewebes, die für sich eine sehr eingehende und vergleichend entwicklungsgeschichtliche Untersuchung erfordern würde, einzugehen —, dass dasselbe in den Seitenhöhlen während der ersten Zeit der postembryonalen Entwicklung am mächtigsten entfaltet ist, aber noch vor der Geschlechtsreife wieder abnimmt und schliesslich nichts von ihm übrig bleibt als eine dünne Zellschicht, wie sie von BOURNE z. B. bei *Trocheta* abgebildet wurde.

Was bedeutet die Entwicklung des besprochenen Zellengewebes? Es ist mir vorläufig nur klar, dass seine Entwicklung in den Seitenhöhlen und den Spalten im Anschlusse an die Entwicklung des Mesenchymgewebes im Körper überhaupt stattfindet. Ich zweifle nicht daran, dass nur durch die Entwicklung des Mesenchymgewebes — was ist dieses mesoblastische Zellenelement auch in der Leibeshöhle anders? — innerhalb der Seitenhöhlen eine Communication zwischen diesen und den in der Gallerte ausserhalb der Leibeshöhlen um diese herum geschaffenen Canälen des „botryoidal tissue“ ermöglicht wird. Dass eine

solche aber existirt, davon habe ich mich gleichfalls wieder überzeugen müssen.

Mit der Bauchhöhle haben jene Canäle keine Beziehung, ihr fehlt auch entsprechend die Auskleidung der Mesenchymzellen.

Derart unterscheidet sich die Wand der Bauchhöhle von jener der Seitenhöhlen, und so erklärt es sich, dass wir lesen können (der Ort ist mir leider entfallen), das „Bauchgefäss“ entbehre des „Endothels“.

Wie dem auch sei, das ist mir heute am wichtigsten, dass die Auskleidung der Seitenhöhle und der Communicationsspalten dieser mit der Bauchhöhle, wie sie im erwachsenen Thier sich findet, vom ursprünglichen Peritoneum sich herleitet und innerhalb der betreffenden Höhlen und erst am Ende ihrer Ausbildung, nachdem bereits die kleinen Nephridial-Trichter in ihnen liegen, sich entwickelt; dass sie eine secundär entstandene Zellschicht ist, welche die erste sich von der Auskleidung der Ursegmenthöhle unmittelbar herleitende innere Hülle der betreffenden Abschnitte der Leibeshöhle überwuchert und verdeckt.

Ausser den Hohlräumen, welche dem Blutgefässsystem oder der Leibeshöhle angehören, finden sich bekanntlich im *Nepheleis*-Körper wie auch bei verwandten Hirudineen canalartige Höhlen, welche im erwachsenen Thier ein complicirtes System bilden, dessen Anatomie keineswegs schon hinlänglich bekannt ist. Es ist jenes System von Hohlräumen, dessen Entwicklung BOURNE auf phylogenetischer Basis festzustellen suchte und dessen Hauptmomente hier bereits angeführt wurden.

Im Embryo finden wir in schneller Aufeinanderfolge eine Wiederholung der einzelnen Momente in der Stammesentwicklung, fixirt in Typen wie *Pontobdella*, *Branchellion*, *Clepsine*, *Hirudo*, *Nepheleis*, *Aulostoma*. Gleichzeitig mit dem Auftreten der grossen kugligen Zellen im Cöloin erscheinen solche in den Seitenplatten, und schon in frühen Stadien wie Fig. 32, 36 a u. a. bemerkt man sie. Sie gleichen ganz jenen im Cöloin, ihre Gestalt ist dieselbe, und vor allem hebt sie wie diese ihr stark glänzendes, granulirtes Zellplasma, welches auch fast wie der sehr feine Inhalt in einer Drüsenzelle aussieht, aus allen anderen Gewebselementen hervor.

Ihre Entwicklung schreitet Anfangs aber nur langsam fort. In den Larven, welche die Blutgefässe erst in der Schlundregion besitzen, macht sie sich wenig bemerkbar, erst nachdem die Seitengefässe von der Kopfspitze bis zum Saugnapf die Seitenwülste durchsetzen, wird dieselbe eine, wie es scheint, plötzlich recht intensive.

Die Hauptherde der Entwicklung der Mesenchymzellen befinden sich zwischen den Seitenhöhlen neben dem Lateralgefäße. Hauptherde sagte ich, denn auch die Zellenmasse des „botryoidal tissue“ wird segmentweise angelegt. (Fig. 22, 23.)

Sie werden als traubenartige Zellenverbände angelegt, welche sich von tiefer gelegenen Zellen, „mesoblastischen“ Zellen der Seitenwülste des Keimstreifens, ableiten.

Ich kann hier eine Vermuthung betreffs der Stammzellen jener Verbände nicht unterdrücken. In Larven, in denen die Blutgefäße sich anzulegen im Begriff sind, finde ich an einer mir vorliegenden Querschnittserie in jedem Segment links und rechts je eine colossale elliptische Zelle, welche sich tief mit Carmin tingirt hat, einen relativ kleinen Kern und ein diesen fast ganz ausfüllendes Kernkörperchen besitzt. (Fig. 36 a u. 36 b.) Die Zellen liegen ziemlich genau in der Mitte zwischen dem Bauchmarkstrange und den jungen Nephridien, welche zu dieser Zeit schon über die ersten Stadien der Anlage hinaus sind.

Ausserdem stimmt ihre Lage merkwürdig mit jener der Trichterzellen, der Stammzellen der Schleifentheile der Nephridien, überein: sie liegen nämlich an der vorderen Wand des Dissepiments und noch der Seitenhöhle an.

Ich habe diese riesigen Zellen, welche sich wiederum durch ihr fein granulirtes Plasma und die anderen oft wiederholten Merkmale als Verwandte der Mesenchymzellen bekunden, nicht an jüngeren Larven auffinden können.

Ich verwechsle sie nicht mit anderen auffälligen Zellen, welche noch mehr einwärts, mitten zwischen riesigen Mesenchymzellen und dem Bauchmark, liegen und übrigens fast unmittelbar an das definitive Epithel grenzen, während jene tiefer im Gewebe liegen. Es scheinen letztere bipolare Zellen zu sein, wenigstens zeigten sie im Längsschnitt je einen nach hinten und vorn abgehenden Fortsatz. Ihre Bedeutung ist mir nicht klar geworden. Sie fanden sich noch in relativ alten Larven, in denen die erst erwähnten Zellen bereits wieder verschwunden waren. (Fig. 36 a, z.)

Obwohl ich jenen Zellen, in denen ich die Stammzellen des „botryoidal tissue“, soweit es sich aus dem erwähnten Zellenballen zwischen den Seitenhöhlen entwickelt, vermuthete, meine grösste Aufmerksamkeit geschenkt habe, bin ich auch über ihr ferneres Schicksal wesentlich im Unklaren geblieben. Soviel konnte ich, wie Fig. 36 a zeigt, constatiren, dass sie für ganze Reihen von Mesenchymzellen der Aus-

gangspunkt der Entwicklung sind, ich fand sie ferner auch in ein wenig älteren Larven wieder, niemals aber deutlich in jenen, in welchen sich die grosse Masse von Mesenchymzellen an den bewussten Orten, die also hinter den muthmaasslichen Stammzellen liegen, breit gemacht hatte.

Folgende Idee ward nämlich der Wegweiser meiner Untersuchung: Ich glaubte in den kolossalen Zellen Analoga der Nepridialtrichterzellen sehen zu müssen, nicht allein, dass sie, wie diese die Schleifen-theile der Nepridien bilden, in ähnlichem Entwicklungsgange den Canälen des botryoidal tissue den Ursprung geben, sondern jene auch wie die Trichterzellen die Beziehung zwischen Cölom und Nepridialductus vermitteln und auch die Verbindung zwischen dem späteren Canalsystem der Mesenchymzellen und dem Cölom herstellen sollten. Ich glaubte mithin, dass die Communication zwischen den Canälen der Mesenchymzellen und dem Cölom, d. h. den Seitenhöhlen, von Anfang an mit der Entstehung des Mesenchyms zugleich gesichert sei, aber erst ins Leben trete nach der Vollendung des Canalsystems durch Vermittlung jener Stammzelle.

Wie gesagt, ich habe sie nicht mehr in dem entscheidenden Stadium nachweisen können. Ich deutete schon an, dass die Entwicklung des Mesenchymgewebes eine sehr plötzliche und bis zum Stadium der Zellenballen eine ungemein rasche sein müsse. Wahrscheinlich fehlen mir hier Verbindungsglieder, obwohl ich sonst in der Kette der gesammelten *Nepheleis*-Embryonen keine Lücke bemerkt habe.

Kehren wir zu dem Ballen der Mesenchymzellen zurück. Sie werden von vielfach verschlungenen, wie es scheint aufgeknäuelten Zellenreihen gebildet, ein unentwirrbares Durcheinander. Wären die Zellen desselben nicht so sehr charakteristisch, so könnte man die Zellenverbände, welche sie bilden, leicht mit den gewundenen Zellenreihen der Excretionscanäle verwechseln.

In der Folge lockern sich diese Zellenverbände: die Zellen rücken aus einander, viele sondern sich weit ab. Sie dringen aufwärts jederseits um den Darm herum. Reichliche Massen derselben liegen auch, wie erwähnt, in den Septen.

Die Fortentwicklung ist folgende: die Zellen, welche entweder den ursprünglichen Verband, die Anordnung in Reihen, bewahrt haben, bekommen Durchbohrungen, die bald hier, bald dort auf Kosten des Zelleibes in deren Verbände auftreten, es erscheinen viele Lücken, die endlich alle mit einander verschmelzen, ein Lumen bildend, das sich mehr und mehr ausweitert, zuerst unregelmässig, bald eng, bald

weit ist, aber bedeutend geräumiger als der scharf begrenzte, gleichmässig enge, geringfügige Canal im Schleifentheil der Nephridien, der doch in analoger Weise entstanden sein soll. (Fig. 53 a—f.)

Es ist wahrscheinlich, dass, wie BOURNE es angiebt, auch Zellen nachträglich Reihen bilden und sich diese dann aushöhlen; denn es sind ja viele Zellen aus der Ordnung der Anlage ausgeschieden.

Durchbohrte Zellen begegnen uns schon in Larven, die typischen Zellenanäle dagegen treten erst im ausgeschlüpften Thiere auf.

Wenn ich auf die Entwicklung des „botryoidal tissue“ einging, so geschah es nur, um die Entwicklungsgeschichte des Cöloms, insbesondere die der Seitenhöhlen, gewissermaassen zu ergänzen, indem ich zu schildern versuchte, auf welcher ganz anderen Weise sich die canalartigen Hohlräume anlegen, mit denen sie zwar später communiciren, mit denen sie aber genetisch nicht mehr zu thun haben, als etwa die Nephridien mit dem Cölom. Dazu kam, dass BOURNE die Seitenhöhlen durch Spaltung des „botryoidal tissue“ hervorgegangen glaubt, ein Irrthum, der nur dann vollständig widerlegt wurde, wenn der Entwicklungsgeschichte der Seitenhöhlen die der Canäle des „botryoidal tissue“ entgegengestellt wurde. Endlich spielte ja auch das Mesenchym in der Entwicklungsgeschichte der Seitenhöhlen selbst eine Rolle, und der Entwicklung des botryoidal tissue im Cölom mussten die Grundzüge der Entstehung desselben ausserhalb jenes entgegengesetzt werden.

Das Canalsystem des „botryoidal tissue“ wird gebildet von durchbohrten Zellen — die Seitenhöhlen sind ein Spalt der Ursegmente, damit möchte ich die Angelpunkte, um die sich die vorliegenden Untersuchungen gedreht haben, kennzeichnen.

Ich darf demnach hier abbrechen, ohne erörtert zu haben, welches die Beziehungen zwischen dem Canalsystem der Mesenchymzellen zu den Blutgefässen sind, nachdem ich nur flüchtig selbst jenen zwischen den nachträglich entstandenen Canälen und dem Cölom Beachtung geschenkt habe.

Dass zwischen Blutgefäss und Leibeshöhle in der Larve und auch im ganz jungen dem Cocon entschlüpften Thiere keine Communicationen bestehen, sichert ausser dem entwicklungsgeschichtlich-anatomischen Befunde die Beobachtung, dass das Blut im ganz jungen freien *Nepheleis* eine vollständig andere Farbe hat als die Flüssigkeit, welche das Cölom erfüllt: jenes ist roth, diese ist gelb. Später geht der Unterschied in der Farbe verloren.

### Entwicklung der Nephridien.

Die vorliegende Arbeit würde mit Recht grosser Unvollständigkeit geziehen werden, wollte ich es unterlassen, auf die Entwicklung des mit der Leibeshöhle im engsten Anschluss stehenden Excretionsapparats einzugehen. Gewiss ist *Nepheleis* nicht das günstigste Object für dieses Studium, schliesslich ist es mir aber doch gelungen, den Entwicklungsgang der Nephridien heraus zu bringen, und soviel ich aus der vorläufigen Mittheilung von BERGH entnehmen konnte, werden sich meine Resultate denen jenes Autors anschliessen, welchem die viel günstigeren *Aulostoma*-Larven als Untersuchungsobject dienten.

Der Entwicklungsvorgang der Nephridien der Kieferegeln stimmt fundamental mit den von dem genannten Autor bei *Criodrilus*<sup>1)</sup> gewonnenen und neuerdings bei *Lumbricus*<sup>2)</sup> erhärteten Befunden überein.

An hinteren Ende der Gewebsplatten der Segmente, in denen die Ursegmenthöhlen eben aufgetreten sind, erscheinen grosse kuglige Zellen, an denen besonders der kolossale sich färbende Kern mit dem bedeutenden Nucleolus auffällt. Die Zellen liegen an der hinteren Grenze des Segments, mithin an der Vorderwand des Septums (Fig. 19 u. 35). Es sind diese Zellen die Homologa der BERGH'schen Trichterzellen sowohl von *Criodrilus* als auch von *Lumbricus*. Ihre Lage ist dort dieselbe. Bei *Lumbricus* sollen sie schon zu sehen sein, während die Ursegmente noch solid sind. Es ist übrigens wohl möglich, dass sie auch im *Nepheleis*-Embryo schon früher zu constatiren sind, unverkennbar sind sie jedenfalls erst in Stadien, wie Fig. 19 eins darstellt. Die Trichterzellen — ich kann nichts besseres thun, als diesen Namen für die Urzellen der Nephridien zu adoptiren — befinden sich, da sie an der vorderen Wand des Septums liegen, unmittelbar an der Wand der vor ihnen sich befindenden Ursegmenthöhle des betreffenden Segments. Nach hinten sprossen jene Zellen hervor, welche sich ganz wie bei *Lumbricus* später in Reihen anordnen. Es sind breite, plattgedrückte Zellen mit elliptischen Kernen. Die jungen Nephridien sind vom Peritoneum bekleidet. (Fig. 36, 37 u. 38.)

Eine Verbindung der Nephridien unter einander vermochte ich zu keiner Zeit nachzuweisen, sie werden jedes für sich angelegt, und

1) BERGH, R. S., Zur Bildungsgeschichte der Excretionsorgane bei *Criodrilus* in: Arb. Zool. Institut z. Würzburg, Bd. 8, 1888.

2) Neue Beiträge für Embryologie der Anneliden. I. Z. Entwickl. u. Differenzg. des Keimstreifens v. *Lumbricus* in: Zeitschrift f. wissenschaftl. Zoologie, Bd. 50, 1890,

ferner schreitet ihre Entwicklung, wie auch sonst bekannt, von vorn nach hinten fort, indem von den Trichterzellen aus durch fortgesetzte Zelltheilung die Schleifen gebildet werden.

Um die Lage der Trichterzellen zu illustriren, habe ich zwei auf einander folgende Querschnitte einer jungen Larve mit der Camera über einander gezeichnet und ausgeführt. (Fig. 18.) Der untere hintere Schnitt ist durch die Gewebsplatte eines Ursegments derart gefallen, dass er das Septum tangirt und die Trichterzelle getroffen hat. Der obere, vordere Schnitt brachte die Ursegmenthöhle, die Seitenhöhle, in welche die Trichterzelle hineinragt. So wird die Lage der Trichterzellen schon aus dem Studium von Querschnitten erkannt. Die Trichterzelle verändert auch bei *Nepheleis* nicht etwa später den Ort, an dem wir sie zuerst feststellten.

Während die von den Trichterzellen nach hinten abgeschnürten Zellen Reihen bilden, welche in das nach hinten folgende Segment hinein vordringen, nämlich die noch soliden Schleifen, hat auch die Trichterzelle selbst begonnen, sich zu verändern.

Sie schnürt nämlich Zellen ab, welche sie kranzartig umlagern, und die wie die Trichterzelle in das Lumen der Seitenhöhle hineinragen. (Fig. 36 b.) So sehen wir in recht jungen Stadien vier kleine Kerne dem grossen der Trichterzelle unmittelbar angelagert, wie z. B. in Fig. 36 b, einem etwas schiefen Querschnitt, wo nur die Trichterzelle mit ihren jüngsten Sprösslingen getroffen ist. Der nach hinten folgende Querschnitt dieser Serie zeigt den Schleifenfortsatz der abgebildeten Trichterzelle.

Die Trichterzelle ist nunmehr thätig, den Trichter zu bilden, indem sie fortgesetzt mehr Zellen den Ursprung giebt, welche sie in die Mitte nehmen. Noch nachdem bereits sechs Zellen einen vollständigen Kranz um sie bildeten, habe ich, wie in Fig. b, Taf. XLI die Trichterzelle mit dem auffälligen Kern deutlich constatiren können. Fig. 36 d zeigt den jungen Trichter in einem der entsprechenden Stadien längsgetroffen, er bildet einen nur wenig ausgehöhlten Zellenteller.

In der Folge, nachdem die Zahl der den Trichter bildenden Zellen noch gewachsen war, habe ich die Trichterzelle aus dem Auge verloren. (Fig. 36 e, Fig. a, Taf. XLI.) Auch die Entwicklung der Trichteranlagen findet in der Larve statt und beginnt in Larven, welchen noch die Blutgefässe fehlen. Das ausschöpfende Thier besitzt, soviel ich beurteilen kann, das gesammte Zellenmaterial, aus welchem sich der Trichter aufbaut und jetzt auszugestalten beginnt.

Die Zellen zeigten bisher keine besondere Gestalt, sie lagen so

dicht zusammengedrängt, dass die Kerne fast unmittelbar an einander anschlossen. Mit der Ausgestaltung des Trichters fangen die Zellen an, erheblich zu wachsen, die Kerne rücken auseinander (Taf. XLI Fig. c). Jede Zelle schnürt sich von der Nachbarzelle ein wenig ab, und schliesslich schnürt sie sich selbst nach der Mitte zu so stark ein, dass ihr Leib in Lappen zerfällt, die nur durch ein centrales Zellstück, in dem der Kern ruht, zusammengehalten werden und jeder Zelle das Aussehen einer Kreuzblume geben, zumal auch dunkler sich färbende Linien wie Adern vom grossen kugligen Kern aus in jeden Lappen strahlen. Die so merkwürdig ausgestatteten Zellen des Nephridialtrichters, an denen noch die Wimpern auftreten, hat bereits LEYDIG<sup>1)</sup> bei *Nepheleis* erkannt und naturgetreu abgebildet. Die Ausgestaltung der Trichterzellen ist bald nach der Anlage der Hoden zu Ende, und bereits nach völliger Entwicklung der männlichen Geschlechtsschläuche verrathen sie ihre spätere typische Form.

In den Larven auch tritt bereits die Durchbohrung der soliden Zellenschleifen ein. Der enge Canal bildet sich in der Mitte der Zellenreihen, so dass die Kerne nicht einseitig ihm später anliegen.

Ich vermthe, dass auf demselben Wege, wie das Lumen in den soliden Zellenschleifen geschaffen wird, eine Durchbohrung vom Schlingentheile in den Trichter hinein zu Stande kommt und zwar auf Kosten der Trichterzelle, wohl durch Resorption dieser.

Wir haben die Entstehung der inneren Oeffnungen, der Trichter der Nephridien und ihrer Schlingentheile, kennen gelernt und müssen uns mithin zur Entwicklung der äusseren Oeffnung und der Ampullen der Excretionscanäle begeben.

Ueber diese sagt BERGH in seiner Mittheilung: „Dagegen entsteht das Epithel der contractilen Endblasen als Einstülpungen der (definitiven) Epidermis. Diese Endblasen haben in den Nephridien der Lumbriciden kein Homologon.“

Schon der vom Schlingentheile durchaus verschiedene Bau dieses letzten ausführenden Abschnittes des Excretionsorgans im erwachsenen Thiere legt die Vermuthung eines verschiedenartigen Ursprungs dieses und jenes nahe. Dieselbe bestätigt sich. Die Einstülpung geht von einer knospenartigen kleinen Verdickung in der Epidermis aus, die sich durch ihren Reichthum an Kernen auszeichnet, und bildet zunächst einen Zellenstrang, der gegen den Rücken hinauf wächst, ein Lumen ist kaum

---

1) Zum Circulations- u. Respirations-Syst. v. *Nepheleis* u. *Clepsine*, in: Ber. d. Zoot. Anstalt z. Würzburg, 2. Ber., 1849.

zu constatiren. Dieser zeigt an seinem inneren Ende eine kleine Anschwellung.

Der Zellenstrang und die innere Endanschwellung weiten sich aus, jener bildet den Canal, diese die Endblase, auf deren Zellenauskleidung ein Wimperbesatz entsteht.

Auch diese Vorgänge spielen sich im Cocon ab, etwa parallel mit dem Vorgange der Abschnürung der Taschen vom Darmrohr durch die Septen.

Das dem Cocon entschlüpfende junge *Nephelis*-Individuum besitzt demnach ein in der Anlage vollständiges Excretionsorgansystem.

### Entwicklung der Geschlechtsorgane.

Die Geschlechtsorgane von *Nephelis* entwickeln sich nicht zu gleicher Zeit. Während die Ovarien schon in der Larve, also dem im Cocon eingeschlossenen jungen Wesen, aufzufinden sind, vermochte ich die entsprechenden Theile der männlichen Geschlechtsorgane, nämlich früheste Entwicklungszustände derselben, erst in den jungen Thieren nachzuweisen, welche bereits den Cocon verlassen hatten und im Wasser sich umherbewegten.

Bei Larven, in denen die beiden lateralen Blutgefäßstämme schon ausgebildet waren, in denen aber von dem nach aussen führenden Ductus der Nephridien noch nichts zu bemerken war, fand ich jederseits vom Bauchmark eine beträchtliche Strecke hinter dem definitiven Schlunde in der engen Communication von Bauch- und Seitenhöhle ein längliches Zellenhäufchen, das nach dem Bauchmark zu sich verjüngt und mit der Spitze fast in der Bauchhöhle selbst liegt; ein Spinalnerv geht gerade an derselben vorbei, sie beinahe streifend; das andere etwas aufwärts gerichtete Ende ist ein wenig angeschwollen und abgerundet (Fig. 24 u. 45). Das Zellenhäufchen, welches einen dünnen soliden Strang bildet, ist dem Peritoneum fest angedrückt und hat sich zweifelsohne an seiner Wandung entwickelt. Es gelang mir, auch noch kleinere Zellenhäufchen am nämlichen Orte nachzuweisen, als ihn das in voriger Figur berücksichtigte Stadium zeigt. Es treten in allen weniger die Zellkörper als die kleinen elliptischen Kerne hervor. Am Längsschnitt finden wir das Zellenhäufchen, das junge Ovarium, zwischen dem sechsten und siebenten Ganglion (excl. Gehirn) wieder, es ist ein wenig älteres Stadium: ein Kreis von Zellen, um vom Schnitt durch das Ovarium zu reden, schliesst eine mittlere Zellenreihe ein. Die Zellen sind ein bischen grösser geworden. Das Ovarium ist

der hinteren Wand des Septums angepresst, ein Theil seiner Oberfläche kann aber von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült werden.

Das Ovarium liegt wohl von Anfang an nicht nackt in der Leibeshöhle, und mit den Geschlechtszellen zugleich wird das Peritoneum eine Membran als Hülle um dasselbe entwickeln. Eine solche verräth der scharfe Contour des Häufchens, eine sehr feine, hellere, glänzendere Schicht, welche ihn ringsum umgiebt und der ich auch in dem jüngsten Stadium schon einen Kern ab und zu angedrückt fand (Fig. 45). Ohne alle Schwierigkeiten ist eine Tunica propria um das Ovarium herum in älteren Stadien, aber in noch vom Cocon umschlossenen nachzuweisen, wie es Fig. 46 zur Anschauung bringt. Es ist hier der interessanteste und wesentlichste Grad in der Entwicklung des jungen Ovariums erreicht. Der immer noch aus relativ wenigen Zellen bestehende ovale Haufen — die Zellen nebst ihren Kernen sind wiederum gewachsen — liegt dorsal der Wand einer geräumigen Höhle, in der er sich befindet, unmittelbar an und hängt von dieser Wand in dieselbe hinab. Das Ovarium befindet sich noch genau in derselben Lage, in der wir seine Existenz zuerst feststellten, und es muss als sicher betrachtet werden, dass dem Ovarium vom splanchnischen Blatte aus der Ursprung gegeben wurde. Denn an dieses ist es, wie es schon Anfangs deutlich zu erkennen war, aber im vorgeschrittenen Stadium noch viel klarer festzustellen ist, immer und jetzt noch geheftet. Aber eins ist anders geworden: die Höhle, in der das Ovarium liegt, befindet sich nicht mehr mit der Bauchhöhle in offener Gemeinschaft, sondern hat sich von derselben abgeschnürt, sie grenzt unmittelbar an sie. Die Höhlen zeigen eine gut hervortretende zellige Auskleidung. Die Ovarialhöhle, wie wir den selbständig gewordenen, vom Cölom sich abtrennenden Hohlraum, welcher die Geschlechtszellen birgt, nennen können, ist geräumiger geworden als vorhin der Abschnitt, in dem die Geschlechtszellen sich zu entwickeln anfangen, er hat sich geweitet und ist noch viel zu gross für den kleinen Eierstock. Ihr oberes, sie auskleidendes Zellenblatt liegt dem Entoderm dicht an, die Wand zwischen der Bauchhöhle und ihr wird nur aus den Hüllblättern, dem Peritoneum der einen und der anderen Höhle, gebildet.

Betone ich das noch einmal, was mir recht wichtig für die Entwicklung der weiblichen Geschlechtsorgane dieses Kieferegels erscheint, so möchte ich nur resumiren:

Die Ovarien entwickeln sich am Peritoneum in Abschnitten der Leibeshöhle, welche sich später mit der fortschreitenden Entwicklung von derselben abschnüren

und selbständig, ohne mit ihr ferner zu communiciren, jederseits neben ihr (der Bauchhöhle) als besondere Cavitäten, Ovarialhöhlen, liegen bleiben.

Die weitere Entwicklung der Ovarien gestaltet sich sehr einfach.

Bereits in dem Stadium, welches wir zuletzt betrachteten (Fig. 47), zieht sich jeder Sack des Ovariums in einen Zipfel aus, welcher medianwärts unter dem Bauchmark zwischen Bauchhöhle (d. h. deren äusseres Blatt, Somatopleura) und Körperwand sich einzwängend, vordringt. Mit andern Worten, es streben die beiden Ovarialhöhlen danach, sich durch die von links und rechts nach der Mitte vorwachsenden Zipfel unter dem Bauchmark in der Bauchwand des Körpers zu vereinigen. Auch dieses Stadium wird von *Nepheleis* noch im Cocon erreicht, indem dem Ovarienpaar eine epitheliale Einstülpung von aussen her entgegenkommt (Fig. 48). Sie bildet die äussere Geschlechtsöffnung und die Eileiter des Ovarienpaares. Dass dasselbe an Umfang zunimmt, nach hinten fortwächst in gleichem Maasse, wie sich die Keimzellen vermehren, ist selbstverständlich. Das rasche Wachstum der Ovarien fällt aber in die postembryonale Periode, im Cocon bleibt es bei den kleinen Anlagen, wie sie Fig. 48 zeigt; die Zellenvermehrung ist bisher durchaus nicht sehr bedeutend gewesen.

Es wäre noch hinzuzufügen, dass sich zwischen Ovarial- und Bauchhöhle immer mehr Gewebe eindringt und jene von letzterer entfernt.

Recht schwierig ist das Studium der Entwicklung des männlichen Geschlechtsapparats, da die Anlagen, welche dem Wesentlichsten desselben, den Hoden, den Ursprung geben, äusserst geringfügig sind, so dass selbst mit der Zeit und mit Geduld nicht in allem schliesslich das Erkennen triumphirt.

Deshalb will ich es durchaus nicht bestimmt versichern, dass auch die Anlagen der Hoden erst im ausgeschlüpften Thier sich vorfinden; ich sage nochmals, ich fand sie nicht in jüngeren, nicht schon im Coconthierchen. Ich betone: die Anlagen der Hoden, die Hoden selbst entwickeln sich viel später in schon recht grossen Thieren, wenn die Ovarien bereits sehr respectable Säcke bilden. Um mir die Anlagen des Geschlechtsapparats zu Gesicht zu bringen, bediente ich mich mit schönem Erfolg einer Doppelfärbung von EHRlich'schem Hämatoxylin und Eosin, brachte das Object, die Schnitte, auch noch in Pikrin-Terpentin und erhielt dann eine Reihe von Farbentönen, die mich schätzenswerth unterstützen, die Gewebe aus einander zu halten. Denn gerade jetzt, wo wir in das Stadium der lebhaftesten Entwick-

lung des Mesenchymgewebes eintreten, bedarf man der Farben sehr, um aus ihrem Zellengewirr andere Zellenelemente herauszuheben. Hämatoxylin allein färbt viel zu gleichmässig und viel zu dunkel, auch Carmin differenzirt nur mässig. Durch die genannte Doppelfärbung dagegen erreichte ich es, dass die Anlagen der Geschlechtssäcke sich scharf aus dem rothen Untergrunde mit dem in mannigfaltigen Abstufungen von roth bis violett gefärbten sonstigen Kernen und Zellen allein tief blau abhoben und so wie gewünscht differenzirten.

Die Anlage des inneren Geschlechtsapparats — ich habe fürerst nur das Vas deferens und die Hoden im Auge — geht aus von einer soliden platten Zellenleiste, welche sich aus mehreren Zellenreihen zusammensetzt. Die Entwicklung der Zellenleiste schreitet von vorn nach hinten vor; so ist sie in der vorderen Körperhälfte des mir vorliegenden jungen Thieres schon recht gut festzustellen, in der hinteren dagegen vermisste ich jede Spur einer Anlage, die ich als jene Zellenleiste deuten könnte. Ausserdem aber ist zu bemerken, dass die Entwicklung der Leiste nicht in ihrer ganzen Länge eine continuirlich gleichartige, etwa nur langsam nach hinten abnehmende ist, sondern — das deutet die verschiedene Dicke der Leiste in gewissen Intervallen an — eine segmentale sein muss. In jedem Segment ist sie in der Gegend der Trichterhöhle am stärksten, vor und hinter dieser wird sie schwächer. In seiner frühesten Anlage wäre demnach der männliche Geschlechtsapparat auch von *Nepheleis* der Segmentation unterworfen. Wie bekannt, ist nämlich die Anordnung der Hoden nicht, wie z. B. bei *Hirudo*, eine metamere, sie sind nicht in Kapseln eingeschlossen, sondern hängen vielmehr wie Beeren traubenförmig am Vas deferens, welches, um das Bild zu vervollständigen, den gemeinsamen Stiel bildet. Die metameren Anschwellungen der Zellenleiste verwischen sich sehr bald und sind nur in den allerersten Stadien zu bemerken.

Ein Querschnitt durch die Zellenleiste zeigt in der vorderen Region an unserem Object vier Zellen oder eigentlich nur vier winzige Kerne, welche bei weitem nicht die Grösse derjenigen der Keimzellen im Ovarium erreichen. Sie bilden ein kleines Häufchen (Fig. 49—51 u. Fig. 43).

Das Beachtenswertheste ist nun wieder die Lage des Häufchens. Es liegt natürlich ventral, aber viel seitlicher als die Keimanlage des Ovariums, die Leiste zieht sich unter den Darmtaschen entlang und scheint der Längsmuskelschicht des Hautmuskelschlauches unmittelbar angepresst. Die Längsmuskelschicht ist aber, wie wir feststellten, vom

Peritoneum bekleidet, von der Zellschicht, welche die ursprüngliche Hülle des Cöloms bildete und die trotz des Mesenchymgewebes und ihrer überaus zarten Structur noch wohl festzustellen ist. Dem Peritoneum ist auch das Zellenhäufchen angelagert; von ihm nimmt die Zellenleiste, welche die Anlage der inneren Theile der männlichen Geschlechtsorgane repräsentirt, gleichwie die entsprechenden Organe des weiblichen seinen Ursprung, und ebenso wie die jungen Ovarien befinden sich jene Abschnitte der Leiste, welche nicht schon in die Dissepimente eingeschlossen sind, in Abschnitten des Cöloms und zwar in jenen Spalten, welche die Seitenhöhlen mit der Bauchhöhle in Communication setzen, an der Grenze der Seitenhöhlen.

Verfolgen wir die Leiste nach hinten, so finden wir statt des Zellenhäufchens, das bald aus nur drei, bald auch aus vier über einander geschichteten Zellen besteht, wo immerhin noch Zellplasma zwischen den Kernen wahrnehmbar ist, sie gleichsam mit einander verklebt, schliesslich an der bewussten Stelle nur drei dicht neben einander liegende kleinste kuglige Kernchen an der Wand des Peritoneums hervorgesprosst, um die herum auch kaum die Spur eines Zelleibes zu entdecken ist (Fig. 51). Das war das primitivste Stadium in der Anlage der Zellenleiste und mithin in der Anlage des männlichen Geschlechtsapparats, welches ich festgestellt habe.

Setzen wir unser Studium aber an älteren Thieren fort, so bemerken wir, dass sich die Zellenleiste vom Cölom abgeschnürt hat und nunmehr unter demselben im Mesenchymgewebe liegt, das indessen zwischen Peritoneum und Hautmuskelschlauch eingewuchert ist. Noch ist die Leiste kaum von jener ersten Anlage im Cölom verschieden. Allmählich bemerken wir folgende Veränderungen. Die Leiste, welche ursprünglich einen länglichen Querschnitt besass, formt sich in einen runden Zellenstab um, in dem die Kerne noch keine besondere Anordnung verrathen. Später aber sehen wir, wie im Querschnitt dieses Zellenstabes die Kerne, deren Zellkörper nunmehr deutlich zu unterscheiden sind, sich kreisförmig anordnen um einen centralen Kern herum. Sie machen so den Eindruck eines Epithels, und wenn die mittlere Zelle nicht wäre, so hätten wir auch ein Lumen, das sie umschliessen. Dieses bildet sich aber trotzdem. Der Stab wird dicker, der Zellenkreis oder richtiger der Zellenmantel weitert sich und so entsteht um die ventral gelegene Zellenreihe herum ein Spalt; wir müssen demnach jetzt von einem Zellenschlauch reden, in den sich der Zellenstab umwandelte: aus der Genitalleiste ging ein Genitalschlauch hervor (Fig. 52).

Die beiden Geschlechtsschläuche, welche bereits — dies sei gleich vorweg gesagt — mit den schon vorhandenen Anlagen des männlichen Copulationsapparates in Verbindung stehen, sind bis in die Analgegend hinein zu verfolgen.

Man sollte vermuthen, dass jene Zellenschläuche mit dem mässig hohem Epithel der ungefähr cubischen Zellen mit ihren kugligen Kernen und ihrem engen Lumen die Vasa deferentia vorstellen und zwar in ziemlich fertigen Zustande, denn beim erwachsenen Thiere ist die Wandung derselben nicht anders gebaut und die Röhren selbst sind kaum umfangreicher geworden. Dem ist nicht so oder wenigstens nicht ganz so; sie nehmen unser hohes Interesse in Anspruch vor allem als Anlagen der Hoden, gewissermaassen als ihr Stamm. Dass sie auch die Leitungswege der männlichen Geschlechtsproducte herstellen, resultirt aus der Art der Anlage der Hoden und ihrer Beziehung zu derselben. Deshalb nannte ich sie Geschlechtsschläuche.

Während der Ausbildung dieser, so weit sie bisher geschildert wurde, ist von den Hoden noch nichts vorhanden. Die Anlagen der Hodensäcke besitzt die junge *Nepheleis*, sobald am Geschlechtsschlauch kleine Knospen auftreten, die von Ausstülpungen gebildet werden, deren die Wand des oberen, dem Rücken zugekehrten Umfanges des Geschlechtsschlauches eine reichliche Menge hervorbringt. Es sind dies je nach den Entwicklungsstadien winzig kleine oder grössere Hohlknospen, die eine ähnliche Zellauskleidung wie der Geschlechtsschlauch, an dem sie hervorsprossen, charakterisirt. Die Knospen werden grösser und grösser, sie schnüren sich vom Geschlechtsschlauch ab, in dem sie sich am Verwachsungsringe einschnüren, aber nicht vollständig, sondern nur soweit, dass ein hohler Stiel gebildet wird, der später sich wohl verlängert, aber zeitlebens eine Communication zwischen der Knospe, die zum Sack auswächst, und dem Geschlechtsschlauch bestehen lässt.

Der junge Hodensack tritt sofort in Thätigkeit, es spielen sich in ihm bald nach seinem Entstehen die ersten Stadien, welche der Spermabildung vorausgehen, ab. Letztere hier zu schildern, ist nicht meine Absicht, aber ein kurzer Blick in den jungen thätigen Geschlechtssack ist zur Vervollständigung der Entwicklungsgeschichte unerlässlich.

Das ihn auskleidende Epithel erinnert an die Bekleidung des Cöloms; die Zellen haben sich mit der fortschreitenden Ausweitung des Sackes ausgezogen, eine dünne Membran gebildet, in der die spindligen Kerne in grösseren Zwischenräumen vertheilt sind. Aber

eine Partie der Wand des Geschlechtssackes verhält sich anders: hier haben wir eine hohe Zellschicht, welche aus dicht an einander gedrängten würfelförmigen Zellen besteht, in denen grosse kuglige Kerne liegen; das Plasma der Zellen färbt sich äusserst intensiv. Es ist das Lager der Keimzellen der männlichen Geschlechtszellen, welches aus einem Theil der epithelialen Wandung des Hodensackes hervorgeht (Fig. 52).

Aus dem Bereich des Keimlagers haben sich einzelne Zellen, die im Lumen des Hodensackes freiliegen, offenbar losgelöst und sind in dasselbe hineingefallen, und schon in sehr jungen Hodensäcken sieht man jene Zellenkugeln, Rosetten auf Schnitten, wie sie WALTER VOIGT<sup>1)</sup> in seiner eingehenden Arbeit beschreibt. Das mag genug sein, um den Hoden als solchen zu kennzeichnen (Fig. 54). Die Entwicklung der Hoden findet in der ganzen Länge des Geschlechtsschlauches von diesem aus statt — es wurde erwähnt, dass die Hoden von *Nepheleis* keine metamere Anordnung verrathen — mit Ausnahme eines Abschnittes etwa von der Länge eines Segmentes, welcher der Einmündung in den Ductus ejaculatorius folgt und steril ist.

Indem der Geschlechtsschlauch auch nach der Entwicklung der Hoden bestehen bleibt als das, als was er angelegt wurde, als ein Zellenrohr, und einen Communicationsgang mit jedem Hodensacke bewahrt, wird er ohne weiteres zum Leitungswege der Samenelemente gestempelt, er wird Vas deferens, und mit diesem setzt sich der musculöse Apparat in Verbindung, welcher hauptsächlich im Dienste der Copulation steht und nach aussen mündet.

Das Resultat dieser Darlegung der Entwicklung der samenbereitenden Organe im *Nepheleis*-Körper lässt sich kurz zusammenfassen:

Die Anlage der Hoden lässt sich auf eine Zellenleiste zurückführen, die aus der Verschmelzung von Anlagen, die in jedem Segment ihren Ursprung im Cölom am Peritoneum als geringfügige Zellenwucherungen genommen haben, hervorgegangen sein muss. Die Leiste schnürt sich in ihrer ganzen Länge vom Cölom ab, höhlt sich aus und formt sich so in einen Schlauch, den nämlichen Geschlechtsschlauch, um. Dieser bringt die Hodensäcke hervor, indem er zahlreiche Aus-

1) WALTER VOIGT, Ueber Ei- und Samenbildung bei Branchiobdella, in: Arb. Zool. Inst. z. Würzburg, Bd. 7, 1885.

stülpungen entwickelt, die sich mehr und mehr ausweiten, aber für immer mit dem Geschlechtsschlauch in offener Verbindung verbleiben. Das Epithel der Hodensäcke, das von dem des Geschlechtsschlauches her stammt und in letzter Instanz vom Peritoneum, entwickelt das Keimlager der männlichen Geschlechtszellen. Der Geschlechtsschlauch bleibt bestehen und übernimmt die Function eines Vas deferens.

Der im Fundament ähnliche Gang in der Entwicklung von Ovarien und Hoden bei *Nepheleis* ist einleuchtend. Nur ist der des Hodens complicirter, das Princip liegt versteckter.

Die Anlagen beider stammen von der Zellenbekleidung des Cöloms ab. Das Keimlager des Ovariums entwickelt sich direct an seiner Wand und sogar in seiner Höhle selbst. Beim Hoden dagegen bildet sich von gewissen Theilen der Leibeshöhle aus die Anlage einer neuen Höhle, freilich durch Abschnürung eines soliden Zellenstranges, und aus dieser erst gehen jene Cavitäten hervor, in der die Hoden entstehen. Entspricht das Keimlager an der Wand des Hodensackes dem Ballen der Keimzellen in der Ovarialhöhle, so muss das Vas deferens nebst seinen Aussackungen, den Hodensäcken, als gleichwerthig der Ovarialhöhle, deren sich verlängernde Endabschnitte später ja auch die Function der Oviducte übernehmen, betrachtet werden.

Mit der Anlage der weiblichen Geschlechtsöffnung zugleich ist auch die der männlichen zu constatiren, welche gleichfalls von einer epithelialen Einstülpung sich herleitet. Die Anlage des Copulationsapparats wurde demnach schon in älteren Larven erkannt, mithin viel früher als die Anlagen der die Geschlechtsproducte erzeugenden Organe.

Die Entwicklung der Organe des männlichen Copulationsapparats ist recht complicirt, namentlich auch histogenetisch interessant durch die verschiedenartigen Drüsenzellenlager und die Muskelschichten, die ihn mit aufbauen — hier sei nur nochmals der Gegensatz betont, in dem er sich durch seine Entwicklung von aussen her zu den aus der Geschlechtsleiste hervorgehenden Organen stellt.

Im Laufe dieser Arbeit habe ich Gelegenheit genommen, Abschnitte aus dem Entwicklungsgang von *Nepheleis* mit entsprechenden aus der Entwicklungsgeschichte gewisser Anneliden zu vergleichen. Ich durfte auf die grosse Uebereinstimmung hinweisen, mit welcher

sich die Entwicklung functionell gleicher Bildungen hier und dort vollzieht und öfters von einer Homologie der Anlagen und deren Ausgestaltung reden. So ist es eine natürliche Folge, dass ich die Hirudineen für eine besondere Gruppe der Anneliden halte, nahestehend den Oligochaeten. Diese Ansicht ist ja übrigens die längst herrschende.

### Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera gezeichnet. Systeme von ZEISS.

Es bedeuten:

I—IX, die verschiedenen, hauptsächlich den Abbildungen zu Grunde liegenden Larvenstadien, wie sie im Text und der Tafelerklärung näher gekennzeichnet wurden. Dieselbe Zahl bezieht sich meist auch auf nur ein und dasselbe Individuum.

*BH* Bauchhöhle.

*Bl* Blutgefäß.

*BM* Bauchmark.

*C* Canäle der Mesenchymzellen.

*DEp* Darmepithel.

*DT* Darmtasche.

*DvMsk* Dorsoventrale Musculatur.

*Ect* Ectoderm.

*Ent* Entoderm.

*Ep* Epithel des Körpers.

*GL* Männliche Geschlechtsleiste.

*HdS* Hodensack.

*KK* Kopfkeim.

*LMsk* Längsmusculatur.

*MsZ* Mesenchymzelle.

*NTr* Nephridialrichter.

*NSlf* Nephridialschleife.

*OSGl* Oberschlundganglion.

*Ov* Ovarium.

*OvH* Ovarialhöhle.

*SH* (*h* od. *v*) Seitenhöhle (*h* hinterer, *v* vorderer Abschnitt derselben).

*Sl* Schlund.

*Slpr* Larvaler Schlund.

*Slf* Schleifenanlage des Nephridiums.

*SMSZ* Segmentale Mesenchymzelle.

*Sop* Somatopleura.

*Spp* Splanchnopleura.

*Spt* Septum.

*Sp* Communicationsspalt zwischen Bauch- und Leibeshöhle.

### Tafel XLI.

Fig. 1—13. V. D, Oc. 2.

Fig 1. Verticaler Längsschnitt durch eine Hälfte des Keimstreifens, welcher drei Segmente mit den entsprechenden Ursegmenthöhlen traf. Frühestes Stadium. I.

- Fig. 2. Querschnitt durch den Keimstreifen, entsprechend Fig. 1. I.  
 Fig. 3. Wie vorher, etwas vorgeschrittenes Entwicklungsstadium. II.  
 Fig. 4. Querschnitt durch den Keimstreifen einer älteren Larve. III.  
 Fig. 5. Querschnitt eines noch späteren Stadiums. Derselbe streifte ein Septum. IV.  
 Fig. 6. Wie vorher, aber der Schnitt ging mitten durch die Ursegmente, d. h. die Seitenhöhlen. IV.  
 Fig. 7—10. Die Serienschnitte eines Segmentes aus dem Keimstreifen einer Larve. V.  
 Fig. 11—12. Querschnitte aus der vorderen Region des Keimstreifens. V.  
 Fig. 13. Querschnitt des Keimstreifens vor der Anlage der Blutgefäße. VI.  
 Fig. 14, 15 und 16. Querschnitte aus der hinteren Gegend des Keimstreifens nach Anlage der Blutgefäße in der Schlundregion. VII. V. A, 3.  
 Fig. 17. Zwei Querschnitte. Das Bauchmark beginnt sich von der Bauchwand abzulösen. Va. V. A, 3.  
 Fig. 18. Querschnitte wurden über einander gezeichnet, um die Lage der Trichterzelle zu veranschaulichen. V. V. D, 2.  
 Fig. a, b. Junge Nephridialtrichteranlagen. Fig. c. Älteres Stadium. Dem Zellenstränge des Trichters sind zwei längliche, dunkle Kerne angedrückt, welche den Zellen seiner peritonealen Bekleidung angehören. F, 2.  
 Fig. 19. Verticaler Längsschnitt durch die Keimstreifenhälfte nach dem Auftreten der Trichterzelle. D, 3.

## Tafel XLII.

- Fig. 20, 21, 22, 23 und 24. V. A, 3. Querschnitte durch eine Larve nach vollständiger Anlage der lateralen Gefäßstämme. VIII.  
 In Fig. 20 wurden die Cavitäten der Leibeshöhle in der Mitte getroffen, in Fig. 21 gestreift, daher das Septum zwischen *SH* und *BH*; in Fig. 22 wurde nur das Septum geschnitten.  
 Fig. 25. Querschnitt durch den Keimstreifen eines jüngeren Larvenstadiums. VI. V. D, 2.  
 Fig. 26. Querschnitt aus der hintersten Region des Keimstreifens. VII. V. D, 2.  
 Fig. 27. Schräg-horizontaler Längsschnitt, welcher die Seitenhöhlen in Communication zeigt, da die Bauchhöhle eben noch mit in der Schnittebene lag. A, 3.  
 Fig. 28 und 29. Querschnitte aus der vorderen Schlundregion. VI. V. A, 3.  
 Fig. 30. Wie vorher; aber VII.

- Fig. 31, 32 und 33. V. D, 2. Gleichfalls VII. Fig. 31 und 32 aus der Schlundgegend; Fig. 31 vorn, Fig. 32 hinten. Fig. 33 Schnitt aus der Körperregion hinter dem Schlunde, unmittelbar vor dem Aufhören der Seitengefäße.
- Fig. 34. Querschnitt aus der hinteren Region des Keimstreifens. Das Bauchmark ist noch nicht völlig von der Bauchwand abgelöst. V. D, 3. VII.
- Fig. 35. Horizontaler Längsschnitt durch eine Keimstreifenhälfte. V. A, 3.
- Fig. 36. Verticaler Längsschnitt. V. D, 3.
- Fig. 36 a. Querschnitt durch eine Keimstreifenhälfte. Links vom Bauchmark liegt die erste segmentale Riesenzelle, es folgt die zweite, die Mesenchymzelle. Die dritte, hier nicht gezeichnete und bereits in der Trichterbildung begriffene befindet sich noch weiter links seitlich. VII. V. D, 3.
- Fig. 36 b. Aehnlich wie vorher; es sind nun aber die Trichterzelle und die Mesenchymzelle zu sehen. Der Schnitt ist schief gefallen. VII. D, 3.
- Fig. 36 c. Querschnitt durch den Larvenschlund. A, 3.
- Fig. 36 d, e, f. Junge Trichteranlagen, V. F, 2; d und e jüngste Anlagen, f Zellenkranz eines älteren Trichters.

## Tafel XLIII.

- Fig. 37. Verticaler Längsschnitt, die Entwicklung eines Nephridiums darstellend. V. D, 3.
- Fig. 38. Horizontaler Längsschnitt, V. D, 3. Der Schnitt ist ziemlich dick. Die tieferen Partien sind die helleren.
- Fig. 39. Verticaler Längsschnitt. VI.
- Fig. 40. Horizontaler Längsschnitt aus einer Larve, in der die Blutgefäße völlig angelegt sind. D, 3.
- Fig. 41. Wie vorher, aber ein noch älteres Entwicklungsstadium.
- Fig. 42 a. Querschnittstück aus einer Larve, in der in den Communicationsspalten zwischen Seiten- und Bauchhöhle die Zellenentwicklung begonnen hat.
- Fig. 42 b. Querschnittsbild aus einer Larve mit völlig entwickelten Darmtaschen. D, 3.
- Fig. 43. Querschnittsbild (hinter der Schlundregion) eines ausgeschlüpften Thieres.
- Fig. 44. Längsschnitt, ergänzt Fig. 42 b.
- Fig. 45—48. Die verschiedenen Stadien der Entwicklung der Ovarien darstellend.
- Fig. 49—51 zeigt die Entwicklung der männlichen Genitalleiste in den verschiedenen Körperregionen eines Thieres; zum Verständniß der Bildchen cf. Fig. 43.

- Fig. 51. Die im Communicationsspalte gelegene Geschlechtsleiste zeigt im Querschnitt nur drei Zellen, hinterster Schnitt. Der Schnitt zu Fig. 50 geht durch eine Anschwellung und ist, wie Fig. 49, der vorderen Körperregion entnommen.
- Fig. 52. Junges Vas deferens mit der centralen Zellschnur; daneben gelegen ein junger Hodensack mit dem Keimlager.
- Fig. 53 a, b, c, d, e, f. Die Mesenchymzellen einzeln und in Verbänden, solid oder bereits ausgehöhlt.
- Fig. 54. Skizze aus einem horizontalen Längsschnitte durch ein älteres Thier.

---









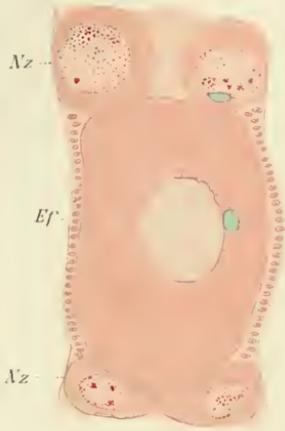








55



56



57



57a



57b



60



59



58



61



62



63



66



65



64















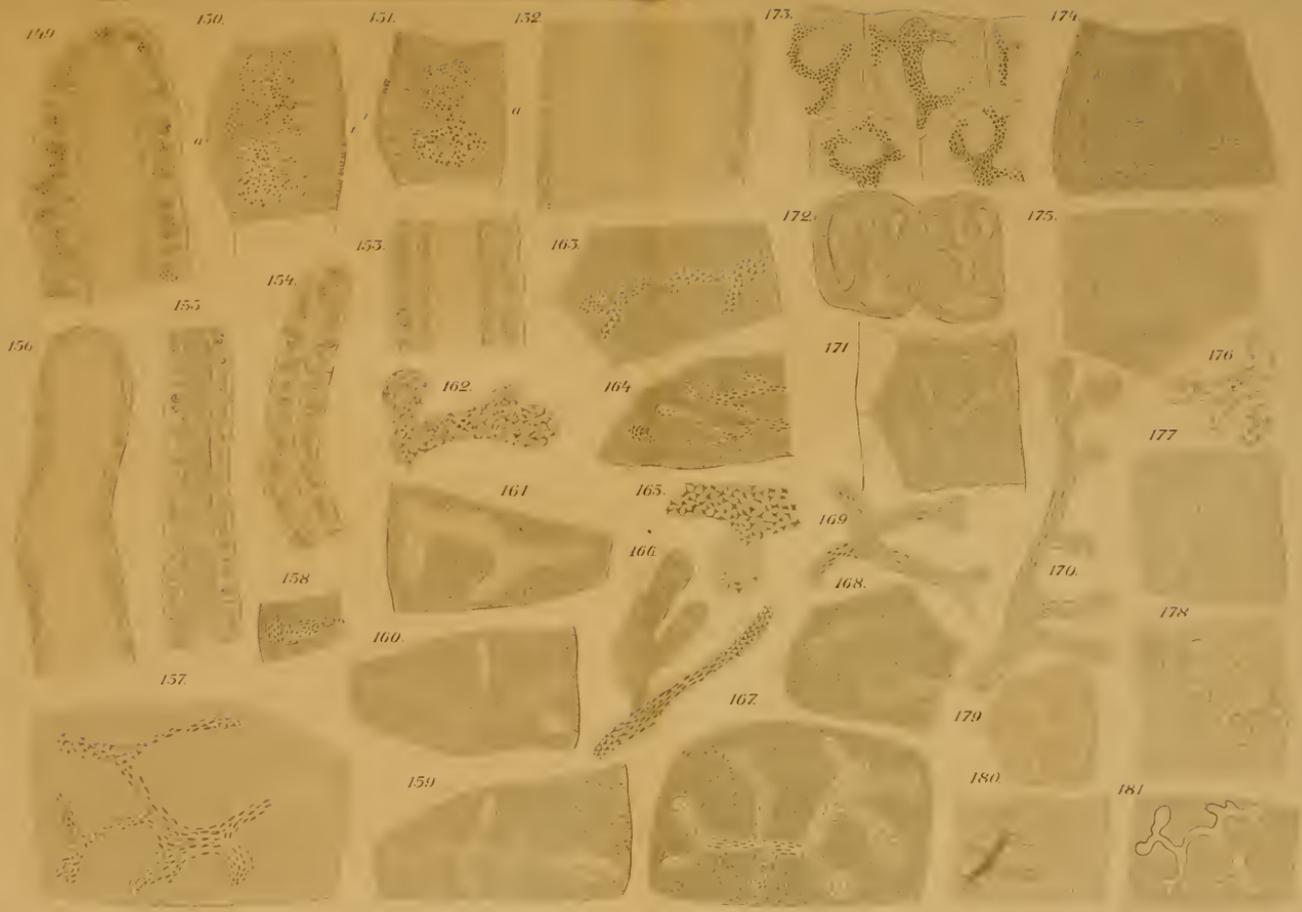








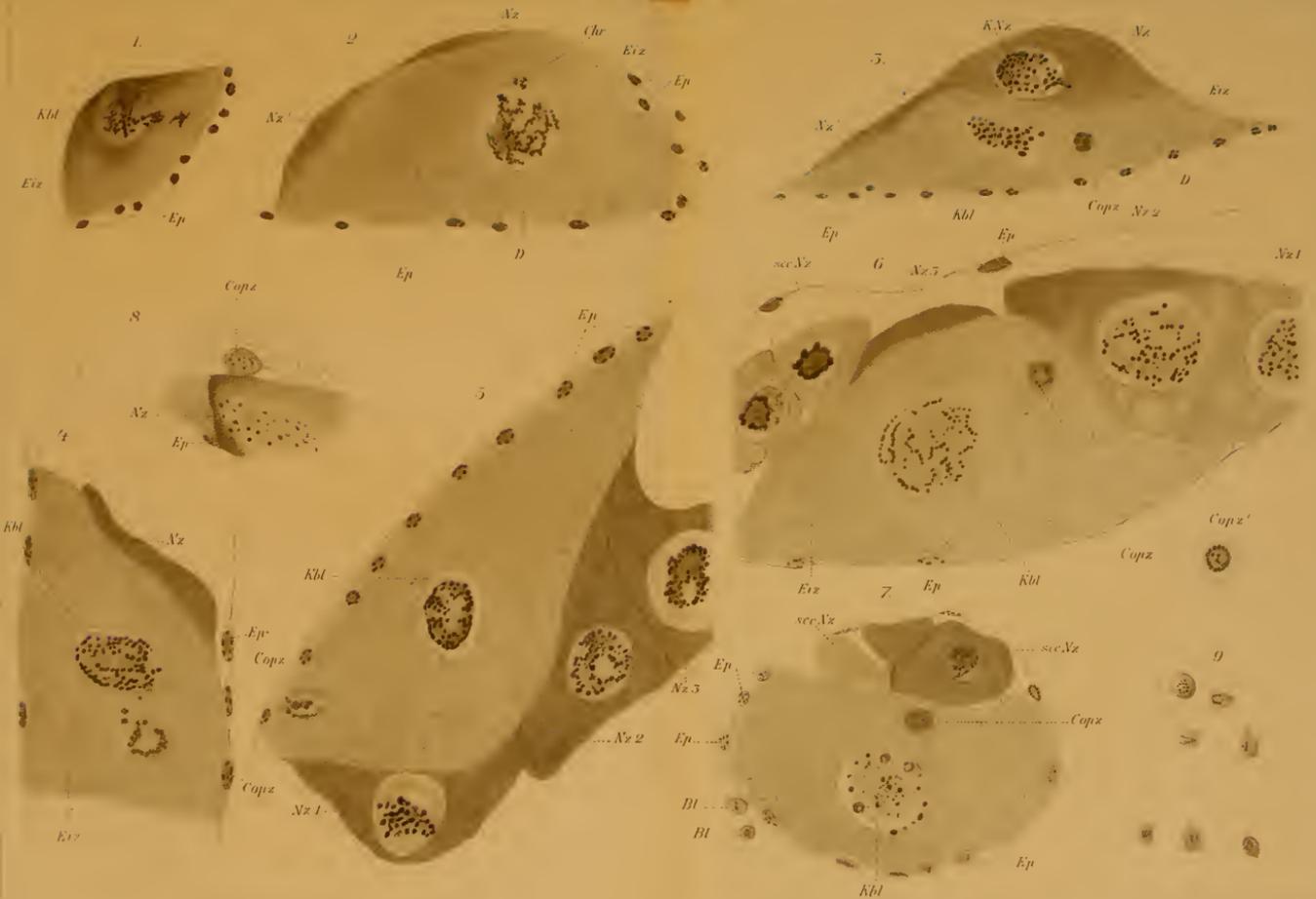








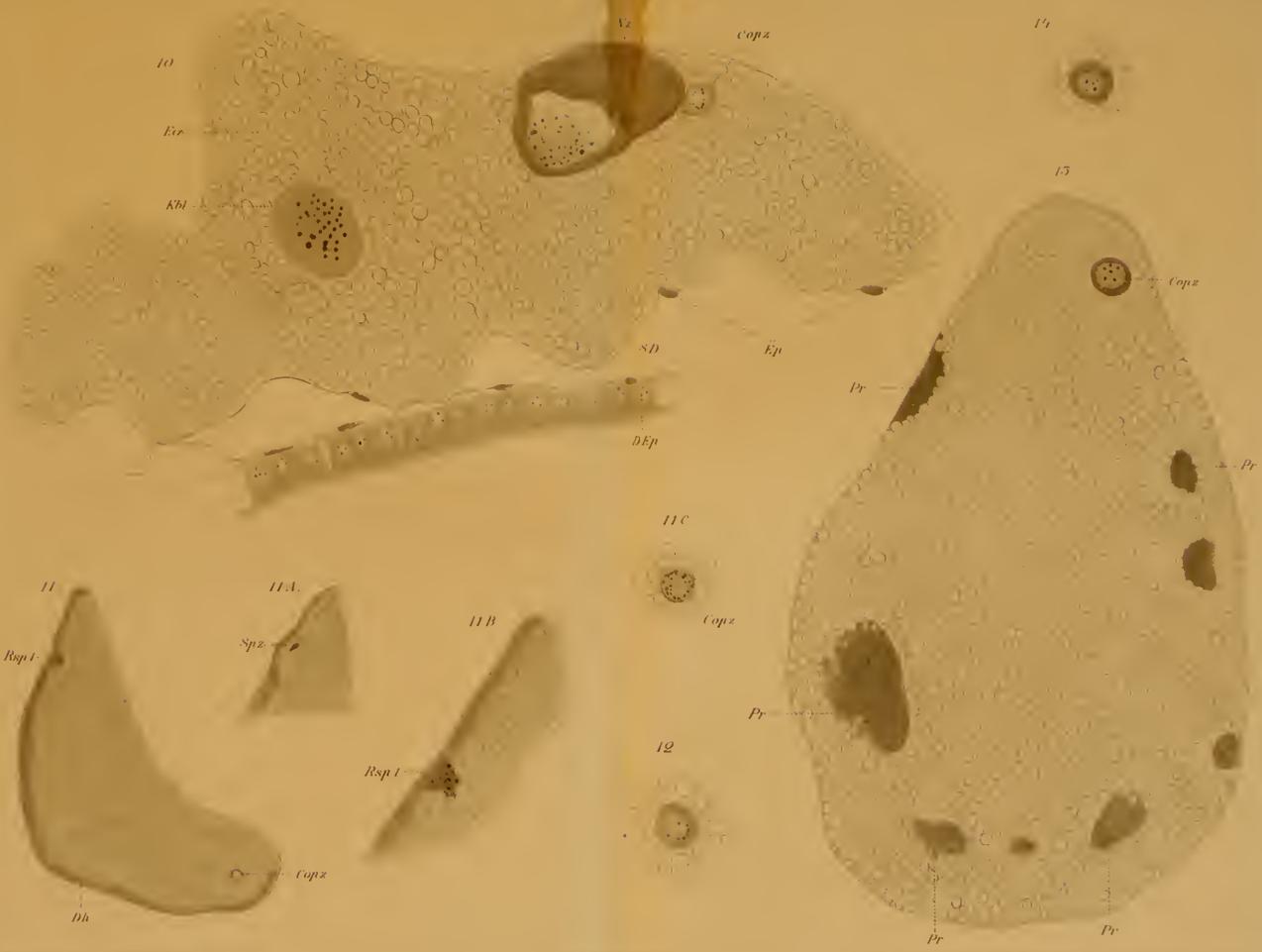
















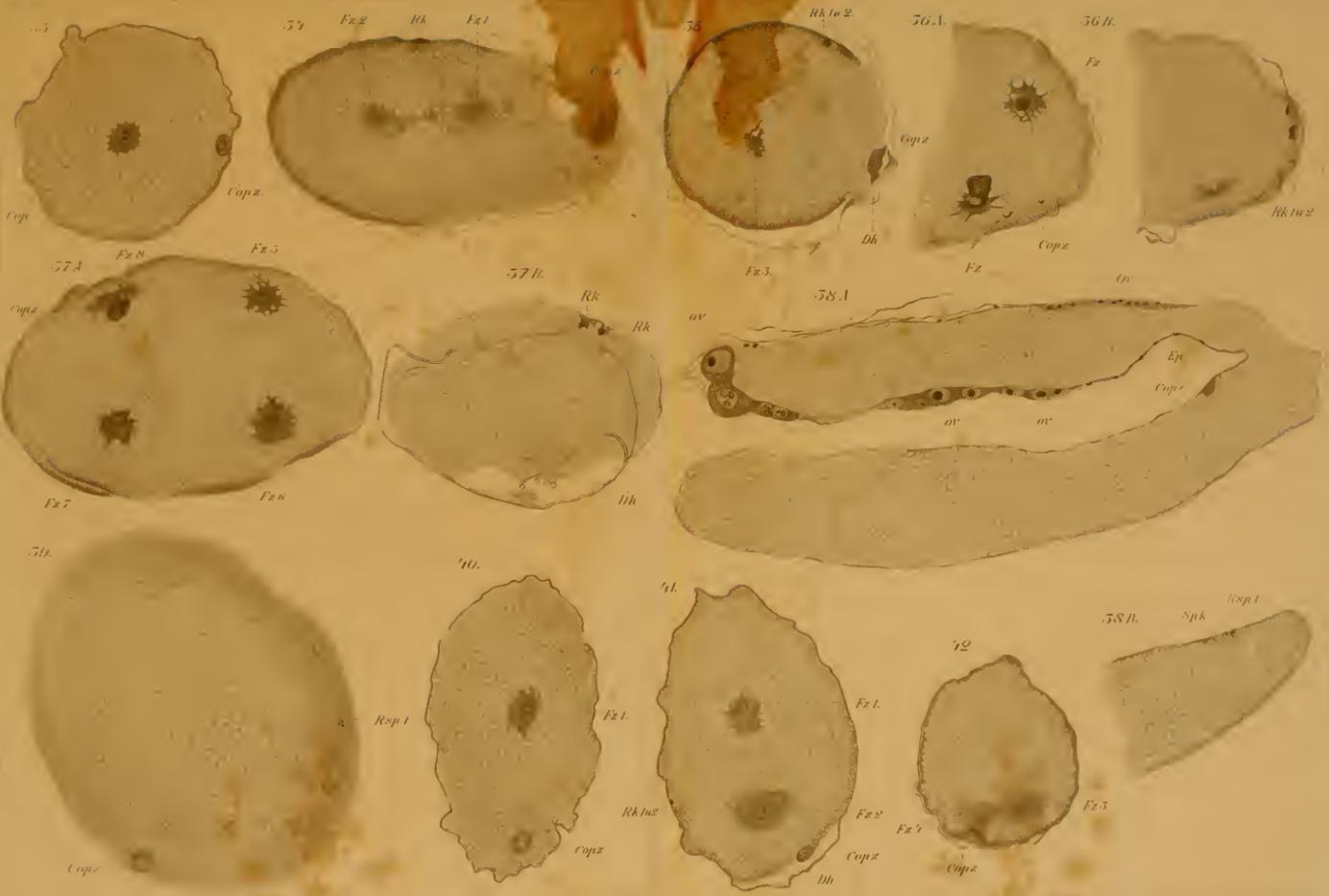
















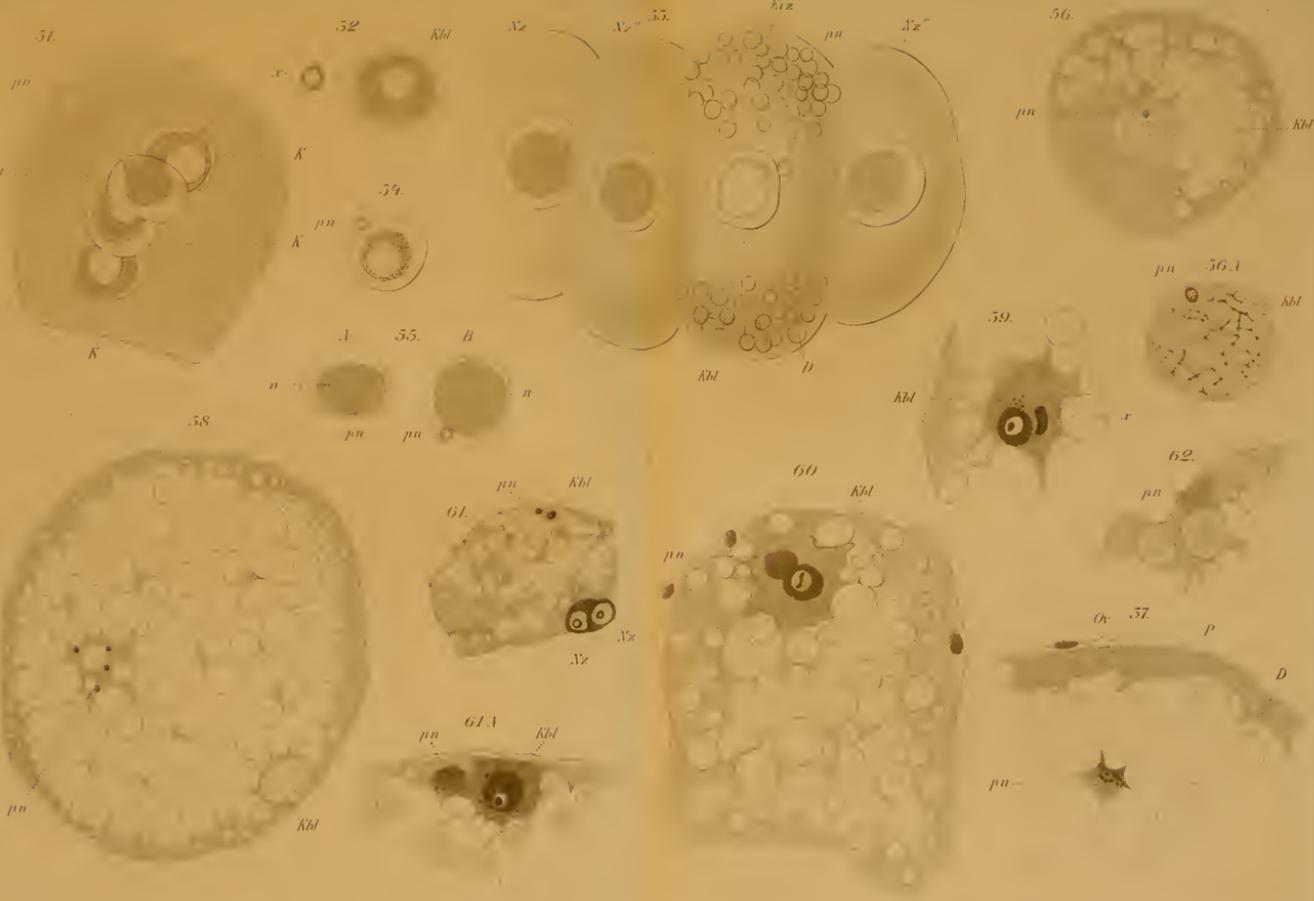
















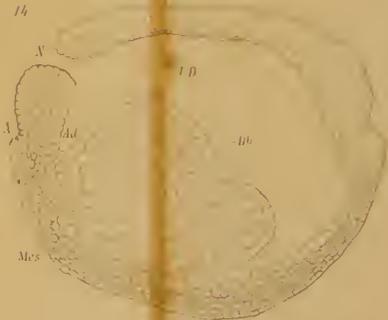
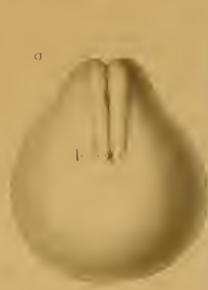
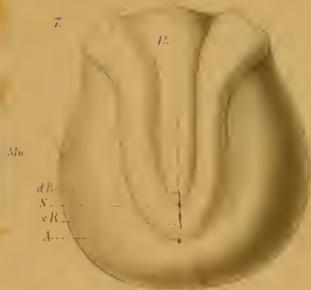
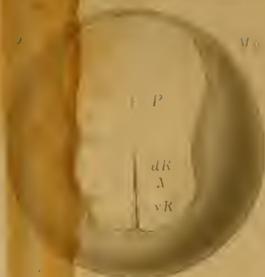








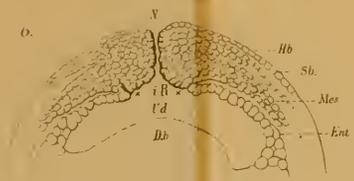
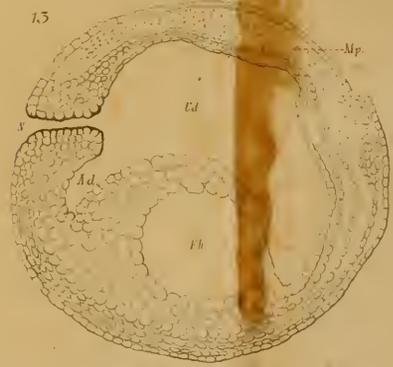
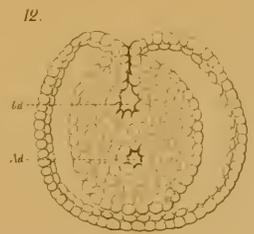
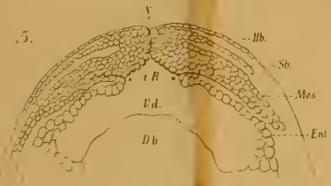
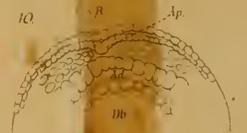
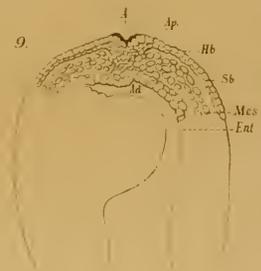
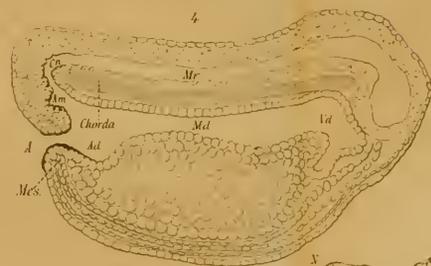
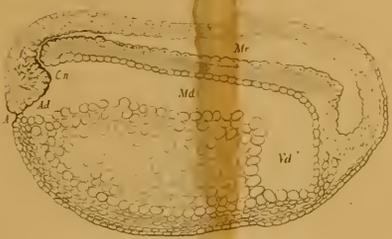
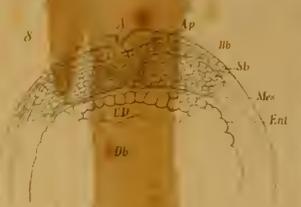
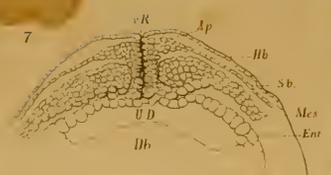
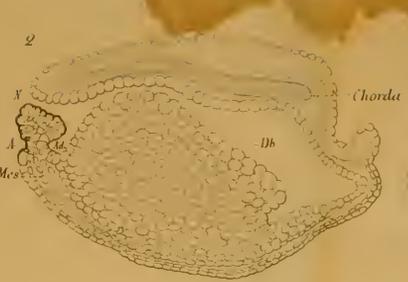
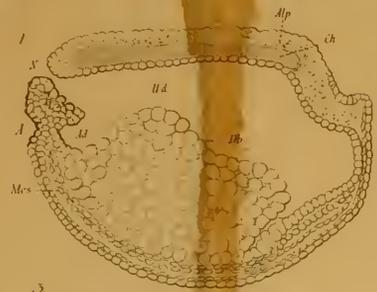








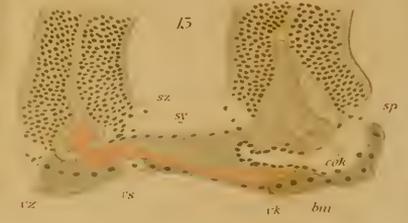
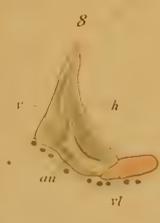
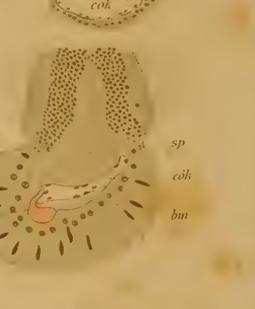
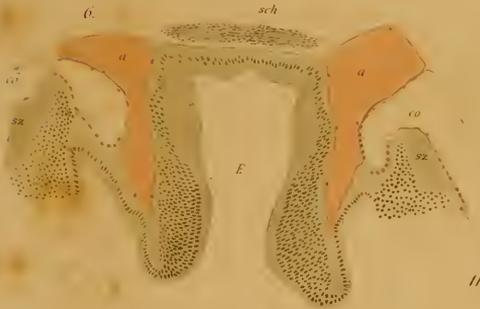
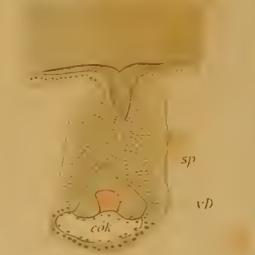
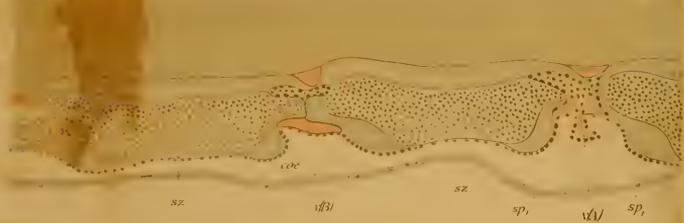
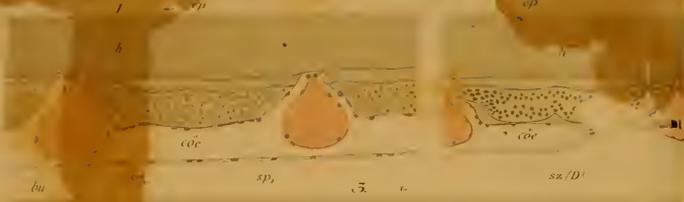




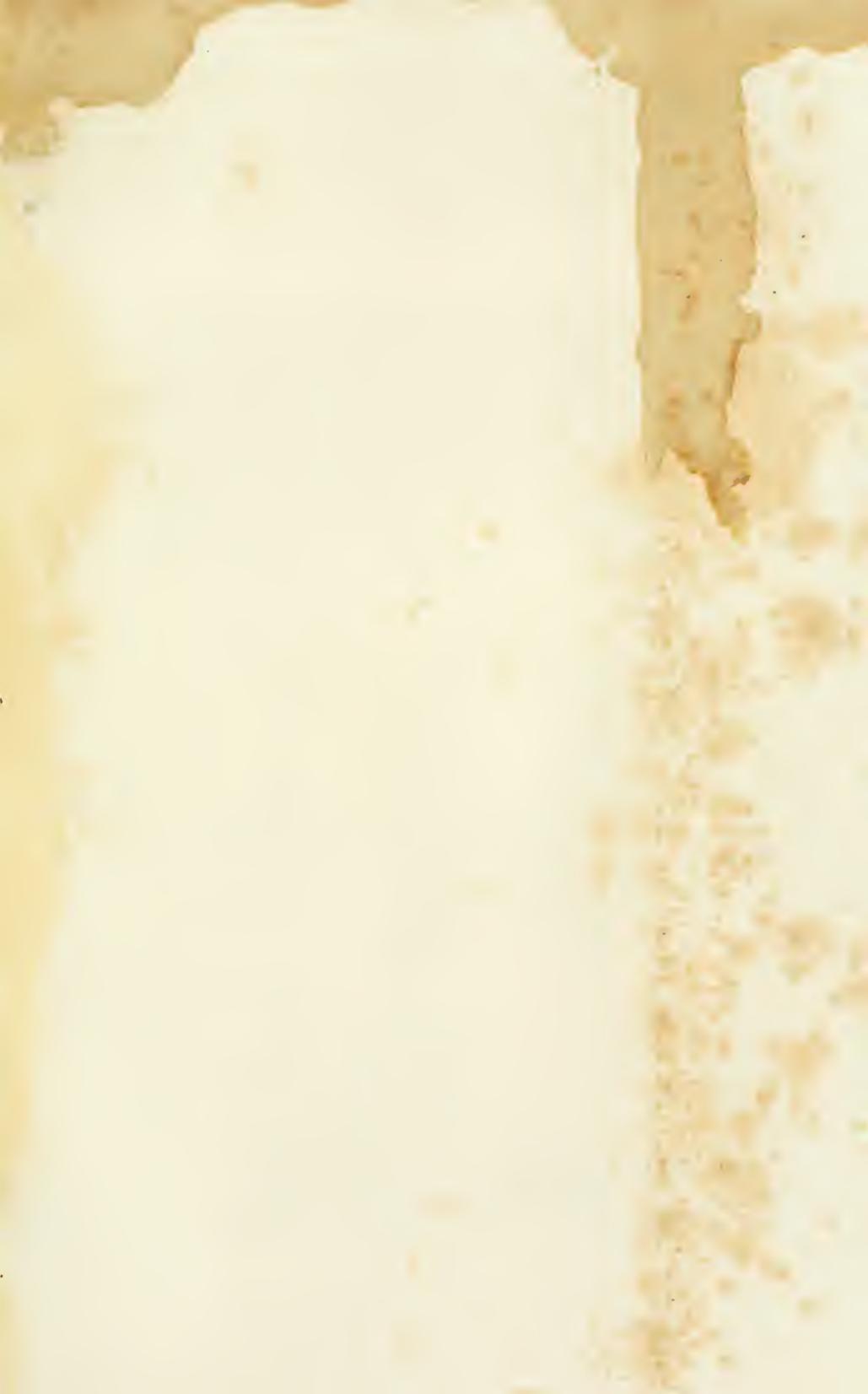
















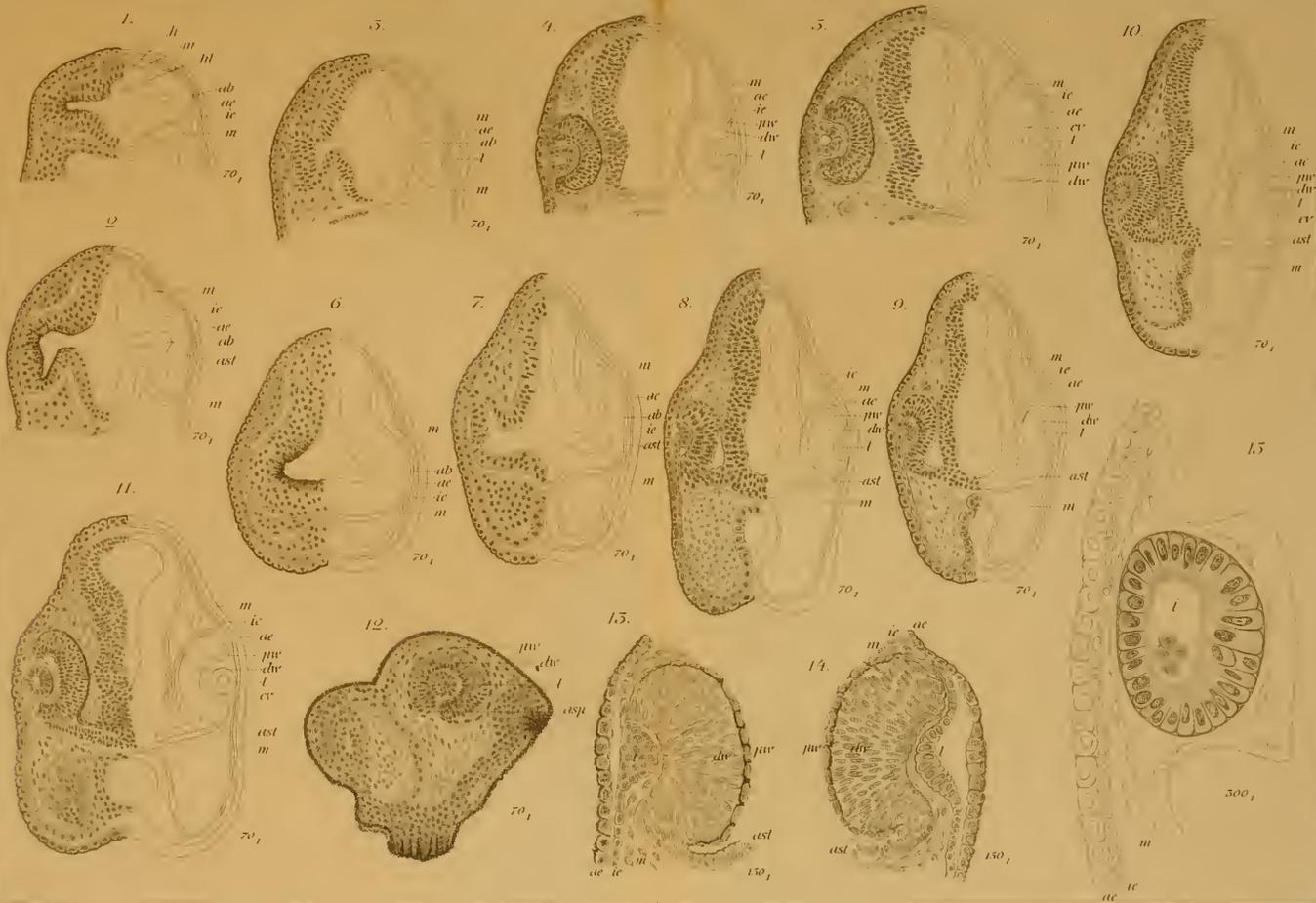
















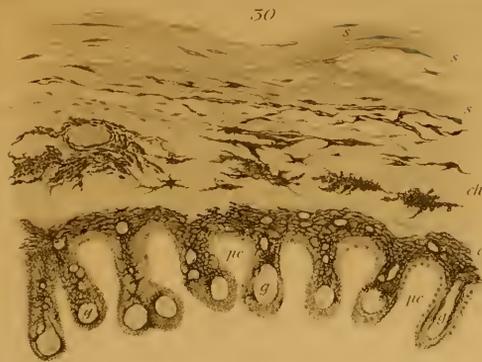












50



52

500<sub>1</sub>



53

500<sub>1</sub>



54

500<sub>1</sub>



55

500<sub>1</sub>



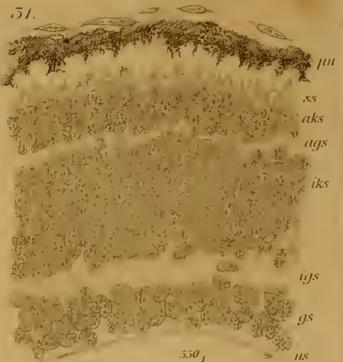
56

500<sub>1</sub>



57

500<sub>1</sub>

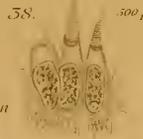


51



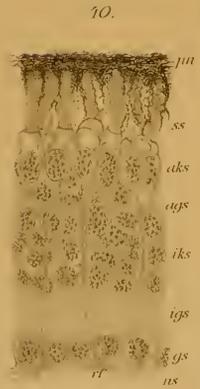
500<sub>1</sub>

41



58

500<sub>1</sub>



40

500<sub>1</sub>



75<sub>1</sub>



59

500<sub>1</sub>



45

800<sub>1</sub>



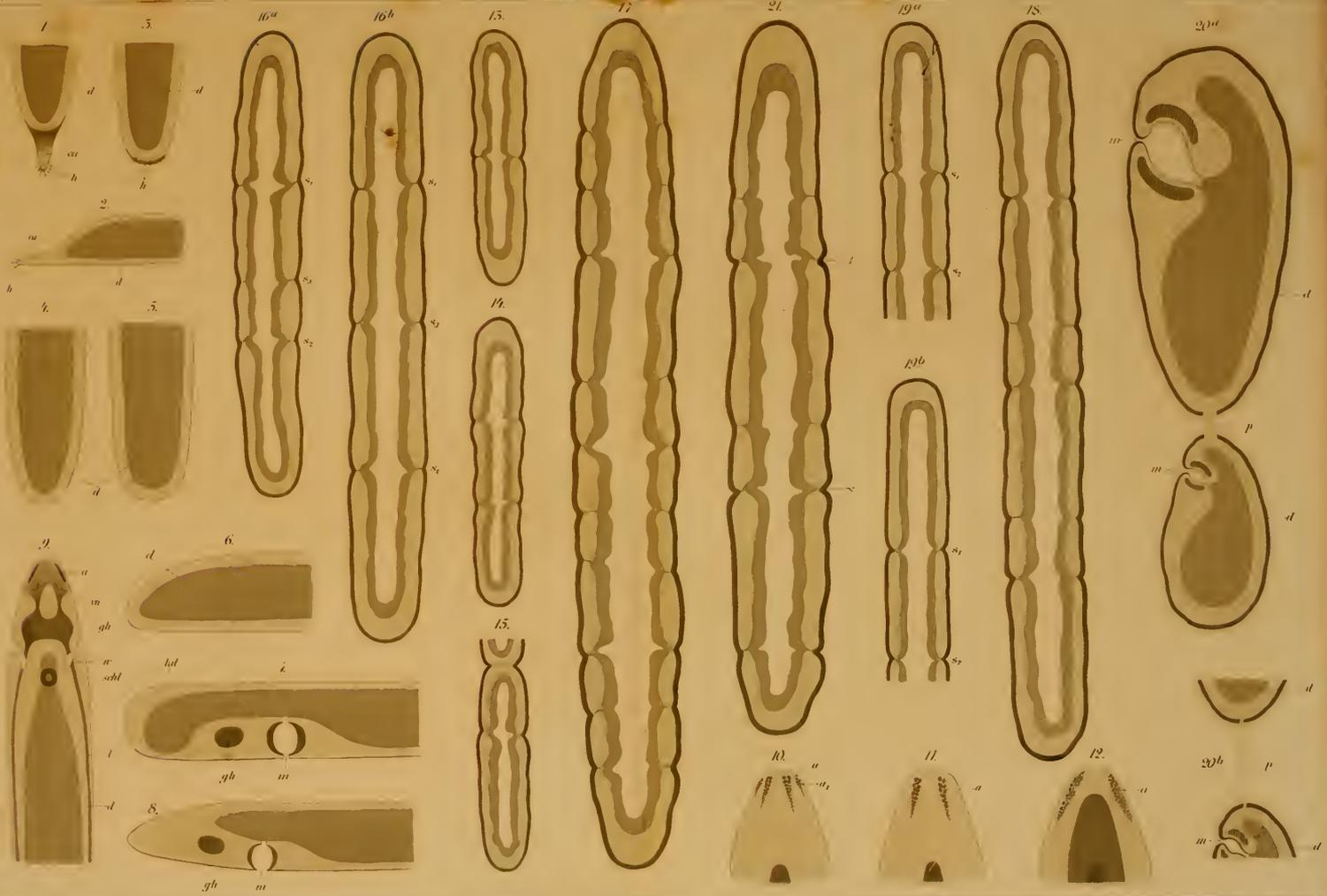
42

200<sub>1</sub>





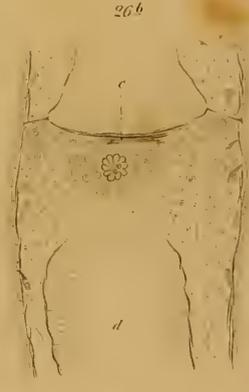
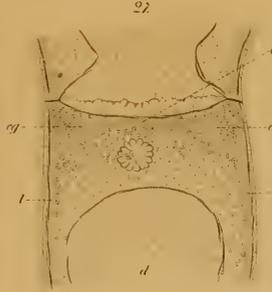
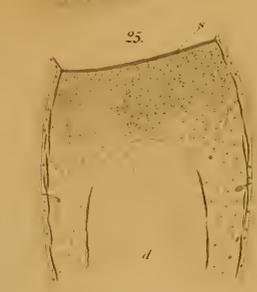
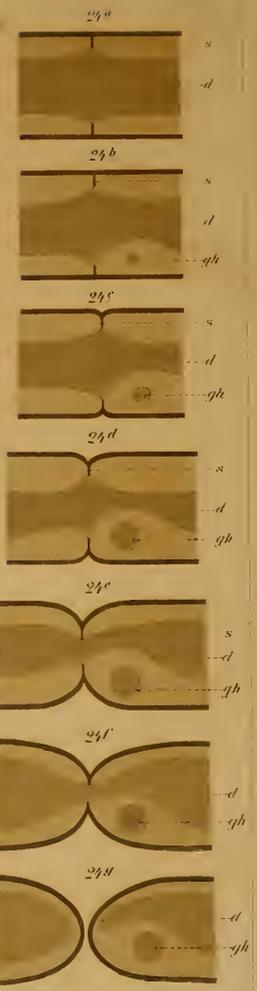
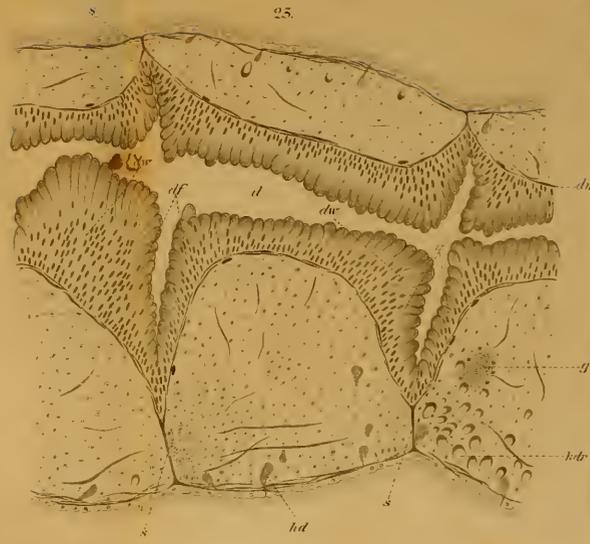








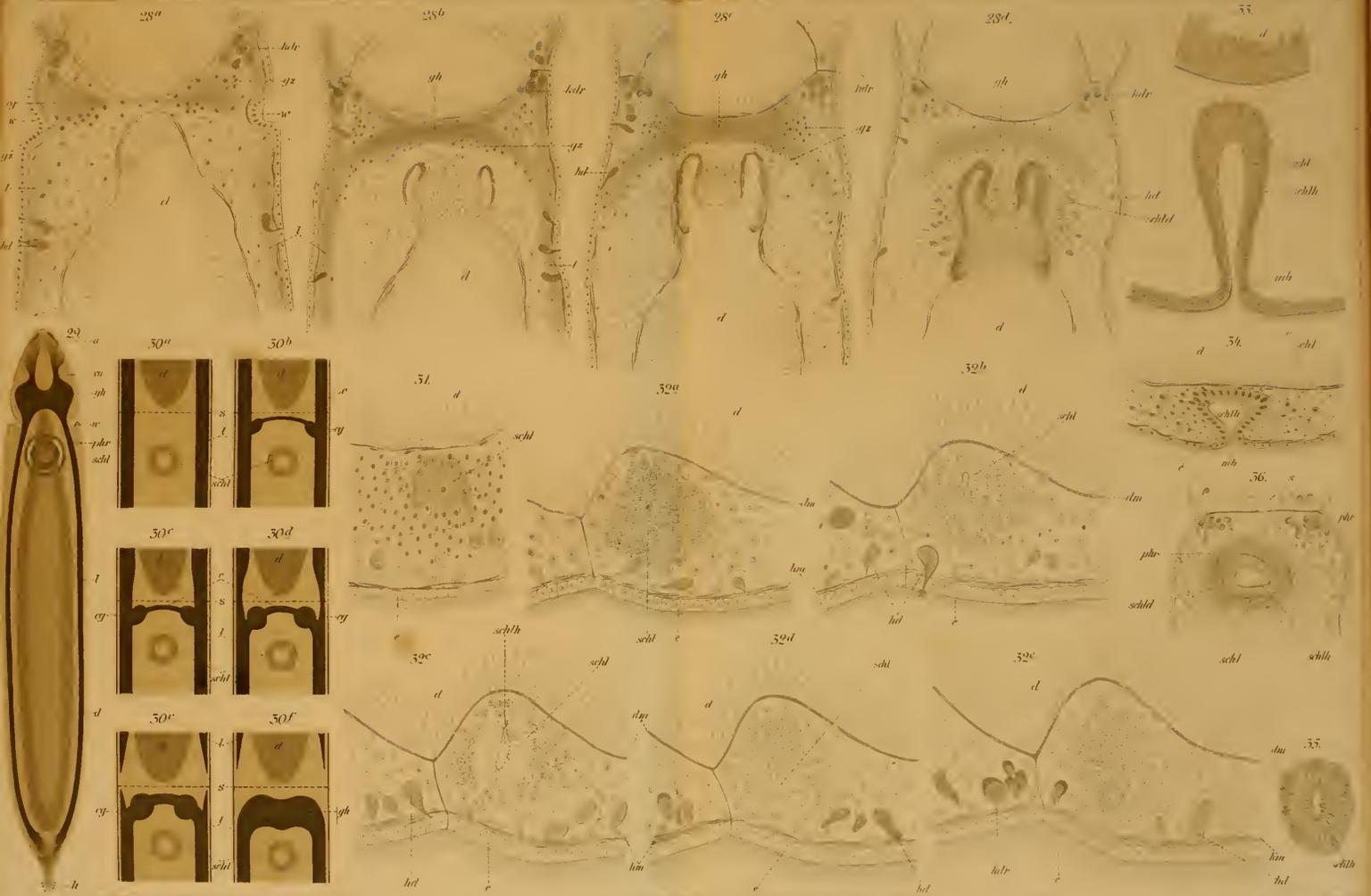














37a

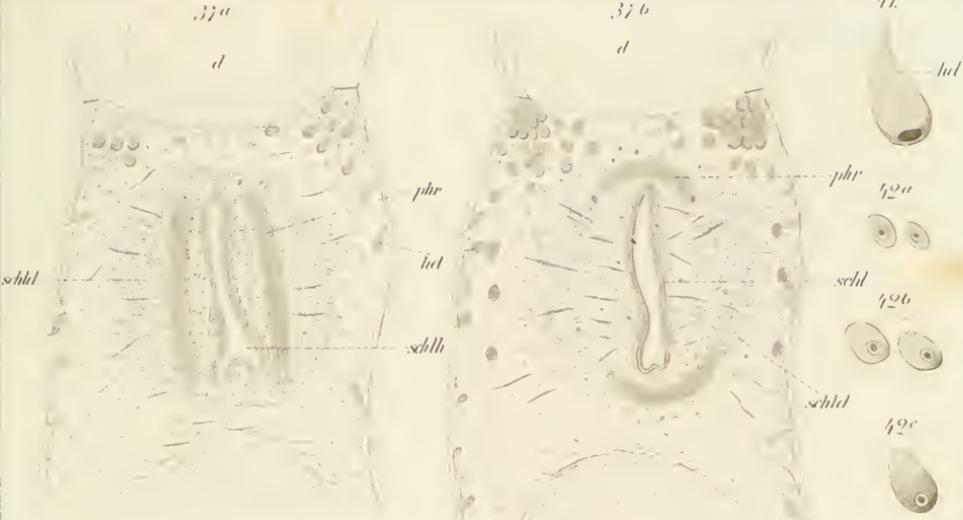
37b

41

d

d

41d

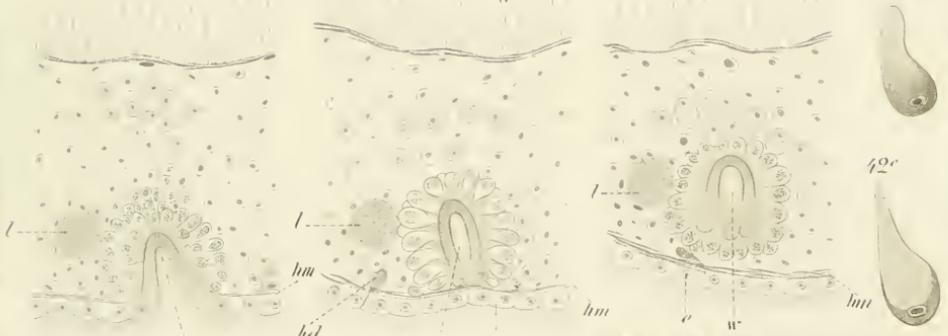


40a d

40b d

40c d

42d

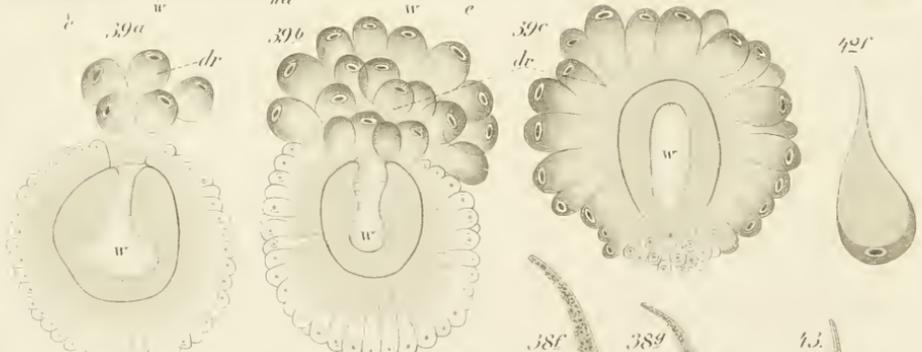


39a

39b

39c

42f



38a

38b

38c

38d

38e

38f

38g

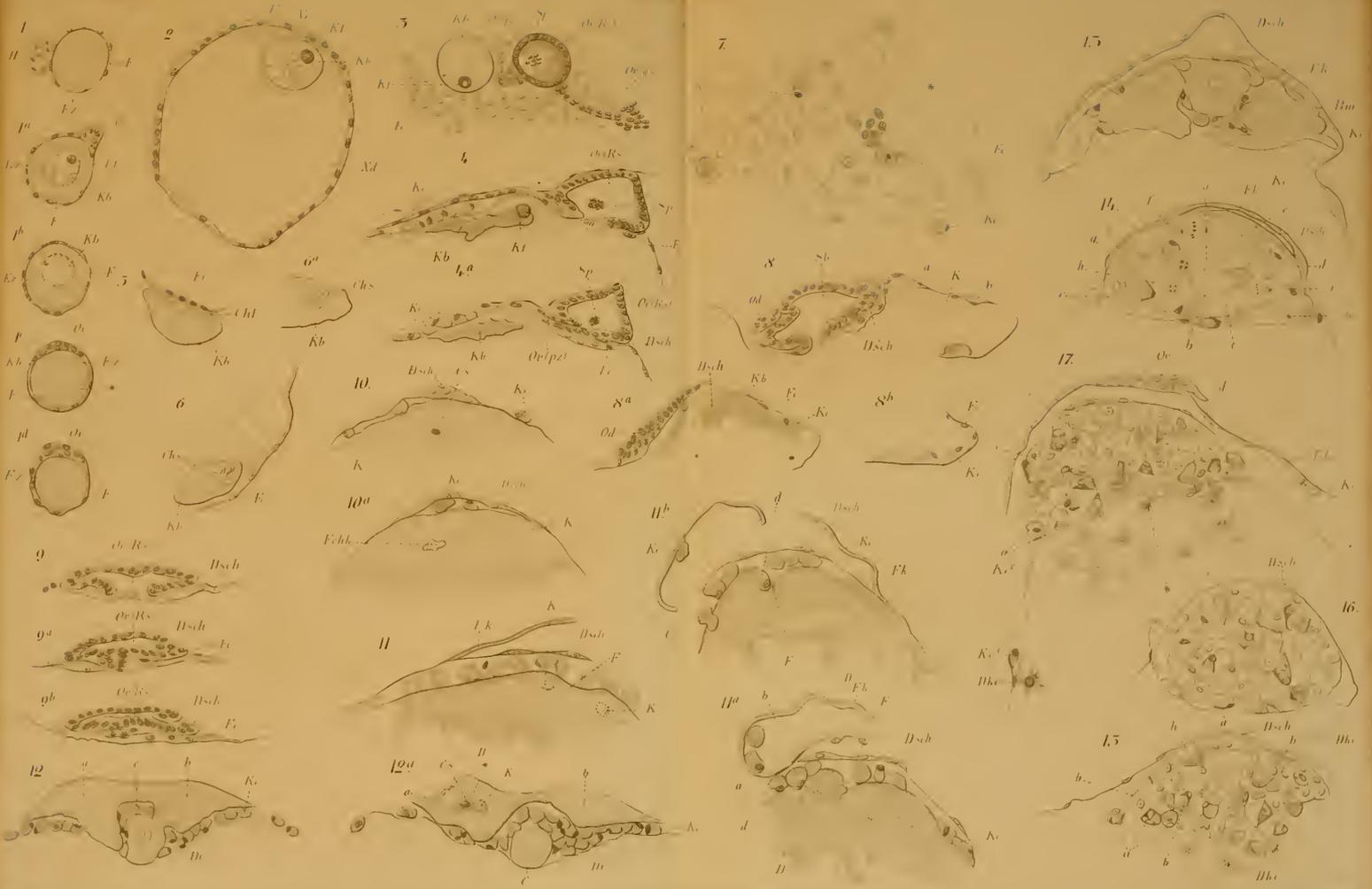
42





















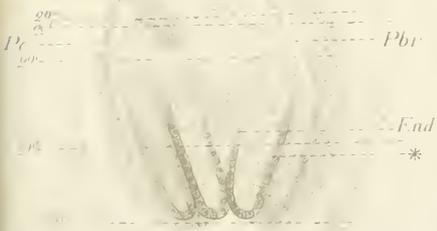
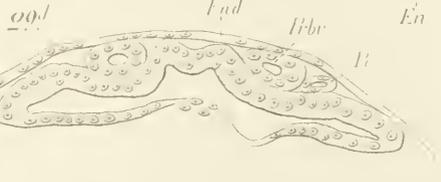
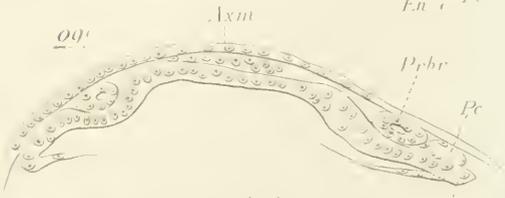
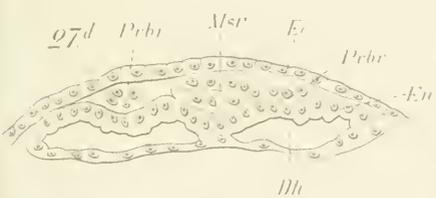
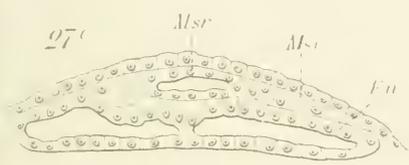
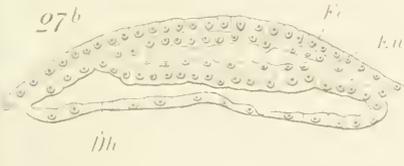
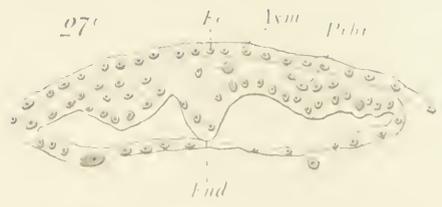
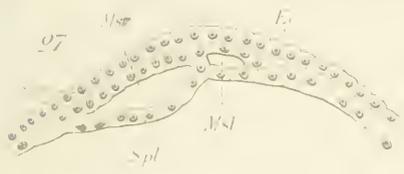








Fig. 1

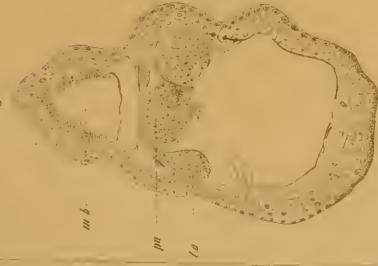


Fig. 2

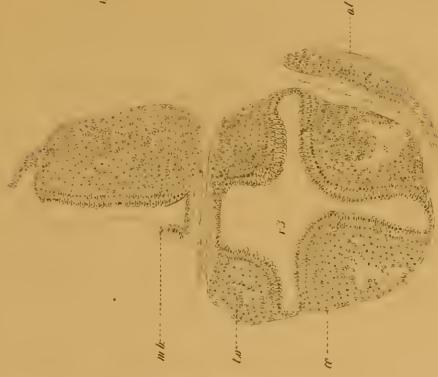


Fig. 3



Fig. 4



Fig. 6



Fig. 7



Fig. 8



Fig. 8<sup>a</sup>



Fig. 9



Fig. 9<sup>a</sup>



Fig. 9<sup>b</sup>







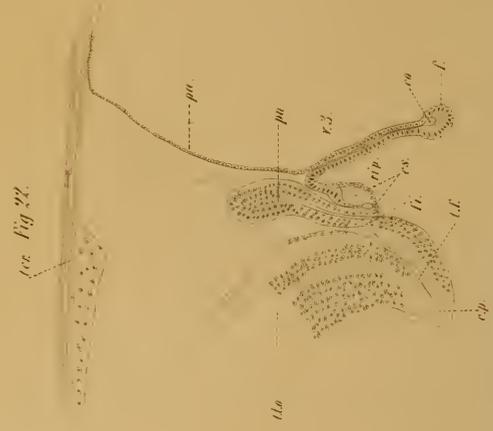
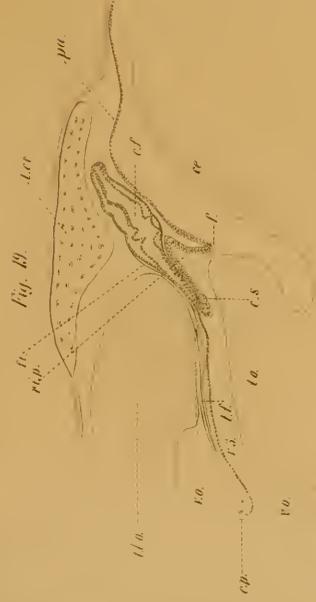
















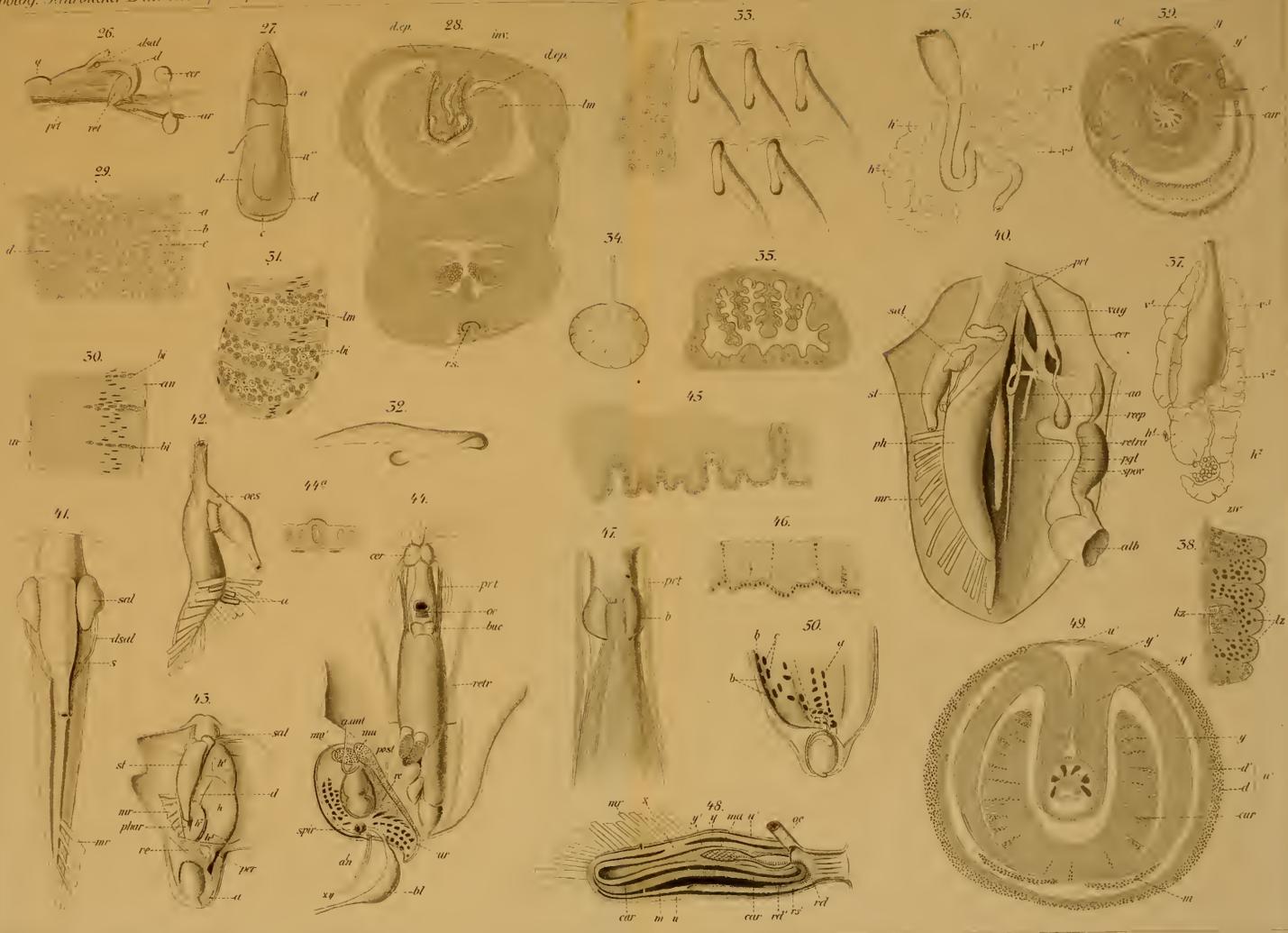












Vgl. v. Gustav Fischer, *Zeitschr.*

26  
29  
30  
41

27  
31  
42  
45

44a  
44

28  
32  
33  
34  
35  
36  
37  
38  
39  
40  
41  
42  
43  
44  
44a  
45  
46  
47  
48  
49

53  
35  
35  
45  
46  
50

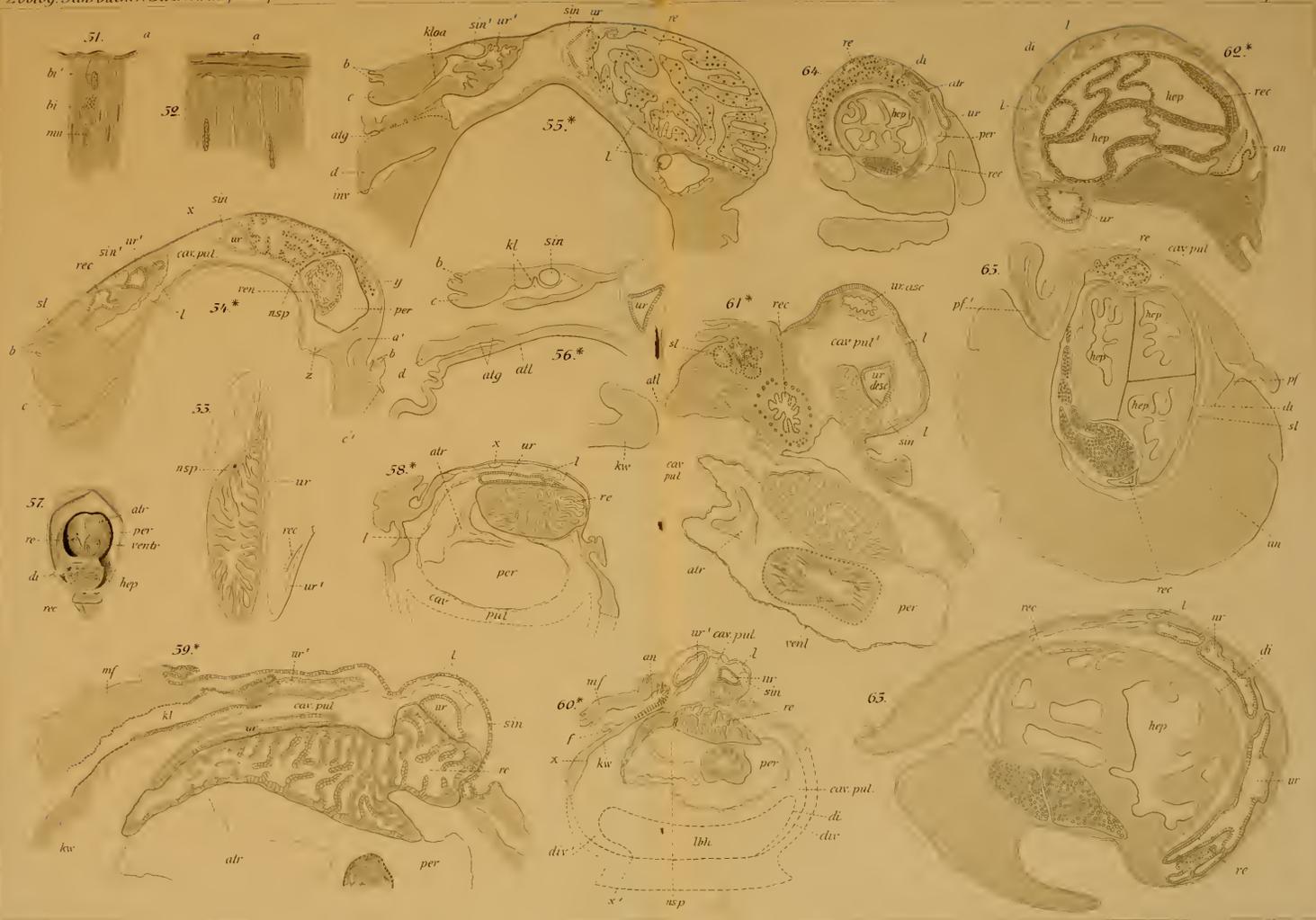
56  
40  
40

59  
57  
58







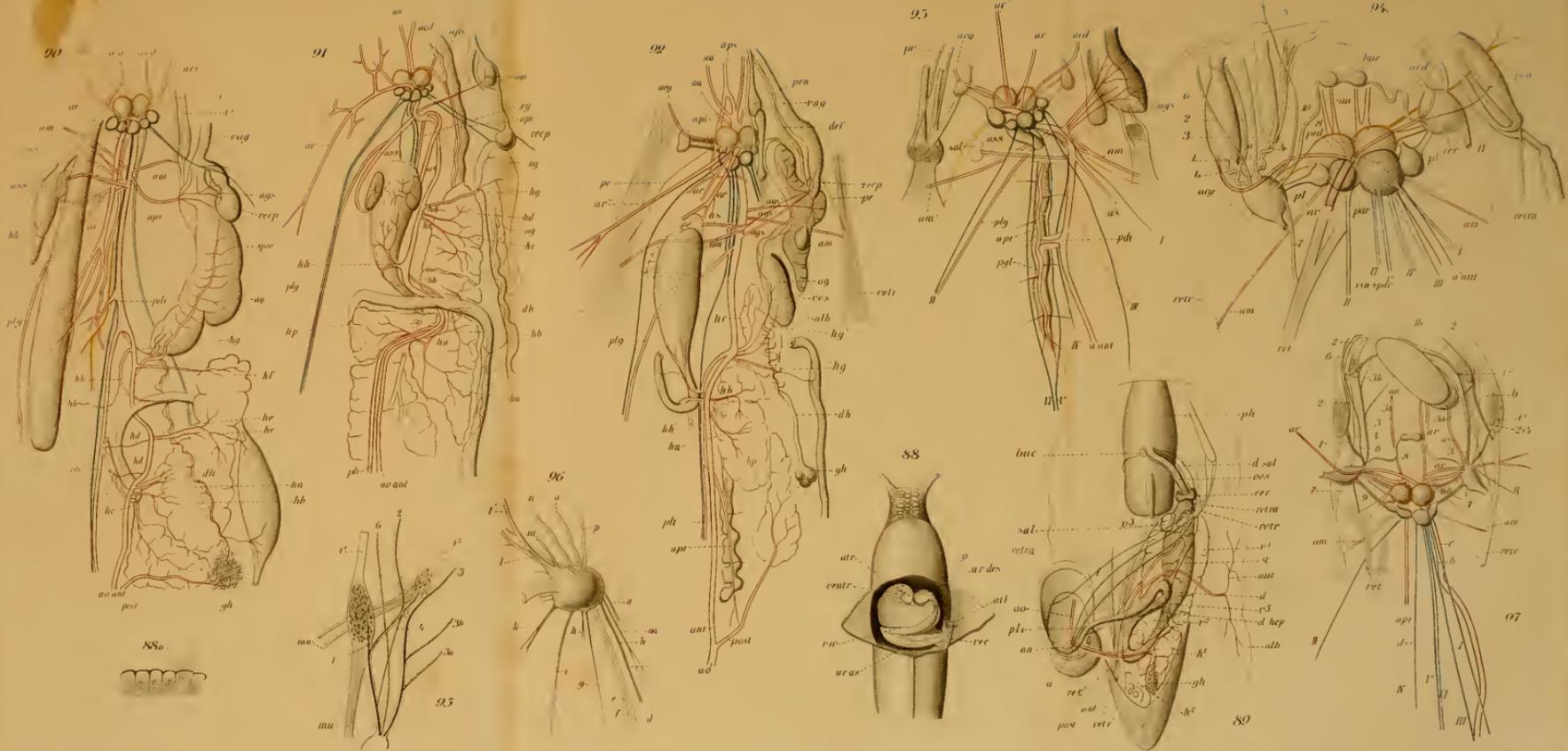


51 52 53 54 55 56 57 58 59 60 61 62 63 64 65









90

88a

91

27

92

93

88

95

80

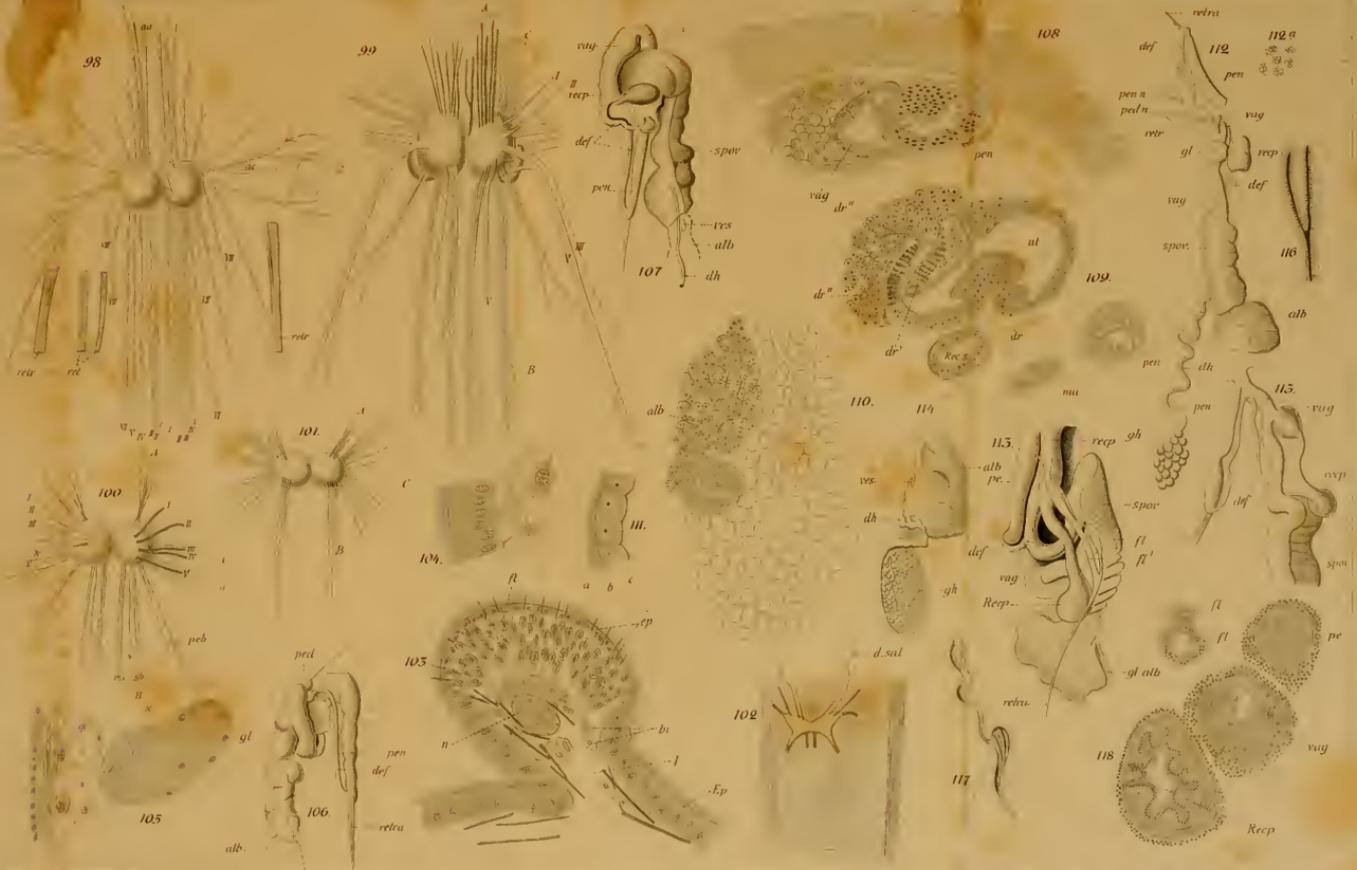
94

97









98  
100  
105

101  
106

99  
104  
103

107  
111

110  
102

108  
114  
117

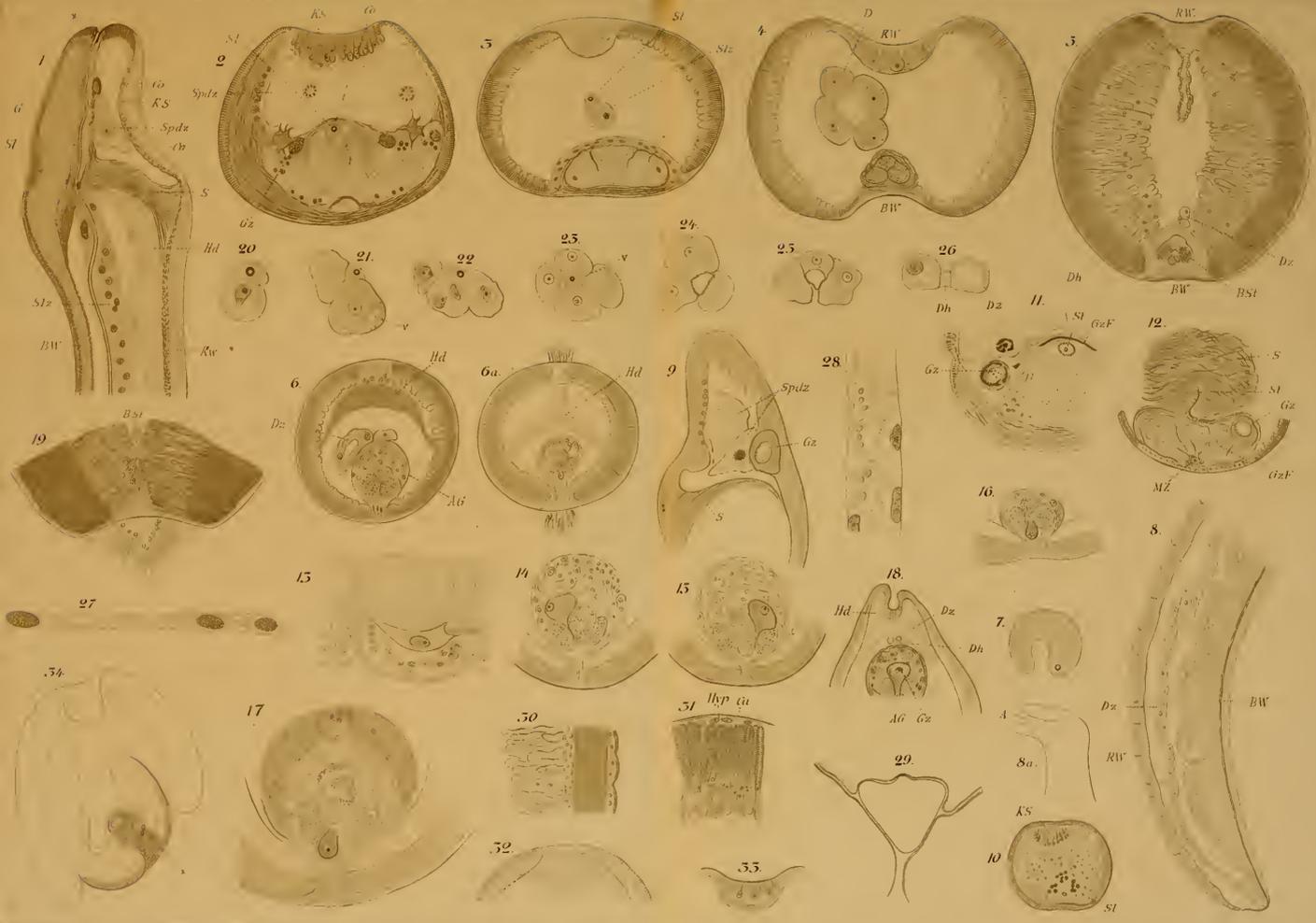
109  
115

112  
118

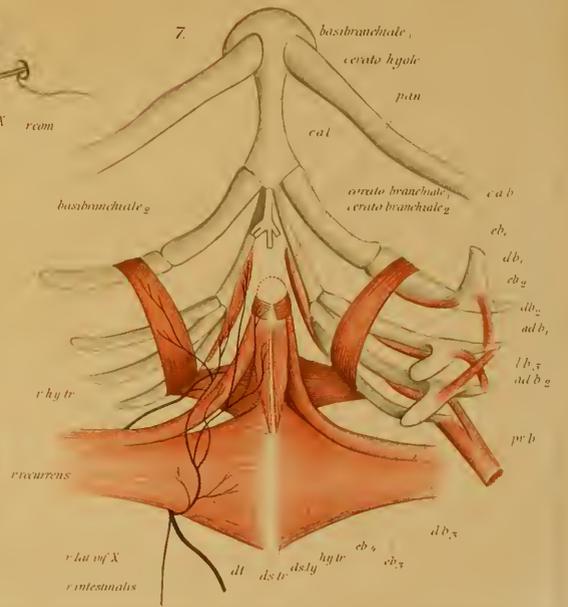
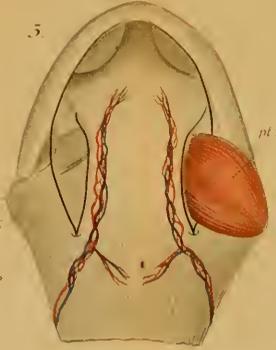
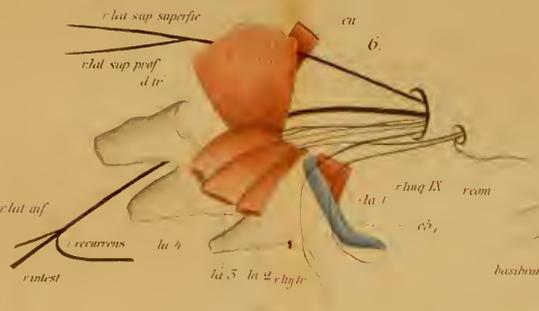
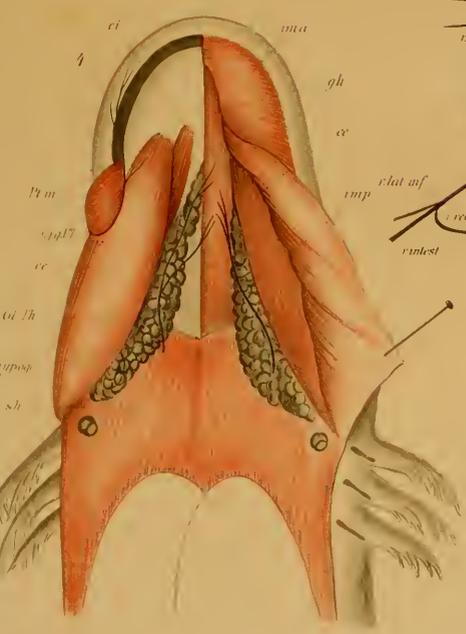
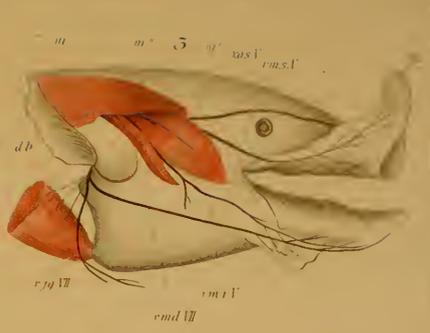
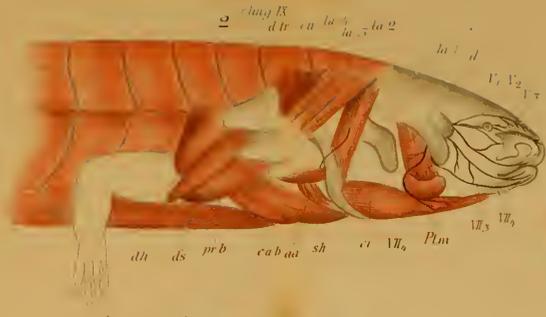
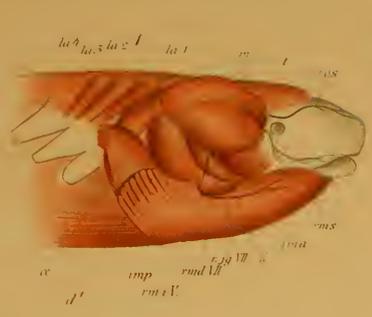
112 a  
116

115













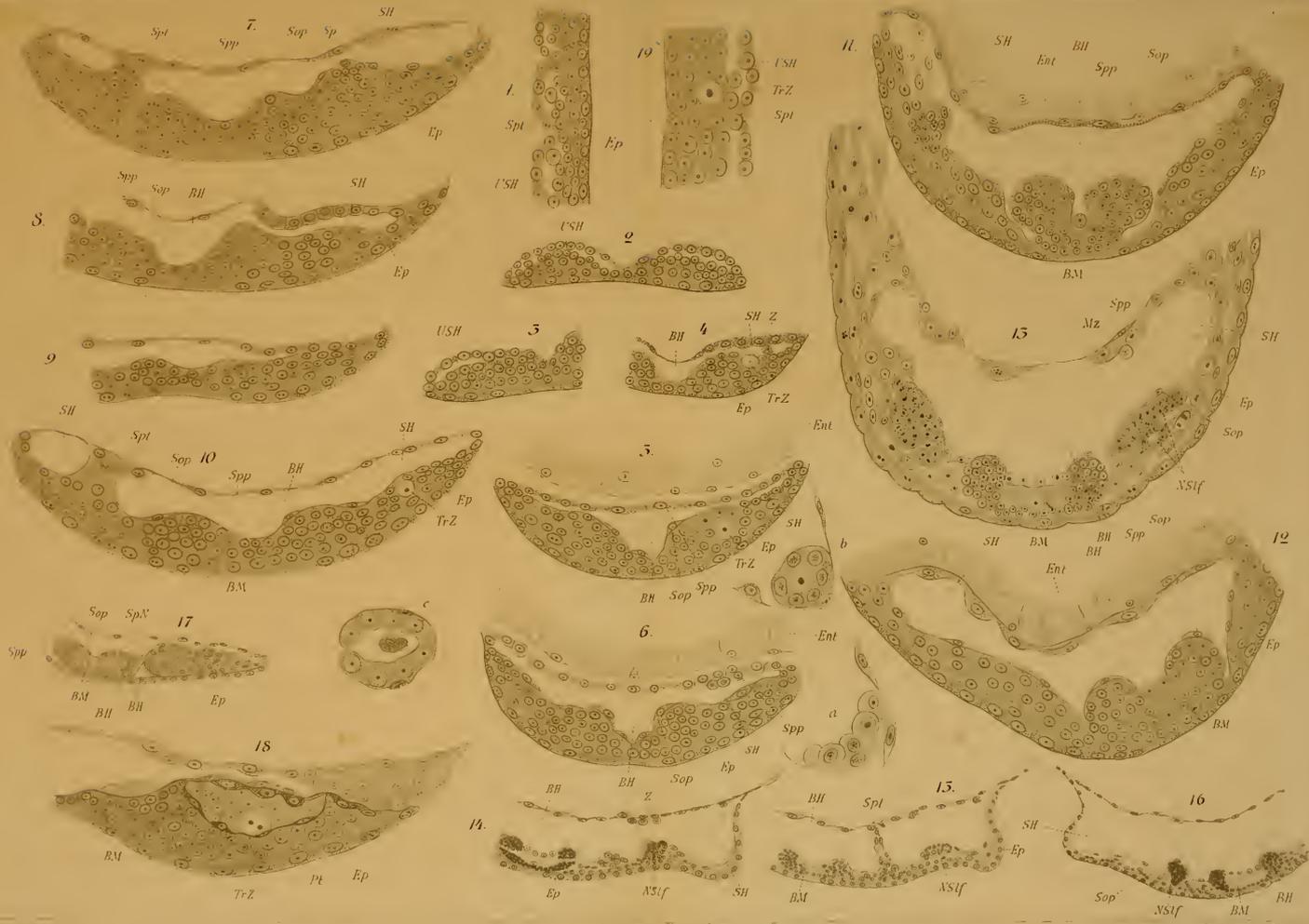
















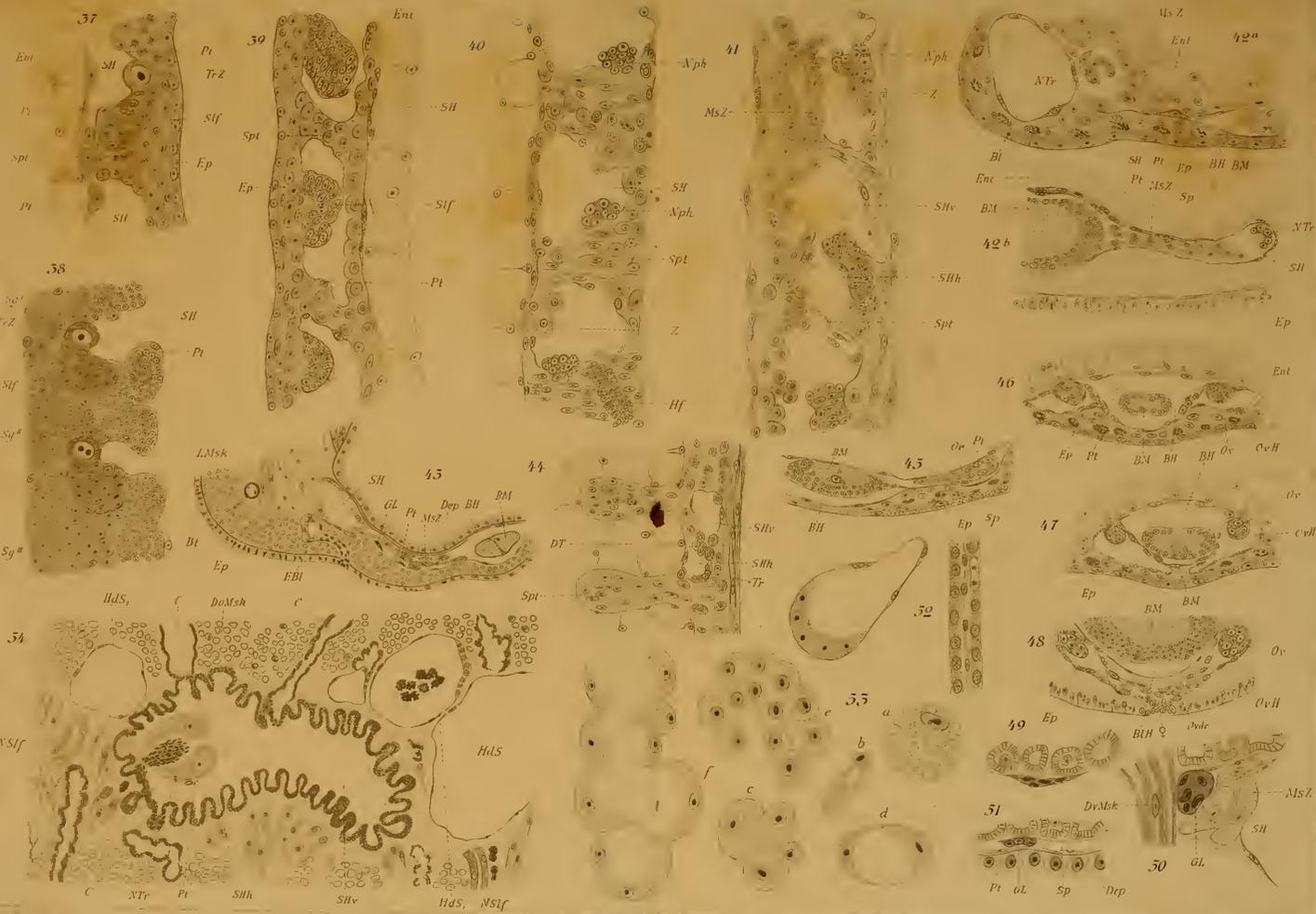














MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04280

159

