



1612

5 WHSE 04632



MBL WHOI Library - Serials





ZOOLOGISCHE JAHRBÜCHER.

ABTEILUNG

FÜR

ANATOMIE UND ONTOGENIE
DER TIERE.

HERAUSGEGEBEN

VON

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

FÜNFUNDZWANZIGSTER BAND.

MIT 33 TAFELN, 50 ABBILDUNGEN UND 1 KURVE IM TEXT.



J E N A ,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1908.

Alle Rechte, namentlich das der Übersetzung, vorbehalten.

1612

Inhalt.

Erstes Heft.

(Ausgegeben am 21. November 1907.)

	Seite
POLICE, GESUALDO, Sugli occhi dello Scorpione. Colle tavole 1—2 e 3 figure nel testo	1
GISI, JULIA, Das Gehirn von Hatteria punctata. Mit Tafel 3 und 21 Abbildungen im Text	71

Zweites Heft.

(Ausgegeben am 13. Dezember 1907.)

MONTGOMERY JR., THOMAS H., On the Maturation Mitoses and Fertilization of the Egg of Theridium. With Plates 4—5 . .	237
HENNINGER, GUSTAV, Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen. Mit Tafel 6—9 und 2 Abbildungen u. 1 Kurve im Text . .	251
SCHAUB, SAMUEL, Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Ent- wicklung der Ardeiden. Mit Tafel 10—11 und 18 Abbildungen im Text	305

Drittes Heft.

(Ausgegeben am 15. Januar 1908.)

SCHEPOTIEFF, A., Die Pterobranchier. Mit Tafel 12—14b und 1 Abbildung im Text	405
MAYER, ALFRED, Zur Kenntnis der Samenbildung bei Ascaris megalocephala. Mit Tafel 15—16 und 2 Abbildungen im Text	496
FUCHS, FANNY, Über die Entwicklung des Vorderhirns bei niedern Vertebraten. Mit Tafel 17—24 und 1 Abbildung im Text .	547

Viertes Heft.

(Ausgegeben am 1. Februar 1908.)

	Seite
STECK, LEO, Der Stimmapparat des <i>Hemidactylus garnoti</i> DUM. et BIBR. Mit Tafel 25	611
NORDENSKIÖLD, ERIK, Zur Anatomie und Histologie von <i>Ixodes reduvius</i> . Mit Tafel 26—28 und 2 Abbildungen im Text . .	637
RUSS, ERNEST ALEX L., Die postembryonale Entwicklung des Darm- kanals bei den Trichopteren (<i>Anabolia laevis</i> ZETT.). Mit Tafel 29—32	675

Sugli occhi dello Scorpione.

Ricerche del

Dott^r. Gesualdo Police,

Assistente nell' Istituto zoologico della R. Università di Napoli.

Colle tavole 1—2 e 3 figure nel testo.

Sommario.

Parte speciale.

Notizie preliminari.

Occhi mediani.

Parte lenticolare.

Parte retinica.

Strato retinico.

Strato faosferico.

Postretina.

Capsula ottica e membrana preretinica.

Sullo sviluppo degli occhi mediani.

Occhi laterali.

Parte lenticolare.

Parte retinica.

Strato retinico.

Strato faosferico.

Postretina.

Capsula ottica e membrana preretinica.

Sullo sviluppo degli occhi laterali.

Valore delle cellule faosferiche.

Sulla innervazione della retina.

Riassunto dei risultati principali.

Parte generale.

- Relazioni fra gli occhi mediani e gli occhi laterali dello Scorpione.
 Differenza fra gli occhi dello Scorpione e quelli degli altri Aracnidi.
 Comparazione degli occhi dello Scorpione con quelli degli altri Artropodi.
 Conclusioni.

Parte speciale.

Notizie preliminari.

Gli occhi dello Scorpione hanno acquistato un'importanza speciale in morfologia, poichè la loro costituzione intima mentre differisce da quella degli occhi degli altri Aracnidi, presenta dei caratteri che la ravvicinano alla costituzione di occhi più differenziati di altri Artropodi. Per questa ragione essi hanno attratto l'attenzione di valenti naturalisti, quali il GRABER, GRENACHER (2), LANKESTER & BOURNE, KOWALEVSKY & SCHULGIN, PATTEN, METSCHNIKOFF, BRAUER, LAURIE, HESSE. Ciononostante, però, la loro struttura non è ancora chiaramente conosciuta, e la ultima parola intorno ad essi non è pronunciata.

Attratto dall'importanza dell'argomento, vi iniziai sopra i miei studii, ripetendo le osservazioni già fatte da altri, cercando di bene perfezionarmi nella tecnica specifica. Il mio lavoro fu coronato da buon successo, poichè potetti notare che la struttura della retina dell'occhio dello Scorpione su molti punti principali, è differente da quella finora ammessa. Ciò mi ha permesso di giustamente interpretare le varie parti dell'occhio e di portare un nuovo contributo al valore da attribuirsi in morfologia ed in fisiologia ai singoli elementi in particolare ed all'occhio in generale.

Le mie ricerche sull'occhio in parola furono iniziate or sono alcuni anni per consiglio del mio maestro, prof. DELLA VALLE, quando nel suo istituto cominciai ad occuparmi del sistema nervoso dello Scorpione per la mia tesi di laurea. Espletate queste ricerche ho ripreso lo studio degli occhi e ne pubblico i risultati.

L'osservazione degli organi in parola presenta grandi difficoltà tecniche, poichè essi oltre ad essere di minime dimensioni e stretta-

mente connessi col duro strato chitinoso esterno, in cui sono incastornati, sono fittamente ripieni di pigmento. Onde pur trattando di essi tutta una serie di scienziati ognuno ha trovato a dire qualcosa di differente dagli altri.

Il primo ad occuparsene fu il GRABER, a cui spetta il merito di avere notato negli occhi dello Scorpione lo speciale raggrupparsi delle cellule retiniche, mettendo così in rilievo in essi dei caratteri che da un lato li avvicinano agli occhi semplici e dall'altro agli occhi composti degli altri Artropodi. Epperò il suo lavoro resta per questo fatto molto importante, nonchè per brillanti intuizioni fatte su altri punti ancora della morfologia dell'occhio di cui mi occupo. Le aspre critiche mossegli, per osservazioni di secondaria importanza, dal GRENACHER (2) e da RAY LANKESTER e BOURNE sono esagerate. Ciò che pare anche al PATTEN (1) il quale conviene (p. 671) che „it is tolerable certain, that if GRABER has made some unfortunate interpretations, he has also made several accurate and valuable observations concerning structures which have entirely escaped GRENACHER“.

I naturalisti, che dopo il GRABER hanno studiato questi occhi, hanno ancora riscontrati fatti notevoli nella loro costituzione; però, talora alcuni di questi fatti non sono abbastanza chiaramente esposti, tal'altra sono messi d'accordo con teorie, e non sempre avvalorati da disegni convincenti.

Coloro che antecedentemente al PARKER si occuparono dell'argomento, lo guardarono o solo dal punto di vista istologico o solo da quello embriologico. Il PARKER, invece, cercò di studiarli avvalendosi dell'istologia e dell'embriologia insieme.

La via battuta dal PARKER a me pare la migliore, epperò anche io l'ho seguita. Principalmente ho cercato di osservare le fasi dello sviluppo nei singoli elementi, ciò che mi è riuscito di fare con sufficiente esattezza, grazie alla abbondanza del materiale a mia disposizione e grazie alla pratica acquistata nella tecnica.

Quasi tutti quanti gli autori hanno fatto i loro studii su specie diverse di Scorpioni. Così il GRABER ha studiato lo *Scorpio europaeus* ed il *Buthus afer*. GRENACHER (2), invece, ha fatto le sue osservazioni sull'*Ischnurus caudicula*, *Lichas americanus* e *Buthus afer*. Le specie studiate da RAY LANKESTER & BOURNE sono, *Androctonus funestus*, *Euscorpium italicus* ed *Euscorpium carpathicus*. Il PARKER ha studiato

alcune specie appartenenti al genere *Centrurus* e l'ESSE l'*Euscorpis europaeus*.

Le mie osservazioni sono state fatte sull'*Euscorpis carpathicus* L., che si trova facilmente nelle nostre contrade. Debbo qui far notare che in lavori precedenti, in cui ho studiato il sistema nervoso dello Scorpione, oggetto delle mie osservazioni fu anche l'*E. carpathicus*; ma errai nella determinazione della specie, riferendola all'*E. italicus*. Però va tenuto in conto la grande affinità fra le due specie.

Ho tentato anche di studiare diversi altri Scorpioni conservati in alcool. Però nonostante che molti di questi animali fossero stati trattati in precedenza con liquidi fissativi, assai male si prestavano all'osservazione. Per la prolungata permanenza in alcool, le difficoltà tecniche aumentavano ed i risultati erano del tutto insoddisfacenti se paragonati con quelli da me ottenuti con materiale fissato di recente.

Per la osservazione mi sono servito sia del metodo di dissociazione degli occhi, previa macerazione; sia del metodo dell'inclusione in paraffina e relative sezioni in serie.

Nell'adulto, in tutti e due i casi, staccavo delicatamente, con gli aghi, gli occhi dallo strato chitinoso esterno, prima di metterli nel liquido macerante o fissatore. E qui osservo che negli animali conservati in alcool, gli occhi con facilità si dis fanno allorchè sono urtati dagli aghi, ciò che non succede per quelli uccisi di fresco. Aggiungerò ancora che a me è riuscito di isolare dallo strato chitinoso esterno non solo gli occhi mediani, ma anche i laterali e tagliarli quindi in sezioni sottili, ciò che non era riuscito agli osservatori che mi hanno preceduto.

Per avere delle sezioni dell'occhio dell'adulto non separato dal cristallino, ho fatto delle inclusioni in celloidina, però, non son riuscito ad ottenere con questo metodo delle sezioni abbastanza sottili, nè in serie, vista la grande durezza dello strato chitinoso in cui sono incastrati gli occhi. Come liquidi maceranti ho adoperato il liquido di APATHY, l'acido cromico [usato da PATTEN (1) e da PARKER (1) per i medesimi studii] e inoltre mi sono ancora servito dell'alcool al terzo di RANVIER. Debbo constatare, però, che quest'ultimo liquido mi ha dato i migliori risultati.

Come liquidi fissatori per gli occhi da includere in paraffina, ho usato principalmente il liquido di ZENKER ed il liquido di HERMANN; talvolta, ho fatto anche uso del sublimato acido. In generale tutti e tre liquidi mi hanno dato buoni risultati, in quanto

mentre l'uno metteva in rilievo alcune particolarità di struttura, l'altro ne faceva risaltare altre.

Per colorare le sezioni mi sono quasi sempre avvalso dell'emallume MAYER, come colore nucleare, e dell'orange G come colore protoplasmatico. Questa doppia colorazione mi ha sempre ottimamente servito. Talvolta all'orange ho sostituito l'eosina. Tal'altra, poi, ho colorato semplicemente con l'emallume, ciò che in alcuni casi mi è stato anche di grande utilità.

Debbo aggiungere che mi sono molto giovato di sezioni di tre o quattro micromillimetri di spessore. Ciò non toglie, però che io mi sia anche valso di sezioni molto spesse. Anzi, il metodo di paragonare le osservazioni fatte sulle sezioni spesse con quelle fatte sulle sottili mi ha porto il mezzo di più giustamente fare alcune interpretazioni. S'intende che le sezioni spesse si prestavano poco all'esatta osservazione se non erano depigmentate.

A proposito della depigmentazione, osservo che l'abbondanza del pigmento costituisce una delle principali difficoltà che si incontrano nello studio di questi organi piccolissimi e delicati. Ciò ha costretto gli altri osservatori a fare i loro studii principalmente su occhi in precedenza depigmentati, per poterne ben distinguere gli elementi. Io, viceversa, ho trovato che su sezioni sottili (2 a 5 μ) non depigmentate gli elementi si distinguono benissimo, non solo, ma anche più chiaramente che su quelle depigmentate; in quanto, nel processo per ottenere la depigmentazione, qualunque metodo si adoperi, si vengono sempre più o meno ad alterare gli elementi, in modo che non sono più ben definiti. Debbo, quindi, proprio allo studio delle sezioni non depigmentate, i principali dei risultati che esporrò in questo mio lavoro. Mi sono, in generale, avvalso delle sezioni depigmentate come controllo per i fatti notati su quelle contenenti pigmento, nonchè per osservare la struttura delle parti pigmentate stesse.

Ho saggiato tutti i metodi di depigmentazione adoperati dagli altri, sia a base di acidi che di alcali. Tra tutti quanti questi liquidi quello di cui meglio mi son giovato è stato forse il primo adoperato, il liquido di GRENACHER, essendo gli altri o troppo violenti, quindi alteranti troppo i tessuti, o troppo deboli. Però, meglio che col liquido di GRENACHER, ho ottenuto una conveniente decolorazione col cloro allo stato nascente, consigliato dal MAYER. Adoperavo all'uopo una provetta a bocca tanto larga quanto potesse essere chiusa appena dalla lastrina portaoggetti su cui erano attaccate le se-

zioni, in modo però che potesse comprendere tutte le sezioni medesime. Nel fondo della provetta mettevo il clorato di potassio, su cui facevo cadere delle gocce di acido solforico, otteneva così vapori di cloro. Esponevo a questi vapori le sezioni da depigmentare, avendo cura di mantenerle sempre umide con immersione in acqua. In questo modo, avevo una decolorazione rapida, nel tempo stesso che potevo continuamente sorvegliare il preparato e non tenerlo più esposto ai vapori di cloro quando fosse giunto al grado di depigmentazione voluto.

Dirò, che operando così, riuscivo ad ottenere delle sezioni meno alterate che con gli altri metodi.

Occhi mediani.

Mi occuperò prima degli occhi mediani, poichè in essi gli elementi ottici sono più regolarmente disposti, quindi meglio si prestano all'interpretazione e permettono spiegare la costituzione degli occhi laterali. In generale, gli occhi mediani sono stati più studiati dei laterali, in quanto, per le loro dimensioni, grandemente superiori, si prestano molto più ad essere isolati e quindi trattati coi varii processi che richiede la tecnica.

I primi anatomici che studiarono l'occhio mediano dello Scorpione adulto distinsero in esso due strati, uno strato lenticolare ed uno strato retinico. Ciò fu notato dal GRABER pel primo, in conferma di ciò che il GRENACHER (1) aveva riscontrato negli occhi dei ragni. RAY LANKESTER & BOURNE, chiamarono diplostici questi occhi bistratificati.

In seguito gli embriologi [PARKER (1), PATTEN (2), LAURIE, BRAUER], notarono come, per i fatti in rapporto allo sviluppo, morfologicamente, l'occhio mediano dello Scorpione deve considerarsi come costituito da tre strati, e quindi triplostico e non diplostico.

Ritornero poi sullo sviluppo generale di questi organi, per ben vedere quali parti dell'occhio provengono dai varii strati; per ora espongo lo studio anatomico delle varie parti, e dello sviluppo di ciascuna di queste.

Anatomicamente, quindi, distinguo nell'occhio mediano, una parte lenticolare ed una parte retinica.

Parte lenticolare.

Nell' adulto questa parte è rappresentata da una lente biconvessa, il cristallino (Fig. 7 *cr*), e da un epitelio monostratificato posto immediatamente al disotto di esso (Fig. 7 e 10 *str*).

Il cristallino è di natura assolutamente chitinoso ed è in continuazione con lo strato di chitina che riveste tutto il corpo dell' animale. Su ciò sono di accordo tutti coloro che si occuparono dell' argomento.

Il GRABER afferma che esistono sottili porocanali nel cristallino di tutti gli Artropodi da lui osservati. Il PARKER (1), d'accordo con ciò che dice il GRENACHER (1) a proposito del cristallino del *Phalangium*, non ha mai osservato nel cristallino del *Centrurus* alcun porocanale, mentre nella cuticola circostante ne riscontra di chiaramente visibili. Le mie osservazioni confermano quelle del PARKER anche per l'*Euscorpis*, in quanto non vi ho mai trovato traccia di porocanali.

È importante l'assenza di porocanali nel cristallino, poichè ciò mostra come esso pur essendo una produzione cuticolare, differisce dalla cuticola circostante, per caratteri puramente anatomici. Lo strato di epitelio che sottostà al cristallino, e che poi è il suo generatore, è fatto da cellule epiteliali prismatiche regolarmente disposte. Esso è in diretta continuazione con l'epitelio dell' ipoderma.

Sul modo come si forma lo strato lenticolare ho notato dei fatti che a me sembrano non privi d'interesse.

Della formazione del cristallino si occupa solo il PARKER. Egli dice (p. 182): „The lentigen results from a modification of the hypodermis directly external to each optic sac. For some time after involution this hypodermis consists of undifferentiated cells, whose positions are indicated by their spherical nuclei. About the time when pigment is deposited in the retina, the hypodermis in front of each pigmented area thickens, and the outlines of its cells become visible (tab. 3, fig. 15 *pz. r*). This is the first modification in the formation of the lentigen. The thickening of the lentigen increases, and each cell assumes the form of a long pyramid, whose base rests upon a membrane between retina and lentigen, and whose slightly truncated apex reaches the forming lens (tab. 2, fig. 9 and 10).“

Secondo il PARKER, quindi, lo strato epiteliale esterno del l'abbozzo dell' occhio non farebbe altro che allungare le sue cellule, infossarsi e costituire lo strato cristallogeno. Il cristallino così

sarebbe una formazione proveniente dal primitivo epitelio ipodermale, senza che questo abbia subito alcuna radicale modificazione.

Io ho un maggior numero di particolari da esporre sulla formazione del cristallino, particolari che ho minutamente seguito nei vari stadii dell'embrione e che mostreranno come l'epitelio quando diventa cristallogeno non è più il primitivo ipoderma.

Nel posto in cui dovrà formarsi il cristallino, l'epitelio ipodermale è fatto di cellule prismatiche con nucleo rotondo; gradatamente però, queste cellule cominciano ad appiattirsi e a proliferare, in modo da costituire vari strati di cellule piatte, l'uno strato sull'altro, tutti al disotto del primo strato che le ha generate (Fig. 1 *ster*). Il primo strato (immediatamente sotto la cuticola) è fatto di cellule assai piatte, mentre gli altri strati presentano nuclei sempre più rotondeggianti a misura che si approfondiscono.

Dopo un certo periodo, la proliferazione si arresta, o almeno si limita ad un lato solo dell'epitelio cristallogeno. Infatti le cellule pigliano la forma prismatica con nuclei arrotondati, con tendenza a disporsi in modo da costituire nuovamente un solo strato di cellule (Fig. 2 *ster*); mentre solo da un lato della periferia resta un gruppetto di cellule piatte (Fig. 2 *ster*¹), che, pare, continuano a proliferare.

Le cellule cristallogene mediane, si allungano di molto, restando, però, sempre prismatiche (Fig. 4 *ster*). Le più lunghe sono le centrali, e vanno diminuendo in lunghezza a misura che si allontanano verso la periferia. I nuclei di queste cellule, intanto, cominciano ad allungarsi, nel tempo stesso che si dispongono verso la base di esse, là dove è il limite fra lo strato cristallogeno e lo strato retinico. Si ha così l'accento della forma del futuro cristallino, e, per la disposizione dei nuclei, si potrebbe credere già all'esistenza di una lente, se l'attenta osservazione non mostrasse i limiti fra cellula e cellula.

Queste cellule allungate, dapprima parallele tra loro, tendono a dirigere la loro estremità anteriore verso un punto centrale, in modo che per reciproca pressione gradualmente si restringono verso l'esterno e pigliano la forma piramidale (Fig. 5, 6 *ster*). I loro nuclei intanto si allungano sempre più, restando, in generale, posti verso la base.

La forma piramidale di queste cellule diviene sempre più spiccata, a un dato momento gli apici delle piramidi si mostrano troncate nel tempo stesso che uno strato chitinoso appare al disopra di esse (Fig. 6, *cr*).

Comincia così l'attività secretrice di questi elementi, e a misura che il cristallino si forma, esse diminuiscono in lunghezza. Quando la lente ha assunta la sua forma determinata, le cellule cristallogene hanno preso la forma prismatica, con nuclei rotondi e costituiscono uno strato solo alla superficie interna del cristallino (Fig. 7, *str*).

Nello strato chitinoso che riveste tutto il corpo si osservano tre strati distinti per la loro rifrangenza e per la maggiore o minore difficoltà a prendere una tinta con i coloranti adeguati. Queste differenze sono dovute ai vari periodi di secrezione della chitina stessa.

Seguiamo un poco questi periodi di secrezione, per vedere a quali di essi corrisponde la formazione del cristallino nell'area oculare.

Nei primi stadii, quando si ha semplicemente proliferazione di cellule nel punto dove dovrà formarsi la lente, la chitina che riveste tutto il corpo dell'animale passa anche su questo punto senza subire alcuna modificazione (Fig. 1 *cu*). Anche allorquando l'epitelio cristallogeno comincia a subire delle differenziazioni, nei primi stadii, come nella Fig. 2, il rivestimento chitinoso è fatto da un semplice strato sottile che si continua sull'epitelio cristallogeno dello stesso spessore che su tutto il resto del corpo (Fig. 2 *cu*). Allorchè, però, si forma il terzo strato di chitina, le cellule cristallogene acquistano la loro attività specifica segregando la chitina che varrà a costituire il cristallino.

Così, la chitina del cristallino (Fig. 7 *cr*) è in continuazione col terzo strato della chitina che riveste il corpo, mentre gli altri due strati (Fig. 7 *cu*), più superficiali si continuano dello stesso spessore sulla superficie del corpo e sul cristallino. Ciò perchè le cellule cristallogene acquistano la loro funzione specifica secretrice, proprio quando s'incomincia a formare questo terzo strato.

Qui debbo osservare che il PARKER nel *Centrurus* (p. 183) nota che. „The external hyaline layer passes unchanged either in thickness or texture over the front of the lens. The second or colored layer becomes perfectly colorless, and by its increased thickness adds to the convexity of the lens.“ Come ho detto più innanzi, dalle mie osservazioni risulta che i primi due strati di chitina da me notati passano indifferenziati sul cristallino; probabilmente lo strato ialino del PARKER comprende tutti e due questi primi strati, mentre il terzo strato da me indicato corrisponderebbe al secondo suo.

La formazione del cristallino stesso avviene per successive secrezioni. Ciò appare chiaramente dalla disposizione dei vari strati che per la diversa rifrangenza si distinguono nella lente; strati che aumentano di numero a misura che l'animale aumenta in dimensioni.

Il GRABER mette la quistione se la lente consista solo negli strati della cuticola normale ispessiti, o contiene strati addizionali. Il PARKER conviene che le cellule cristallogene hanno potere di produrre cuticola indipendentemente da quella prodotta dall'ipoderma indifferenziato. E ammettendo ciò, crede probabile che, delle lamelle del cristallino, alcune possano essere peculiari al cristallino stesso e non essere rappresentate nella cuticola adiacente.

Seguendo gli strati del cristallino (Fig. 7 *cr*) a me pare vederli in perfetta continuità con quelli del terzo strato della cuticola normale. Soltanto, mentre in questo sarebbero sottilissimi, tanto da essere visibili solo dopo un attentissimo esame, nel cristallino sarebbero più spessi ed appariscenti.

Riassumendo: Il cristallino è prodotto da uno strato di cellule (cellule cristallogene) originantesi dall'ipoderma per una proliferazione nel tratto in cui esso cristallino dovrà formarsi. Queste cellule dopo aver subito un certo numero di trasformazioni di forma, acquistano la proprietà secretrice specifica, che fa sì che esse possano produrre una quantità di chitina maggiore di quella prodotta dalle circostanti cellule dell'ipoderma, divenendo così atte a costituire la lente.

Parte retinica.

E la parte più importante dell'occhio, la più studiata e la meno conosciuta. In generale vi si distingue una retina ed una postretina; vedremo se è esatta questa divisione degli strati che la costituiscono e quali precisamente essi sono.

Il GRABER che, come ho detto, ha studiato pel primo l'occhio dello Scorpione vede, nell'occhio mediano del *Buthus*, dopo rimozione del pigmento (p. 71), „zwei Bogenreihen von Kernen: eine vordere, am Glaskörper und eine hintere, fast am Grunde des Augenpolsters. . . Der Lage nach entsprechen die Kerne offenbar den postbacillaren Gebilden.“

Secondo il GRABER, quindi, ognuno degli elementi che costituiscono la retina degli occhi mediani dello Scorpione, avrebbe due nuclei, uno grande, basale, ed uno piccolo, apicale. Fra questi due nuclei esisterebbe il bastoncino riscontrato da GRENACHER negli occhi

semplici degli Aracnidi. Negli elementi retinici degli occhi laterali, poi, trova ancora un terzo nucleo (p. 75): „Andeutungen solcher Kerne fanden wir auch einmal an einem Zupfpräparat vom Scorpion.“ Allora, egli, generalizzando la struttura all' elemento tipico degli occhi dello Scorpione, lo considera come risultante dalla fusione di tre cellule, di cui i tre nuclei sarebbero i rappresentanti.

Il GRABER ritiene la retina dell' occhio mediano dello Scorpione come costituita da tre strati: uno strato interno fibrillare (fatto dalle fibre del nervo ottico penetranti a ventaglio nella capsula ottica); uno strato ganglionare (fatto da cellule ganglionari, che fondendosi con gli elementi retinici sono rappresentate dai grossi nuclei basali, che riscontriamo in questi ultimi); e uno strato di cellule a bastoncelli.

Il fatto più importante, però, notato dal GRABER, sta nella disposizione degli elementi retinici, i quali si dispongono in gruppi di cinque, costituendo delle formazioni comparabili a quelle che il GRENACHER (1) riscontrò negli occhi composti degli altri Artropodi e che chiamò retinule. Anche qui ogni elemento della retinula produce lateralmente un raddomero, i cinque raddomeri riunendosi formano un raddomo.

Il GRENACHER, autore dell' opera classica sugli occhi degli Artropodi (1), scrisse di proposito un lavoro (2) per confutare le idee esposte dal GRABER. Egli aveva detto che negli occhi degli Aracnidi, la retina era costituita da un numero di elementi simili, ognuno dei quali era una singola cellula, contenente un nucleo ed un corpo bastonciniforme. Il GRABER, invece, fondandosi sullo Scorpione, sosteneva che gli elementi erano multinucleati e risultanti, quindi, dalla fusione di più cellule. Il GRENACHER (2) che prima non aveva studiato gli occhi dello Scorpione, se ne occupò appositamente (soltanto dei mediani, però). Il risultato delle sue ricerche fu che il nucleo anteriore ed il mediano, descritti dal GRABER nell' elemento retinico dello Scorpione, positivamente non esistevano. Per lui, solo dove il GRABER descrive i cosiddetti nuclei ganglionari, esiste un vero nucleo, onde gli elementi dell' occhio dello Scorpione ritornerebbero al tipo degli occhi anteriori dell' *Epeira* dal GRENACHER stesso descritti.

LANKESTER & BOURNE notarono come nella parte retinica degli occhi oltre ad esservi le cellule retiniche (nerv-end cells) vi sarebbero degli altri elementi di natura differente: (p. 188) „As will be seen when we examine the retinal body more fully, it does not

consist of a simple layer of nerve-end cells, but is complicated by the presence of a large bulk of nerve-fibres within the eye-capsule, and by the presence of what is of more importance morphologically, viz. intrusive connective tissue."

Così lo strato retinico sarebbe diviso in due strati, uno di nerv-end cells ed uno di nerve-fibres-interspaces. Il tessuto connettivo intruso sarebbe costituito da cellule nucleate e pigmentate. Alla periferia della capsula ottica queste cellule diventerebbero continue con una serie di cellule pigmentate molto delicate, giacenti vicino al setto capsulare fra le estremità anteriori delle cellule retiniche. Gli autori chiamano queste cellule „anterior intra-retinal pigment cells (p. 193) ed i loro nuclei corrisponderebbero ai nuclei anteriori del GRABER, che così non apparterrebbero più agli elementi retinici, ma a queste cellule connettivali. RAY LANKESTER & BOURNE riscontrano ancora altre cellule pigmentate (p. 193), le median inter-retinular cells i cui nuclei sarebbero i nuclei mediani del sacco retinale di GRABER. Ancora, presso la base delle retinule riscontrano un'altra serie di cellule connettivali pigmentate „which embraces the bundles of intra-capsular nerve fibres“.

Secondo RAY LANKESTER & BOURNE, quindi, gli elementi assolutamente retinici dell'occhio mediano, le nerv-end cells, sarebbero forniti di un solo nucleo, mentre il nucleo anteriore e mediano del GRABER (del quale condannano „the defective character of his methods of investigation“) apparterrebbero a cellule del tessuto connettivo intruso.

Sotto il nome di faosfere, RAY LANKESTER & BOURNE indicarono alcuni corpicciuoli riscontrati presso il voluto nucleo della cellula retinica, interamente distinti dai raddomeri, notevoli per la loro spiccata rifrangenza.

Dopo i suddetti autori si occupò della morfologia degli occhi dello Scorpione il PARKER. Egli riscontrò (p. 190) nella retina dell'occhio mediano due forme di cellule molto distinte, cellule retiniche e cellule pigmentate. Le retiniche sono allungate, arrotondate alla loro estremità anteriore, mentre posteriormente si continuano con le fibre del nervo ottico. Queste cellule, uniformemente rigonfie nella regione dove vi è il raddomo, contengono anche pigmento, principalmente concentrato nell'estremo arrotondato. Le cellule pigmentate, poste fra le retiniche, sono anche esse allungate, ma al contrario delle retiniche sono ristrette

molto nei tratti dove queste sono rigonfie, in modo che si presentano come due sacchi riuniti da una sottile fibra rigida. Nel sacco posteriore vi è il nucleo.

Il PARKER ha distinto le cellule retiniche da quelle pigmentate a mezzo della dissociazione. Nelle sezioni egli trova che i nuclei retinici in genere sono limitati alla parte profonda della retina. Questi nuclei li riscontra di tre tipi principali: alcuni grandi, rotondi ed ovali, che egli attribuisce propriamente alle cellule retiniche; altri piccoli, ovali, che egli considera come appartenenti alle cellule pigmentate; il terzo tipo apparterebbe a cellule che formano uno strato nella parte più profonda della retina, lo strato postretinico, uno strato pavimentale corrispondente a ciò che il GRABER ha considerato come la *matrix* della capsula ottica.

Inoltre il PARKER osserva (p. 194) che nell'interno dell'occhio, durante lo sviluppo, non entra traccia di tessuto mesodermico, quindi anche le cellule pigmentate hanno un'origine ectodermica e non sono elementi connettivali, come volevano RAY LANKESTER & BOURNE.

L'ESSE, che anche si è occupato degli occhi dello Scorpione nel suo studio sugli occhi degli animali inferiori, non trova nulla di nuovo a dire sulla costituzione degli occhi medesimi. Egli osserva (p. 440) che nelle linee generali essa è stata „klar gestellt“ da RAY LANKESTER & BOURNE e da PARKER e solo in pochi punti subordinati si può tacciare di poca sicurezza. Le sue osservazioni si rivolgono principalmente sulla struttura fine degli elementi retinici, in rapporto a quella da lui notata per gli elementi retinici degli altri Artropodi.

Riassumendo, stando alle osservazioni finora note, la retina degli occhi mediani dello Scorpione sarebbe costituita da elementi retinici e da elementi pigmentati. I primi, forniti di grossi nuclei, di rabdomero e di faosfera, sarebbero in continuazione con le fibrille del nervo ottico. I secondi circonderebbero i gruppi di elementi retinici (retinule) rivestendoli di pigmento. Secondo RAY LANKESTER questi elementi sarebbero di tre specie e di natura connettivale; secondo PARKER sarebbero di una sola specie e di origine ectodermale.

Le mie osservazioni mi mostrano dei fatti nuovi nella costituzione di questa retina, in modo che mi permettono di modificare l'interpretazione datale dagli osservatori precedenti, cui erano sfuggiti i fatti da me notati.

L'abbondanza del materiale allo stato vivente mi ha permesso di ripetere con ogni comodo le ricerche sotto tutti i punti di vista.

Come ho detto più innanzi, debbo principalmente le mie osservazioni a tagli sottili (da 2 a 5 μ) di occhi non depigmentati. Si capisce che vi associavo i tagli depigmentati e le dissociazioni.

Il primo fatto che mi colpì nell'osservare delle sezioni di occhi mediani nei vari stadii di sviluppo (Fig. 2, 4, 5, 7) fu l'abbondanza di nuclei nella parte profonda dell'occhio. Confesso che subito mi balenò in mente lo strato ganglionare voluto dal GRABER e che poi si sarebbe fuso in seguito con lo strato delle cellule a bastoncino, nelle quali sarebbe rappresentato dai grossi nuclei basali.

La prima impressione non mi ingannò; mi spinse anzi a bene osservare quali erano le relazioni di questi grossi nuclei con gli elementi retinici e benchè le conclusioni a cui mi condussero non sono le stesse del GRABER, purtuttavia esse mi inducono a considerare le sue osservazioni o magari le sue intuizioni come quelle che più si avvicinano al vero. Osserviamo la sezione di un occhio mediano (Fig. 7). In essa, nella retina, troviamo anteriormente gli elementi retinici (*ere*), posteriormente a cui i nuclei rotondi e grossi (*ncf*) descritti dal PARKER come appartenenti agli elementi retinici medesimi. Questi nuclei si riscontrano assai più abbondanti negli embrioni (Fig. 2 5, *ncf*) che nell'adulto (Fig. 10, 12 *ncf*).

Ora osservando che la posizione di questi nuclei non sempre è in corrispondenza diretta coi raddomeri e che spesso, specie negli individui giovani (Fig. 7) o negli embrioni (Fig. 2, 5), se ne trovano due o più messi l'un dopo l'altro, non regolarmente, sorge presto il dubbio che questi nuclei possano non appartenere alle cellule retiniche. Se vi appartenessero, si dovrebbero costantemente trovare in corrispondenza con le cellule per ciò che riguarda la posizione. Per ciò che riguarda il numero, anche ammettendo che questi elementi potessero essere polinucleati, sarebbe strano che questi nuclei non fossero in linea dritta e che si spostassero l'uno da un lato e l'altro dall'altro, dando così una forma assai irregolare alla parte prossimale della cellula retinica. Furono questi i primi argomenti che mi fecero sorgere il dubbio che nella costituzione della retina dell'occhio mediano dello Scorpione entrassero a far parte elementi finora non conosciuti; e le osservazioni consecutive mi confermarono nel mio concetto.

Nelle sezioni, specie non depigmentate, distinsi perfettamente

ciò che il PARKER ha chiamato le cellule pigmentate della retina. Esse si trovano disposte lateralmente ai raddomeri (Fig. 10 *zp*), e presentano la forma descritta dal PARKER: rigonfie ai due estremi e sottili nel mezzo. Nel rigonfiamento posteriore riscontrai anche il nucleo (Fig. 10 *ncrc*). In quella parte, però, che dovrebbe essere l'elemento retinico e che viene abbracciata da queste cellule pigmentate (Fig. 10, *sr*) non trovai alcuna traccia di nucleo.

Esaminando con maggiore attenzione i miei preparati, dovetti convincermi che i nuclei rotondi e grossi non appartengono nè alle volute cellule retiniche, nè alle volute cellule pigmentate, fanno parte invece di cellule speciali contenenti, oltre al nucleo (Fig. 10 *ncf*) quel corpicciuolo rifrangente chiamato da RAY LANKESTER & BOURNE faosfera, il tutto circondato da un sottile strato di protoplasma, nettamente determinato da un contorno pigmentato che divide queste cellule l'una dall'altra.

I risultati ottenuti dalla dissociazione, previa macerazione, mostrano anche a me le cellule ritenute pigmentate (Fig. 8 *zp*) che in parte si staccano dagli elementi retinici, e mi mostrarono inoltre quelle che il PARKER interpretò come cellule retiniche (Fig. 8, *re*). In queste, però, raramente trovavo il nucleo, oltre a trovarlo spostato di posizione nei pochissimi casi in cui lo riscontravo. Movendo adeguatamente la vite micrometrica del microscopico, mi convinsi che questi nuclei non stanno mai nell'interno del corpo cellulare, ma sempre o superiormente o inferiormente, sono quindi esterni ad esso.

Questo fatto, messo d'accordo con l'altro che i medesimi elementi nelle sezioni mi si presentavano anucleati, mi convinse che in questi i nuclei mancano del tutto e che quelli riscontrati dal PARKER non erano che i nuclei delle cellule fornite di faosfere cui ho accennato pocanzi e che per la loro abbondanza facilmente si mischiavano e sovrapponevano agli altri elementi nella dissociazione.

Il PARKER stesso, in due disegni che dà di questi elementi isolati con la dissociazione, in uno disegna il nucleo, nell'altro no: perchè?

Per trovare più ampia spiegazione a questi fatti da me notati, ricorsi allo sviluppo embriologico dei singoli elementi, ed allora dovetti convincermi, come or ora esporrò, che la cellula pigmentata e la cellula retinica del PARKER o del RAY LANKESTER, non corrispondono che ad una cellula sola, la cellula retinica.

Dai disegni dati dal PARKER appare come egli abbia principal-

mente fondate le sue deduzioni sullo studio singolare fatto sugli elementi in dissociazione, messi semplicemente in rapporto con figure d'insieme dei tagli depigmentati, in cui egli più che riscontrare i singoli elementi riconosce dei nuclei che egli attribuisce ai vari elementi che ha notati nella dissociazione. Infatti, nella sezione a maggiore ingrandimento da lui presentata, e che dovrebbe principalmente mostrare l'anatomia dell'occhio mediano adulto (tab. 2, fig. 4) anteriormente si vedono delle linee più o meno indecise, che dovrebbero indicare i contorni delle cellule retiniche e quelli delle pigmentate, mentre nella parte profonda si vedono confuse insieme le tre specie di nuclei da lui notate. Ed egli attribuisce, con quali criterii non so, alcuni di questi nuclei alle cellule retiniche, altri alle cellule pigmentate ed altri alle cellule dello strato basale, che costituirebbe la postretina. Nulla, però, indica nè i contorni di queste cellule, nè la loro posizione.

Come appare dalle figure da me disegnate, come già ho accennato e come più chiaramente mi sforzerò di dimostrare in seguito, anatomicamente, si può distinguere nella parte retinica dell'occhio mediano dello Scorpione tre strati di cellule.

Un primo strato costituito dalle cellule retiniche poste in fila nel medesimo piano, nella parte più anteriore: lo strato retinico (Fig. 2, 4, 5, 7, 10 *strc*).

Un secondo strato posteriore al precedente, fatto da cellule a nucleo rotondo e fornite di faosfere (che io chiamo cellule faosferiche) ed è lo strato faosferico (Fig. cit. *stf*).

Un terzo, fatto dalle cellule più profonde costituenti un solo strato che tappezza tutta la superficie posteriore interna dell'occhio, a cui serberò il nome di postretina (Fig. cit. *pr*).

Strato retinico. — Osservando la sezione di un occhio mediano nei primi stadii di formazione, quando cioè è appena iniziata la formazione della retina e del cristallino (Fig. 2), si trova che, la parte anteriore, per circa un terzo dell'altezza dell'intero occhio, è occupata da uno strato di cellule fortemente pigmentate, che costituiscono lo strato retinico dell'occhio (Fig. 2 *stre*). Delle macchie chiare, ovali, non pigmentate, risaltano fra mezzo allo scuro della parte pigmentata, indicando l'inizio della formazione del raddomo.

Il resto della massa dell'occhio è occupato da grossi nuclei

rotondi, i nuclei delle cellule faosferiche, nei limiti delle quali poche tracce di pigmento.

Osservato ad un più forte ingrandimento, lo strato retinico risulta costituito da elementi prismatici (Fig. 3 *cre*) con nuclei ovali abbastanza grandi, le cellule retiniche. In queste cellule si osservano i granuli di pigmento tendere spiccatamente a disporsi tutti da un lato, lasciando sfornita di pigmento una piccola area, non ancora ben determinata, che sarà la zona rabdomica (*zr*).

In uno stadio più avanzato (Fig. 3 e 5 *cre*), si osserva che le cellule retiniche si sono più allungate, in modo che lo strato costituito da esse occupa più di un terzo dell' altezza dell' occhio. La zona rabdomica di queste cellule è divenuta più vasta e a contorno alquanto più determinato, per il maggiore addensamento di pigmento nella restante parte della cellula. La zona pigmentata si estende maggiormente nella regione anteriore e nella posteriore, mentre si assottiglia sensibilmente nel mezzo, dove invece aquista maggiore larghezza la zona rabdomica. Il nucleo che diventa più piccolo, in rapporto alle maggiori dimensioni della cellula, resta incluso nella parte posteriore della zona pigmentata.

Osservando uno stadio ancora più avanzato (Fig. 7) si vede che le cellule retiniche si sono allungate sempre di più. Nella figura data già occupano più della metà dell' altezza dell' intero occhio. La zona rabdomica è aumentata sempre più in larghezza, nella parte mediana, ed in lunghezza verso gli estremi. La zona pigmentata si è ridotta sottilissima nel mezzo. Il nucleo si riduce sempre più.

Nell' adulto (Fig. 10 e 12 *cre*) le cellule retiniche si sono ancora più allungate. Lo strato retinico si estende per due terzi dell' occhio e anche oltre. Le due zone sono completamente delineate. Nella parte mediana la zona rabdomica o rabdomero (*zr*), è incolore, completamente trasparente, talora, con lieve traccia di fini granuli di pigmento. Ai due estremi della cellula la zona pigmentata (*zp*) ha raggiunto il completo sviluppo, essa da un capo e dall' altro si restringe gradatamente, in modo da ridursi nella parte mediana della cellula retinica, da un lato solo di questa, ad una sottile riga pigmentata.

La disposizione della parte pigmentata e della non pigmentata nella cellula retinica, si osserva ancora più chiaramente in una serie di sezioni trasversali di un gruppo delle cellule medesime. Queste,

come si sa, si riuniscono in cinque, costituendo una retinula. In una sezione fatta nella parte anteriore di una retinula (Fig. 11a) si osservano i limiti delle cinque cellule le quali qui sono completamente pigmentate, e non presentano traccia di raddomo. In una sezione fatta alquanto posteriormente alla precedente (Fig. 11b) si distinguono pure i contorni delle cinque cellule retiniche; in ogni cellula retinica, però vediamo una parte non pigmentata, la parte raddomica (*zr*), e una porzione pigmentata (*zp*) che è di superficie minore che nella sezione precedente, e si avvanza nella parte raddomica che la abbraccia.

In una sezione che passa per la parte mediana della retinula (Fig. 11c) si osserva la zona raddomica al massimo dello sviluppo (*zr*), mentre la pigmentata si è ridotta ad un piccolo strato che si vede alla periferia (*zp*).

Osservando infine una sezione fatta nella parte posteriore del gruppo di cellule (Fig. 11e) si ritrovano, le cinque cellule quasi interamente pigmentate, in esse, però, riscontriamo il nucleo delle cellule retiniche (*ncr*).

Questo nucleo (Fig. 10, 11e *ncr*), è piccolo, ovale, e si trova nella parte posteriore della zona pigmentata.

La parte posteriore della cellula retinica, restringendosi si mette in perfetta relazione con le fibrille provenienti dal nervo ottico (Fig. 10, 12 *fn*).

La cellula retinica, quindi, anteriormente si termina con un estremo arrotondato, mentre posteriormente si assottiglia continuandosi con la fibrilla nervosa corrispondente.

Fra una cellula retinica e l'altra non esiste alcuna cellula pigmentata distinta da essa.

Qui sento il bisogno di ritornare un poco intorno a ciò che dicono gli autori riguardo alla pigmentazione delle cellule retiniche. Il PATTEN (1) (p. 728) crede che le cellule retiniche non contengano pigmento, mentre RAY LANKESTER & BOURNE (p. 194) sono in dubbio se nelle cellule retiniche dell'occhio mediano vi sia o pur no pigmento. Secondo questi ultimi il pigmento dovrebbe essere limitato ad uno strato superficiale della cellula, benchè risulti loro che in generale il pigmento non è mai nel protoplasma, ma in fini prolungamenti provenienti dalle cellule interstiziali. Pel PARKER (p. 194) il pigmento oltre che nelle cellule pigmentate si riscontra anche nelle cellule retiniche, principalmente concentrato nella sua estremità anteriore arrotondata.

Il pigmento, come risulta dal fin qui detto, esiste nella cellula retinica, ma in una zona nettamente determinata (zona pigmentata), che è quella che il PARKER ha considerato come un elemento a parte sotto il nome di cellula pigmentata. Nella restante parte (zona rabdomic) si trovano delle lievi sfumature di pigmento.

La costituzione della cellula retinica, da me esposta, rende oziosa la quistione posta da RAY LANKESTER & BOURNE sulla probabile natura connettivale dell' „intrusive pigmentary tissue“ da lui riscontrato fra le cellule retiniche. Opinione che il PARKER combatte (p. 194) concludendo dalle sue osservazioni embriologiche che „mesodermic tissue hat not gained access to the eye“. È logico che io divida l'opinione del PARKER dopo che ho dimostrato che non esistono non solo le cellule pigmentate connettivali del RAY LANKESTER, ma neanche quelle pigmentate ectodermatiche da lui descritte.

Le cellule retiniche si riuniscono in gruppi di cinque, aderendo per le loro zone rabdomiche e costituendo così un rabdomo, il quale viene completamente rivestito di pigmento da tutti i lati.

L'ESSE (p. 440) osserva che i cinque rabdomeri si stringono insieme solo nella parte distale della retina, mentre nella parte prossimale „weichen sie auseinander“ e „der Raum, den sie zwischen lassen, ist beim lebenden Thier wahrscheinlich von einer serösen Flüssigkeit erfüllt, deren Niederschläge im Präparat die saumartigen Rhabdomere stellenweise verbinden“.

Le mie osservazioni confermano la presenza di questo spazio interrabdomico riscontrato dall' ESSE. Debbo soltanto notare che a me non è apparso così grande come egli lo disegna nella figura di un taglio trasverso di un rabdomo dell'occhio mediano di Scorpione (tav. 21, fig. 98 h). Esso è una cavità molto più piccola, fusiforme, ed io l'ho riscontrata non solo sui tagli trasversi (Fig. 11d *sr*), ma anche in quelli longitudinali, che anzi lo mostrano in tutta la sua estensione (Fig. 10, 12, *sr*). Con tutta probabilità, come dice l'ESSE, questo spazio è riempito di un liquido sieroso. Aggiungerò, che non ho veduto spazio interrabdomico negli occhi del l'embrione.

Un fatto degno di attento esame è ancora quello delle relazioni fra la cellula retinica e le fibre del nervo ottico.

Il PATTEN (1), che poi non ha in modo speciale studiato la struttura dell'occhio dello Scorpione, estendendo a questo animale la sua inter-

petrazione teorica della conformazione dell'occhio degli Artropodi, vuole che la fibra nervosa vada lungo l'asse di raggruppamento delle cellule retiniche. In modo che per ogni raddomo vi sarebbe una sola fibra nervosa. Perciò egli trova (p. 682) che „is it not logical“ il termine „nerv-end-cells“ adoperato da LANKESTER & BOURNE per indicare le singole cellule retiniche. In generale, però, gli autori che hanno studiato particolarmente l'argomento dicono che la cellula retinica si continua con una fibra del nervo ottico. — Il PARKER che forse ha fatto sull'occhio dello Scorpione lo studio più dettagliato, si limita a dire (p. 190) che le cellule retiniche „terminate below in nerve fibres“, e, più innanzi: „each cell, enlarging slightly at its deep end, rapidly tapers into a nerve fibre.“ Un maggiore dettaglio, però, il PARKER lo dà nella fig. 5 della tab. 2 del suo lavoro. Questa figura rappresenta una cellula retinica isolata per dissociazione. Essa è sparsa di pigmento che è più abbondante nella parte anteriore. Nella linea mediana, però, si vede una sottile zona, interamente depigmentata e contrassegnata con le lettere *nfbr*, che corrispondono a „nerve fibre“. Pel PARKER quindi la fibra nervosa penetra nell'interno della cellula retinica, seguendo il cammino del suo asse centrale longitudinale.

Chi, però, più di tutti si è diffuso sulle relazioni fra il nervo ottico e la cellula retinica è l'ESSE, il quale ha fatto principalmente lo studio sulla minuta struttura degli elementi ottici. Per ciò che riguarda la morfologia l'ESSE dice che essa „in den großen Zügen“ è „klar gestellt“ dopo le osservazioni di LANKESTER & BOURNE e di PARKER. Però, le sue figure rassomigliano poco a quelle dei citati autori. Egli non nomina nello scritto le cellule pigmentali, nè indica sulla figura se ne riscontra o pur no; egli mette il nucleo della cellula retinica, e più indietro la faosfera, in una parte ristretta e posteriore della cellula medesima, in un modo come nessun autore l'ha disegnata, nè io l'ho vista. In fondo, a me non riesce vedere che concetto egli ha della parte anatomica dell'occhio, a cui non accenna nello scritto, nè indica con chiarezza nelle figure.

Epperò, seguiamolo nella descrizione istologica dell'elemento retinico. Egli riscontra una speciale struttura nel raddomero: (p. 440) „An diesen Rhabdomeren erkennt man auf Querschnitten eine Querstreifung senkrecht zur Zellwand, und auch Längsschnitte zeigen eine ähnliche Streifung, so daß man durch Kombination beider Bilder zu der Vorstellung kommt, daß das Rhabdomer aus feinen dicht gestellten Stiftchen besteht.“ Indi soggiunge (p. 441): „sieht man hier

keine Fasern von den Stiftchen in das Zellplasma eindringen, wie das bei vielen Insekten der Fall ist. Wenn man jedoch die Fibrillen verfolgt, welche aus dem basalen, deutlich fibrillär gebauten Theil der Zelle in den rhabdomertragenden Zellabschnitt eintreten, so sieht man, wie sie sich der abaxialen Fläche des Rhabdomers dicht anlegen, also gleichsam an der Grenze zwischen Rhabdomer und Zellplasma verlaufen und nicht das letztere ganz erfüllen wie bei den Insekten; sie bilden geradezu eine scharfe, distal sich verschmälernde Grenzlinie zwischen Rhabdomer und Sehzelle.“

Qui bisogna premettere che l'ESSE riscontra negli altri Artropodi, quali organi terminali ricettori delle cellule visive, degli orli a bastoncelli (Stiftchensäume), i cui singoli bastoncelli costituiscono l'estremità di una neurofibrilla, la quale attraversa la cellula visiva e da questa forse va al ganglio ottico o al cervello. La struttura striata da lui veduta nel rhabdomero dello Scorpione gli fa credere che esso risulti dalla fusione di tanti bastoncelli, onde „muß das Rhabdomer unzweifelhaft als ein Stiftchensäum angesprochen werden“.

Questa terminazione speciale della fibra nervosa nel rhabdomero, voluta dall'ESSE, mi spinge a dire qualcosa intorno alla struttura di esso.

Prima dell'ESSE, si occuparono della natura del rhabdomo anche RAY LANKESTER & BOURNE. Per loro il rhabdomero è di natura cuticolare: (p. 183) „A very important feature in the structure of the nerve-end-cells is the existence of a special rod-like cuticular thickening on the side of each cell. This thickening is highly refringent, and very possibly is of a chitinous nature, though we are unable to offer any evidence as to its chemical nature.“

Regolarmente, l'ESSE combatte questa ipotesi, ed egli ricorre ad una prova evidentissima, quale è quella di trattare con potassa caustica un occhio. I rhabdomeri sono stati distrutti dall'alcale, come le altre parti.

Ho ripetuto il trattamento con potassa fatto dall'ESSE, e posso confermare i suoi risultati, onde è esclusa completamente l'ipotesi della natura chitinoso dei rhabdomeri. Cosa, del resto, che già si travede dal modo di comportarsi rispetto alla colorazione: sulle sezioni i rhabdomeri si colorano perfettamente con i colori protoplasmatici, cosa che non avviene per la chitina.

Però, se le mie osservazioni mi mettono d'accordo con l'ESSE per ciò che riguarda l'esclusione della natura chitinoso delle forma-

zioni in parola, non posso neppure ammettere per esse la struttura che egli vi ha veduta.

Ho studiata la natura degli elementi degli occhi dello Scorpione non soltanto su materiale fissato con sublimato o con liquidi acidi: ma altresì ho adoperato liquidi fissatori osmici, come il liquido di HERMANN, per meglio osservare la struttura intima ed il percorso delle fibrille nervose. Debbo, però, convenire che mai mi è riuscito di osservare le striature trasversali riscontrate dall' HESSE e che dovrebbero indicare come il raddomero sarebbe formato da tanti bastoncelli dal cui insieme egli dedurrebbe l'orlo a bastoncelli.

Nelle sezioni trasversali, specie in quelle colorate con solo emalume (Fig. 11c, 11d), senza l'intervento di colorante protoplasmatico a parte, si vede che l'orlo interno di ogni cellula retinica è un poco più rifrangente del resto della parte raddomica e leggermente alquanto più colorabile, ma neanche qui v'è nulla che ricordi la striatura trasversale.

Se non ho riscontrata la struttura voluta dall' HESSE, non perciò posso dire di aver constatato nella cellula retinica la omogeneità e la stratificazione che si osserva nella massa delle formazioni chitinose. Dirò, anzi, che abbastanza chiaramente ho potuto distinguere in essa una struttura fibrillare. Le fibrille, però, anziché essere dirette nel senso trasversale, lo sono in quello longitudinale, e in diretta continuazione con le fibrille del nervo ottico, benchè non così spiccatamente appariscenti come in questo (Fig. 12 *sr*). La struttura fibrillare, d'altra parte, non si limita soltanto alla parte raddomica della cellula, ma si osserva ancora nella parte pigmentata (Fig. 12 *sp*) la quale è interamente a struttura fibrillare da un estremo all'altro della cellula. Regolarmente nelle sezioni longitudinali si osserva meglio questa struttura, mentre non si trova traccia della stretta punteggiatura che vi vede l' HESSE. Vi si osservano bensì dei punticini irregolarmente sparsi, più abbondanti nella parte profonda della cellula, e da questa man mano diradando, fino alla parte centrale dove in generale si arrestano senza avanzarsi oltre la metà del raddomero. Però, se si osservano questi punticini non solo sulle sezioni depigmentate, ma anche su quelle a cui non è stato tolto il pigmento, si vede la corrispondenza di questo campo punteggiato con un campo assai più densamente pigmentato, mentre sulle sezioni depigmentate con cura esso non si vede affatto. Così io credo che queste punteggiature, anziché rappresentare le sezioni dei bastoncelli terminali delle neurofibrille, rappresentino quel lieve

strato di pigmento che si riscontra nella zona rabdomica ed a cui ho accennato più sopra.

Ammessi i fatti più sopra esposti, il concetto che da essi mi son formato intorno al rabdomero, è che esso non sia un ispessimento o una speciale produzione della cellula retinica, ma sia semplicemente una zona di essa la quale è sfornita di pigmento.

Quindi è completamente da escludersi la interpetrazione teorica a cui venne il PATTEN (1) per la terminazione delle fibre nervose lungo l'asse centrale del rabdomo. La fibra è in diretta relazione con la cellula retinica. La struttura fibrillare di questa mi fa credere possibile che la fibra nervosa si slarghi in tutta la cellula, nella parte rabdomica e pigmentata insieme, allungando le sue fibrille nel senso longitudinale, senza limitarsi alla sola parte rabdomica e senza ripiegarsi a costituire l'orlo a bastoncelli, come vorrebbe l'HESSÉ.

Riassumendo: Lo strato retinico dell'occhio mediano dello Scorpione è costituito da elementi allungati, le cellule retiniche, che si riuniscono fra loro in gruppi di cinque.

In ogni cellula retinica si distinguono due zone: α) la zona pigmentata, principalmente slargata nella parte anteriore e nella posteriore della cellula, riducendosi ad uno strato sottilissimo, da un lato solo, nella parte centrale; β) la zona rabdomica, non pigmentata, trasparente. Nel raggrupparsi in cinque, le cellule retiniche rivolgono le zone rabdomiche verso un asse centrale, in modo che l'insieme di queste forma un rabdomo.

Il nucleo della cellula retinica si trova nella parte prossimale della zona pigmentata.

Ogni elemento retinico all'estremo distale si termina leggermente arrotondato, all'estremo prossimale si continua con una fibra del nervo ottico.

Il protoplasma della cellula retinica è a struttura fibrillare: le fibrille decorrono in senso longitudinale, come in continuazione di quelle provenienti dalla fibra nervosa.

Fra le cellule retiniche non si riscontra alcuna cellula pigmentata a parte, nè di natura connettivale (LANKESTER & BOURNE) nè epiteliale [PARKER (1).]

Strato faosferico — GRENACHER (2) (p. 423—424) riscontrò nelle cellule retiniche degli occhi mediani dei piccoli corpi altamente rifrangenti, riscontrati poi anche negli occhi laterali da LANKESTER &

BOURNE (p. 185) e da questi chiamati faosfere. Per questi ultimi autori le faosfere (p. 185) „are usually to be found below the nucleus of the nerve-end cells, that is to say, near the filamentary extremity of those cells“.

Con tutta probabilità, d'accordo col PARKER (p. 191), le faosfere rappresentano ciò che dal GRABER nelle cellule retiniche fu indicato come nucleo posteriore.

Col PARKER, anche l'ESSE ammette che le faosfere si trovino nelle cellule retiniche. Ed è logico che tutti gli autori ammettano l'esistenza di queste curiose formazioni nell'interno dell'elemento retinico, in quanto le riscontrano sempre presso il nucleo da essi attribuito all'elemento stesso, mentre, come ho detto precedentemente, questo nucleo è da attribuirsi ad elementi speciali, le cellule faosferiche.

Dando uno sguardo ad una figura d'insieme (Fig. 7) si vedono distintamente le cellule retiniche disposte in fila con i relativi piccoli nuclei ovali (*nr*), e posteriormente tutto uno strato di grossi nuclei rotondi (*nf*) con le relative faosfere (*f*). Più chiaramente ancora si distinguono le cellule faosferiche ed i loro nuclei su i tagli d'individui completamente adulti (Fig. 9 e 10).

L'insieme di questi elementi, costituisce lo strato faosferico.

Il protoplasma delle cellule faosferiche si riduce ad un piccolo strato che circonda i grossi nuclei rotondi e le faosfere insieme. Esso è completamente sfornito di pigmento.

Le faosfere, piccoli corpicciuoli rotondi, si distinguono dal nucleo per la loro struttura, per la diversa rifrangenza, nonchè dal protoplasma circostante, pel modo diverso di comportarsi coi coloranti, poichè con i colori protoplasmatici si colorano più intensamente del restante protoplasma.

Nel loro insieme le cellule faosferiche formano uno strato che è assai spesso nei primi stadii embrionali in cui incomincia la differenziazione degli elementi ottici. Infatti dapprima troviamo che questo strato occupa più di tre quarti dello spessore di tutto l'occhio (Fig. 2); man mano esso va gradatamente riducendosi, a misura che l'animale procede nello sviluppo (Fig. 3 e 5), fino a che nell'adulto (Fig. 7 e 9) occupa un quarto o meno di tutta la parte retinica dell'occhio. Questo fatto è molto importante per le considerazioni che dovrò fare in seguito sull'interpettazione del valore delle cellule faosferiche.

Secondo il RAY LANKESTER le faosfere sarebbero situate posterior-

mente al nucleo e qualche volta anteriormente. Il PARKER in generale le ha trovate sempre posteriormente, solo in una sezione ne ha trovate di anteriori.

Ritenendo questi autori che le faosfere si trovavano nell'interno della cellula retinica, esse acquistavano per loro una importanza tutta speciale in morfologia. Difatti tenuto conto delle osservazioni del GRENACHER(1) nell'*Epeira* (cioè a dire, che in questo animale le cellule retiniche degli occhi posteriori dorsali avevano il bastoncello anteriormente al nucleo, mentre quelle degli occhi anteriori dorsali, lo avevano posteriormente al nucleo stesso) le faosfere potevano, a seconda della loro posizione, rappresentare gli uni o gli altri di questi speciali corpi (RAY LANKESTER, p. 186).

Visto, però, che le faosfere appartengono a cellule differenti dalle retiniche, l'importanza attribuita alla loro posizione scema grandemente. Tuttavia aggiungerò, che anche a me risulta che nell'occhio dell'adulto spesso le faosfere sono posteriori ai nuclei (Fig. 10); molte volte, le ho riscontrate anteriormente ai nuclei stessi, specie nelle cellule faosferiche più vicine alle retiniche (Fig. 9). Nell'embrione, però, le ho quasi sempre riscontrate anteriori al nucleo (Fig. 5 e 7).

Ma più che la posizione, interessa, la natura di questi corpi.

Il GRABER, come ho detto più innanzi, pare li consideri addirittura come nuclei, e questa interpretazione, come da RAY LANKESTER & BOURNE e dal PARKER, viene esclusa anche da me.

RAY LANKESTER & BOURNE (p. 185) ritengono che esse siano della medesima natura del raddomero.

Il PATTEN (1) (p. 684, 685) considerando che „the retinophorae in Mollusca are double, and contain a highly developed, and an aborted, nucleus“, ammette la possibilità che le faosfere si possano considerare come nuclei abortiti.

Il MARK (p. 93) discute l'interpretazione di RAY LANKESTER & BOURNE; egli scorge nella faosfera un raddomo rudimentale.

Il PARKER (p. 192) è dell'opinione del PATTEN; anzi egli va più oltre, in quanto dalle sue osservazioni risulterebbe che le faosfere sono nuclei degenerati. Egli nota, bensì, che le faosfere si distinguono dai nuclei per le loro proprietà altamente rifrangenti, però osserva che „In many cases, however, these dots are not well marked, and it is then difficult to determine whether a given body is a nucleus or a phaosphere“.

Il PURCELL (p. 31, 32) osserva che anche nelle cellule ipodermiche ed in quelle del fegato dello Scorpione si riscontrano dei corpi che presentano le medesime proprietà delle faosfere. Egli viene quindi alla conclusione che anche queste debbano considerarsi come prodotto di ricambio della materia (Stoffwechselprodukte).

L'HESSÉ (p. 44) dopo le osservazioni del PURCELL, trova non accettabile l'interpettazione del LANKESTER, nè quella di PATTEN e PARKER; la sola accettabile è per lui l'interpettazione del PURCELL.

Stando così le cose, le interpettazioni sulla natura delle faosfere sono tre: una che le ritiene della stessa natura del raddomero (LANKESTER & BOURNE); un'altra che le considera come trasformazioni di nuclei (PATTEN, PARKER); ed una terza che ammette come esse siano prodotto di ricambio (PURCELL, HESSE).

Credo utile, per le deduzioni che dovrò trarne in seguito, analizzare una ad una queste tre interpettazioni, mettendole in rapporto con le mie ricerche personali.

LANKESTER & BOURNE, vogliono che raddomero e faosfera siano della medesima natura. Incominciamo dall'osservare la struttura dell'uno e dell'altra. Il raddomero, come ho detto, è a struttura fibrillare, le faosfere invece hanno struttura reticolare, con granuli più rinfrangenti nelle maglie della rete. Probabilmente sono questi i granuli che ha riscontrati anche il PARKER. Come il raddomero, anche le faosfere sono colorabili con i coloranti protoplasmatici, però queste ultime si tingono più intensamente oltre ad essere molto più spiccatamente rinfrangenti. Nei preparati colorati con solo emalume si ottiene, inoltre, una colorazione differenziale: mentre il raddomero si colora di un bleu chiaro, la faosfera, acquista una tinta con grande tendenza al violetto.

Anatomicamente, quindi, l'interpettazione data dal LANKESTER non è ammissibile, visto che faosfera e raddomero per la loro struttura, per la differente rifrangenza e per il modo di comportarsi sotto l'azione dei coloranti, debbono considerarsi di natura diversa.

Passiamo all'interpettazione di PATTEN e PARKER. Si può considerare la faosfera come un nucleo degenerato? Qui vi è un fatto importante esposto dal PARKER, cioè a dire che egli ha riscontrato che in alcuni casi le faosfere presenterebbero in parte le proprietà dei nuclei, onde sarebbe difficile distinguere l'uno dall'altra. Anche a me è capitato di trovare dei nuclei che si distinguevano dagli altri per avere un minor numero di granulazioni e per presentare nel loro intimo una struttura che pareva accostarsi a

quella delle faosfere. Per ciò, vi è stato un momento che anche io ho divisa l'opinione del PARKER. Però seguendo bene lo sviluppo delle singole cellule faosferiche, potetti determinare il modo di originarsi delle faosfere e quindi convincermi diversamente.

Nei primi stadii dello sviluppo dell'occhio, quando è ancora all'inizio la differenziazione delle cellule retiniche, non si riscontra alcuna traccia di faosfera presso i nuclei delle correlative cellule (fig. 2) nonostante che i nuclei stessi siano ben sviluppati. Le faosfere incominciano a comparire più tardi, negli stadii in cui la parte rabdomica della cellula retinica ha già acquistato un contorno abbastanza deciso. Esse compariscono come un corpuscolo rotondo piccolissimo, in rapporto alle dimensioni del nucleo (Fig. 5 *f*). Gradatamente, però, questo corpuscolo diventa di un diametro maggiore (Fig. 7 *f*), fino a che non raggiunge le dimensioni definitive nell'adulto (Fig. 9e, 10 *f*).

Da ciò si deduce che la faosfera è assolutamente una formazione protoplasmatica, indipendente dal nucleo.

Il PARKER non ha riscontrato faosfere in giovani scorpioni „which have left the mother's back“, si sottintende, quindi, che non le ha viste neanche nell'embrione. Egli si avvale di ciò per dire che il tempo della loro comparsa è in favore della loro origine nucleare. Però, se a lui non fosse sfuggito negli altri stadii di sviluppo la presenza delle faosfere, avrebbe trovato, come me, l'argomento valido per convincersi della nessuna relazione fra nucleo e faosfera.

Veniamo alla terza interpretazione, quella del PURCELL. Questi riscontra le faosfere anche nelle cellule retiniche di *Acantholophus* (p. 30), e osserva che „jede Phaosphäre liegt anscheinend in einer Vacuole, welche nicht ganz von ihr erfüllt wird, und in welcher sie durch feine radiäre Fasern gehalten zu werden scheint“.

Quanto alla struttura della faosfera, osserva che a prima vista sembra sia omogenea, ma con l'aiuto di forti ingrandimenti vi distingue una sottile rete. Le faosfere dell'occhio dello Scorpione differirebbero da quelle dell'*Acantholophus* solo perchè alquanto più brillanti. Egli le trova sia dalla parte prossimale che dalla parte distale del nucleo, talora da tutti e due lati.

Sia nei Falangidi che nello Scorpione, poi, egli nota (p. 31) che le faosfere sono della stessa natura di „eine sehr grosse Zahl runder, stark lichtbrechender Körper“ che si osservano nelle cellule del fegato, nel cefalotorace ed anche in cellule ipodermiche. Perciò, come ho detto, le considera (p. 32) quali „Stoffwechselprodukte“, che possono tro-

varsi in varii tessuti e quindi non speciali agli occhi. Egli conchiude col CARRIÈRE (2): „Da sowohl die Stelle ihres Vorkommens bei einer Species als dieses selbst bei verschiedenen Gattungen schwankt und unabhängig von ihnen immer Rabdome vorhanden sind, dürfte diesen Gebilden überhaupt kein besonderer Werth beizulegen sein.“

Anche dai miei preparati risulta che le faosfere si colorano come dei corpuscoli che si riscontrano nel fegato e al disotto dello strato ipodermico negl' interstizii fra questi ed altri organi, magari fra questi e l'occhio medesimo. Soltanto debbo osservare che mai ho notato questi corpuscoli, che hanno tutta l'apparenza di corpuscoli di grasso, nell' interno del corpo cellulare, ma li ho sempre veduti essere indipendenti dagli elementi cellulari, forse degenerazione di essi, forse produzione a parte. Inoltre, nella struttura di questi corpuscoli, non ho riscontrati i corpuscoli più rifrangenti che ho veduti nelle faosfere. Ancora, le faosfere sono tutte delle medesime dimensioni nello stesso stadio di sviluppo, mentre i corpuscoli di cui parla il PURCELL variano grandemente di dimensioni.

Aggiungerò, che non mi è riuscito di osservare il vacuolo in cui il PURCELL fa stare la faosfera, e tanto meno le fibrille radiali che dovrebbero legarla alle pareti del vacuolo stesso.

A me pare quindi che non abbiamo prove sufficienti per affermare che le faosfere siano prodotto di ricambio materiale. Esse si trovano nell' interno del protoplasma, ma nulla prova che esse siano un prodotto di escrezione anzicchè una differenziazione del protoplasma.

Riassumendo: I corpicciuoli chiamati dal RAY LANKESTER & BOURNE col nome di faosfere non si trovano nell' interno delle cellule retiniche, ma in cellule a parte che ho chiamate cellule faosferiche, le quali nel loro insieme formano tutto uno strato posteriore allo strato retinico, lo strato faosferico.

Le faosfere non sono trasformazioni di nuclei (PATTEN, PARKER), ma sono una produzione o differenziazione del protoplasma, in cui si può seguire l'inizio e lo sviluppo della loro formazione. Non abbiamo prove sufficienti per convenire che esse siano un prodotto del ricambio materiale (PURCELL, HESSE).

Nello strato faosferico, oltre le cellule di cui abbiamo detto si riscontra tutta la massa delle fibre del nervo ottico che penetrano nell' occhio.

Il nervo ottico, come già dissi in altro lavoro in cui mi occupai del sistema nervoso dello Scorpione, arriva all'occhio mediano con due rami. Ogni ramo entra nell'occhio attraversando la sclerotica e la postretina (di cui mi occuperò tra poco). Entra come un grosso fascio, il quale si apre tosto a ventaglio allargandosi in tutti i sensi nello spessore dello strato faosferico (Fig. 13 *no*). Tosto però, le fibre costituenti questo fascio si allargano ramificandosi variamente attraverso le cellule faosferiche, con dei rami diretti qua e là fra le cellule suddette (Fig. 7, 10, 12 *fno*). Dai vari rami secondarii, partono ramuscoli ancora più piccoli i quali sono in relazione con le cellule retiniche (Fig. 10, 12 *fin*). Ogni cellula retinica è in rapporto con una fibra del nervo ottico, in modo che da ogni gruppo di cinque di esse partono cinque fibre nervose. Tutti i rami del nervo ottico nell'interno dell'occhio sono pigmentati (Fig. 10 *no*).

Oltre le cellule faosferiche nello strato faosferico ho potuto notare ancora un'altra specie di elementi, che si scorgono solo dietro un'attenta osservazione e che finora erano sfuggiti. Sono delle cellule piccolissime, fornite di piccolo nucleo e di un lieve strato di protoplasma, che però si allunga variamente ramificandosi fra cellula e cellula faosferica. Queste cellule e le loro ramificazioni, occupano così gli spazii intercellulari. Esse sono fortemente pigmentate. Si scorgono questi elementi con abbastanza chiarezza sulle sezioni (Fig. 10 *rfo*), ma ne ho riconosciuti anche di isolati nelle dissociazioni (Fig. 9 *rfo*).

A mio modo di vedere queste cellule si possono interpretare come elementi di sostegno.

Considerando lo strato faosferico si potrebbe riscontrare una corrispondenza con quanto ha veduto il GRABER. Questi avrebbe brillantemente precorsa la vera struttura della retina, emettendo l'ipotesi che essa risulti dalla fusione di due strati, basata sulla presenza dei due nuclei che egli riscontra nelle cellule retiniche. Sventuratamente, però, se posso dire che egli ha percorso il vero, debbo anche dire che le sue deduzioni si basavano sulla presenza del nucleo posteriore da lui voluto, il quale a quanto pare è semplicemente la faosfera perchè egli non ha riconosciuto il nucleo della cellula retinica da me descritto.

D'altronde, anche qualcuno dei suoi critici ha veduto dei nuclei che non esistono. Così, RAY LANKESTER & BOURNE (p. 192) negano l'esistenza nella cellula retinica del nucleo anteriore descritto dal GRABER, però, affermano invece che esso appartiene alle cellule interstiziali pigmentate del primo strato. Ora, io ho mostrato che di queste cellule pigmentate connettivali non si trova traccia fra gli elementi retinici, come non si trova traccia delle cellule pigmentate di origine ectodermica, volute dal PARKER.

Il nucleo anteriore del GRABER non esiste e fa bene a negarlo anche il GRENACHER (2); egli però neppure ha visto il vero nucleo della cellula retinica, poichè attribuisce a questa un nucleo delle cellule faosferiche, come lo attribuiscono anche RAY LANKESTER & BOURNE ed il PARKER. Quest' ultimo, d'altronde, è stato il solo a vedere il vero nucleo delle cellule retiniche, che è piccolo e si nasconde quasi nella massa pigmentare della parte posteriore della zona pigmentare; ma egli attribuisce questo nucleo alla cellula pigmentare da lui voluta, grazie ai suoi preparati che, come ho detto, non si prestavano alla esatta interpretazione.

Postretina. — È costituita da un solo ordine di cellule, che messe in fila l'una accanto all'altra formano un rivestimento che si estende su tutta la faccia posteriore dell'occhio, mancando solo nel tratto in cui i due occhi mediani si fondono e nei punti dove entra il nervo ottico.

Lo strato postretinico o postretina fu notato per primo dal GRABER (p. 84). RAY LANKESTER & BOURNE lo chiamarono (p. 192) „intracapsular pavement“, che si sarebbe continuato con quello strato di cellule pigmentate poste anteriormente alle cellule retiniche, che egli chiamò „anterior intraretinal pigment cells“. Queste „pigment cells“ costituirebbero nel loro insieme il primo ordine di cellule pigmentate ammesse dai citati autori e che, come ho già mostrato, rappresentano invece la parte anteriore allargata della porzione pigmentata delle cellule retiniche.

Nell'adulto, la postretina dell'occhio mediano delle Scorpione è costituita da cellule prismatiche quadrangolari, fornite di nucleo allungato, posto molto anteriormente nella cellula con l'asse maggiore parallelo alla base del prisma (Fig. 10 *pr*). Queste cellule sono fortemente pigmentate, e nel loro insieme formano un fitto strato di pigmento che riveste tutto l'occhio posteriormente.

Nei primi stadii embrionali, le cellule della postretina non si

distinguono nettamente da quelle faosferiche (Fig. 2 *stf*). — In seguito incominciano a disporsi regolarmente in fila alla periferia dell'occhio, pigliando la loro forma caratteristica serbando però il nucleo sferico (Fig. 5 *pr*). Nell'adulto il nucleo piglia la forma allungata disponendosi trasversalmente nella parte anteriore della cellula (Fig. 10 *pr*).

Capsula ottica e membrana preretinica.

Tutta quanta la superficie posteriore dell'occhio è rivestita di una sottile membrana. Essa è la *eye-capsule* o *ommateal-capsule* di RAY LANKESTER & BOURNE, e la *sclera* di MARK e di PARKER.

Questa membrana si ispessisce fra la retina ed il cristallino, costituendo la *Zwischenlamelle* del GRABER o membrana preretinica.

Sulla natura della capsula ottica e della membrana preretinica, le opinioni dei varii naturalisti divergono alquanto.

Pel GRABER (p. 63, 64) la capsula ottica è di natura cuticolare ed è il prodotto di cellule matrici (corrispondenti alla cellule della postretina) i cui nuclei furono riscontrati dal GRENACHER (1) (p. 60, fig. 34) e dal GRABER stesso (p. 64, fig. 18). Per la membrana preretinica il GRABER constata anche una natura cuticolare, e non vi riscontra nuclei.

LANKESTER & BOURNE (p. 189) considerano la „ommateal-capsule“ come una continuazione della membrana basale dell'ipoderma, vi riscontrano una struttura finamente laminare, ma non vi trovano nuclei. La membrana preretinica, per loro, è della stessa natura della capsula ommateale.

Pel MARK (p. 71) la capsula ottica, con le sue modificazioni, è una cuticula derivata dall'estremo basale delle cellule ipodermiche; quindi la „sclera“ sarebbe la membrana basale dello strato postretinico e la membrana preretinica sarebbe il risultato della fusione della membrana basale dello strato cristallogeno e del retinico.

Il PARKER (p. 204) segue l'interpretazione espressa dal MARK. Per lui la membrana preretinica, risultante dalla fusione delle due anzidette membrane basali, può o non contenere elementi mesodermici. La „sclera“ pur essendo la membrana basale della postretina, è „usually overlaid with a delicate mesodermic tissue“.

Prima di venire a queste conclusioni, però, il PARKER discute

largamente l'interpettazione che dà lo SCHIMKEWITSCH in proposito.

Per lo SCHIMKEWITSCH (p. 8, 9, 11, 12), nell' *Epeira* e nella *Tarentula*, la capsula ottica e la „lame préretinienne“ sono una continuazione della membrana basale tegumentare, come l'ha indicato il GRABER, soltanto che invece di considerare, come fa questo autore, la membrana basale come una cuticola interna, egli ammette per essa una natura connettivale. Egli basa questa interpettazione su due argomenti. Il primo è che siccome questa membrana passa per l'ipoderma e riveste i muscoli, tenuto conto delle conclusioni di FRORIEP che il sarcolemma dei muscoli striati nei Vertebrati è tessuto connettivo, anche essa, come il rivestimento dei muscoli dei ragni col quale è in continuazione, deve ritenersi di tessuto congiuntivo. Il secondo argomento è che nell' involuppo degli occhi egli riscontra dei nuclei.

Al primo argomento il PARKER (p. 185) osserva che esso è scarsamente convincente, poichè noi non sappiamo che il sarcolemma nei Vertebrati e negli Artropodi debba assolutamente avere la medesima struttura.

Pel secondo il MARK (p. 70) nota che le figure che lo accompagnano non illustrano chiaramente il fatto e si prestano alla critica e che quindi „the theory of the connective tissue nature of the 'internal cuticula' is deprived of an apparent valuable support.“ Ed il PARKER invece osserva (p. 186) che i nuclei che lo SCHIMKEWITSCH ha disegnati nella fig. 4 (tab. 2) e nella fig. 11 (tab. 3) sono „undoubtedly mesodermic, and represent a thin tissue on the outside of the sclera“. Viceversa quelli delle altre figure (tab. 3, fig. 4) se corrispondono a quelli indicati nelle figure precedentemente notate, sono nuclei mesodermici, ma se si interpetrano per la posizione risultante dalla figura stessa si debbono considerare col MARK come i nuclei dello strato postretinico.

Il PARKER poi (p. 185) nota che negli occhi del *Centrurus* in via di sviluppo, la capsula ottica „is continuous over the optic nerve, and unites with the membrane investing the brain“. Essa è doppia nella regione della membrana preretinica, uno strato che limita il „lentigen“ l'altro la retina. Nei primi stadii da lui studiati „mesodermic nuclei occur between the two membranes, except directly over the centre of the eye, where the two membranes are in contact“. In seguito egli soggiunge che „in the adult sclera, no nuclei are visible.“

Quello che è indiscusso è che nella capsula ottica e nella membrana preretinica si trovano dei nuclei. Questi pel PARKER si riscontrano nell'embrione e non nell'adulto; essi sarebbero di origine mesodermica.

Ho potuto seguire nei vari stadii embrionali la formazione della capsula ottica ed, in parte, posso confermare le conclusioni del PARKER.

Nei primi stadii embrionali in cui si ha l'inizio della differenziazione degli elementi ottici (Fig. 2 e 3) nessuna traccia di membrana basale comparisce alla superficie dello strato postretinico, le cui cellule non ancora si mostrano differenti da quelle faosferiche. Ciononostante, però, si osservano su tutte le sezioni, delle cellule mesodermiche (Fig. 2 *cm*) migrare verso la massa dell'occhio e disporsi tutto intorno alla sua superficie. Questi elementi si distinguono per i loro nuclei allungati e disposti con l'asse longitudinale parallelamente alla superficie dell'occhio e differiscono dai nuclei ovali e rotondi degli elementi faosferici e postretinici.

Più tardi, quando lo strato postretinico si è differenziato, distinguendosi, per la posizione dei suoi elementi, dallo strato faosferico (Fig. 5), allora apparisce anche la membrana basale della postretina, esternamente alla quale si distinguono i nuclei degli elementi mesodermici (*nco*). Questi nuclei non sono più strettamente avvicinati, come si vedevano negli stadii precedenti, ma stanno ad intervalli irregolari, talora molto vicini, talora abbastanza distanti fra loro. Nella Fig. 5 ho disegnato una cellula mesodermica che, per caso, essendosi staccata nella sezione lascia per lungo tratto scoperta la membrana basale della postretina, mostrando così come queste cellule connettivali pigliano parte nella costituzione della capsula periferica dell'occhio.

In stadii più avanzati (Fig. 7) con l'attenta osservazione, si può seguire in tutta la periferia dell'occhio una stria continua che divide in due sottili strati la capsula ottica. Nello straterello aderente alla postretina, non si trova alcuna traccia di nucleo, esso è la membrana basale della postretina. Nell'altro straterello si riscontrano i nuclei mesodermici. La linea di divisione è continua e gli elementi mesodermici formano tutta una capsula esternamente alla membrana basale della postretina, e non sono semplicemente degli elementi isolati che si trovano in qua ed in là isolati.

Nell'adulto (Fig. 9), si continua a riscontrare la linea di divisione fra i due strati costituenti la capsula ottica. Anche qui si

riscontrano i nuclei (*nco*) nella parte mesodermica e probabilmente poichè essi sono talora abbastanza lontani l'uno dall'altro hanno potuto sfuggire al PARKER, che dice di non averli riscontrati nell'adulto.

La membrana preretinica nei primi stadii in cui comparisce la differenziazione degli elementi retinici (Fig. 2 *mpr*), appare come una sottilissima membranella posta fra lo strato cristallogeno ed il retinico. In essa dapprima non si riscontra alcuna traccia di nuclei. Negli stadii successivi (Fig. 5 *mpr*) man mano s'ispessisce e compare una stria di divisione longitudinale. Continua l'assenza dei nuclei. Fin qui tutto fa quindi credere che essa sia costituita dalla unione della membrana basale dello strato cristallogeno, anteriormente, e da quella dello strato retinico posteriormente.

Negli stadii avanzati dell'embrione, però (Fig. 7 *mpr*), e nell'adulto (Fig. 10 *mpr*) si riscontrano lungo la linea di divisione dei nuclei, identici per forma a quelli connettivali della capsula ottica periferica. Questi nuclei non rappresentando alcun elemento epiteliale, convengo pienamente col PARKER che si tratti di elementi mesodermici migrati.

Questi nuclei sono disposti su due file l'una parallela all'altra (Fig. 10 *mpr*) la prima fila aderente alla membrana basale dello strato cristallogeno, la seconda fila aderente alla membrana basale dello strato retinico. Questo fatto, messo d'accordo con quanto ho precedentemente notato per la capsula ottica mi fa distinguere nella membrana preretinica quattro strati: un primo strato, anteriore, costituito dalla membrana basale dello strato cristallogeno: un secondo strato fatto da cellule mesodermiche rivestenti la membrana suddetta; un terzo strato fatto da cellule mesodermiche rivestenti la membrana basale dello strato retinico; in ultimo quello rappresentato dalla membrana basale dello strato retinico medesimo.

Ora se osservo che la membrana basale dello strato retinico, è in continuazione con quella dello strato postretinico, concludo che tutta quanta la parte retinica dell'occhio è rivestita da una capsula ottica, in cui si distinguono due parti, una parte costituita dalla membrana basale di tutta la periferia dell'occhio e una connettivale fatta da larghi elementi i cui nuclei appaiono radi.

La membrana preretinica quindi è fatta da un tratto dalla capsula ottica suddetta che si continua su tutta la parte retinica,

e dalla membrana basale dello strato cristallogeno rivestita da elementi connettivali.

Sullo sviluppo degli occhi mediani.

Il PATTEN (1) pel primo ammise teoricamente che l'occhio dello Scorpione fosse bistratificato e che probabilmente erasi formato per una involuzione a tasca dell'ectoderma. In seguito, per gli studi embriologici fatti sull'argomento principalmente dal KOWALEVSKI & SCHULGIN, PARKER (1), PATTEN (2), LAURIE e in ultimo dal BRAUER, fu confermato che morfologicamente l'occhio dello Scorpione deve considerarsi come triplostico.

Lo sviluppo, però, non è quello che il PATTEN (1) aveva ammesso teoricamente. Esso invece procede in modo speciale. Cioè a dire, si ha dapprincipio un infossamento dell'ectoderma nel punto dove si dovrà formare l'occhio, il quale dà luogo ad una invaginazione a sacco appiattito, che si ripiega in sotto contro l'ectoderma adagiandosi, cosicchè il foglietto esterno del sacco è strettamente applicato contro l'ectoderma ed il foglietto interno aderisce contro il foglietto esterno, in modo che le pareti interne del sacco primitivo finiscono con l'aderire completamente fra loro. Si ha così la completa spiegazione dei tre strati che si riscontrano nell'anatomia dell'occhio dell'adulto.

Non mi occuperò di questo processo generale di formazione di questi occhi, oramai da tutti confermato non solo per lo Scorpione, ma anche per alcuni occhi di altri aracnidi (LOCY, HENTSCHEL, SCHIMKEWITSCH (2), ecc.) e perfino per gli ocelli degli Insetti (REITZENSTEIN); ho soltanto da fare alcune osservazioni intorno alla parte che piglia nella costituzione dei vari strati dell'occhio ognuno dei tre foglietti risultanti dalla invaginazione primitiva.

Dell'origine delle varie parti dell'occhio in rapporto ai foglietti prodotti dal ripiegarsi dell'ectoderma, si occupa soltanto il PARKER (1). Per lui (p. 179) il primo strato, cioè „that portion of the permanent hypodermis which is directly external to the optic sac“, è quello chiamato dal MARK *lentigen*, e „at a later stage it produces the lens“. „Directly under the *lentigen*, and forming the thick external wall of the optic sac, is the second or retinal layer. Behind this layer the thin internal wall of the sac forms the third or post-retinal layer, the retina and post-retina, are continuous“.

Su questi fatti le mie osservazioni non sono d'accordo con quelle del PARKER.

Ho potuto osservare negli occhi che studio, degli elementi nuovi, le cellule faosferiche. Da quale strato avrebbero origine queste cellule? Dal secondo strato, assieme agli elementi retinici? Dovrebbe sembrare di sì, in quanto il PARKER considera le faosfere come appartenenti agli elementi retinici medesimi. Il terzo strato così, secondo il PARKER, produrrebbe semplicemente lo strato postretinico, fatto da una sola fila di cellule, come dice il PARKER e come appare dal sua figura (tab. 3, fig. 12).

La Fig. 2, da me disegnata, rappresenta uno stadio in cui la cavità dell' invaginazione primitiva non è ancora completamente chiusa, in modo che il secondo ed il terzo strato non ancora del tutto si sono fusi, e la fessura profonda che si nota a destra nella figura è proprio l'indice della divisione ancora persistente tra l'uno e l'altro dei due ultimi strati (secondo e terzo). Studiando questi due strati ancora divisi dalla fessura rimasta dopo l'invaginazione, io noto che le cellule che costituiscono l'anteriore (Fig. 2 *stre*) incominciano già a differenziarsi in cellule retiniche, mentre quelle dello strato posteriore restano a costituire tutto un ammasso di cellule. Come si osserva mettendo in relazione queste cellule con quelle degli stadii successivi, una porzione dovrà differenziarsi in cellule faosferiche, mentre lo strato periferico di esse varrà a costituire la postretina.

Riassumendo quindi, dei tre strati di ectoderma, dalla cui fusione dopo l'invaginazione risulta l'occhio mediano, il primo costituirà lo strato cristallogeno; il secondo lo strato retinico, come io l'ho precedentemente interpretato e descritto; il terzo poi costituirà in massima parte lo strato faosferico, e solo una porzione di cellule primitive si ordina alla periferia per costituire la postretina.

Occhi laterali.

Le difficoltà tecniche che s'incontrano nello studio degli occhi mediani, aumentano ancora di più per gli occhi laterali. Questi, di dimensioni ancora più piccole, sono addirittura incastrati in una escavazione della chitina. A questo proposito anche il PARKER nota (p. 198) che la difficoltà che si incontra nello studio di questi organi „is due in part to the small size of the lateral retinas, and in part to their almost complete investment“.

Epperò la struttura degli occhi laterali è ancora meno conosciuta.

A me è riuscito di staccare con gli aghi delicatamente questi occhi da tutto lo strato chitinoso circostante e dal cristallino, in modo da poterli includere da soli in paraffina ed avere delle sezioni sottili di essi, come degli occhi mediani.

Seguendo anche qui lo sviluppo dei singoli elementi nei vari stadii embrionali, ho potuto formarmi un concetto abbastanza esatto anche di questi occhi e presentare dei disegni che a me pare diano un'idea discretamente chiara della loro costituzione.

Gli autori che particolarmente si sono occupati degli occhi laterali, sono, il GRABER, RAY LANKESTER & BOURNE, il PARKER e l'ESSE.

Nell'occhio laterale, come nel mediano, anatomicamente distinguiamo due parti, una anteriore, ottica, il cristallino, ed una parte posteriore sensitiva, la parte retinica. Questa ultima è costituita da uno strato retinico ed uno strato faosferico.

Parte lenticolare.

Il cristallino, come negli occhi mediani si presenta sotto forma di una lente biconvessa, di natura chitinoso, differente dalla chitina che riveste il restante del corpo per la mancanza di porocanali.

Negli occhi mediani, sottostà al cristallino lo strato cristallogeno, generatore di esso. Negli occhi laterali la presenza di questo strato è stata discussa. Ed intorno a ciò, appoggiato dalle mie osservazioni, voglio spendere qualche parola che spero non sarà priva d'interesse.

GRABER descrive e disegna per gli occhi laterali dello *Scorpio europaeus* un apposito strato epiteliale generatore del cristallino. Questo strato sarebbe separato dalla retina a mezzo di una membrana preretinica.

LANKESTER & BOURNE dimostrarono la mancanza assoluta di questo strato cristallogeno.

Il PARKER (1) confermò le osservazioni dei precedenti autori.

Quest'ultimo giustamente afferma che il GRABER voleva mettere d'accordo l'esistenza dello strato cristallogeno con la teoria da lui professata sulla formazione della retina. Pel GRABER la presenza di due strati distinti nella costituzione dell'occhio era un indice della differente natura dei tessuti che pigliano parte alla formazione

dell'occhio stesso. Così, lo strato cristallogeno era di natura ipodermale, lo strato retinico di natura neurale. Queste vedute sono in opposizione con quelle del GRENACHER, che voleva che anche la retina fosse di natura ipodermale.

Il GRABER faceva la quistione anche per gli occhi mediani, la cui struttura generalizzava ai laterali. E, regolarmente, data la presenza di una membrana preretinica di natura connettivale, non era del tutto fuori luogo fare l'ipotesi della differente natura di questi due tessuti così nettamente divisi da uno strato connettivale. Oggi, però, che gli studii di embriologia hanno spiegato il modo di formarsi degli occhi pluristratificati, non si discute più la origine ipodermale di tutti le parti dell'occhio, compresa la retina, nel tempo stesso che viene dimostrata la ragione per cui si può avere la presenza della membrana preretinica e dello strato cristallogeno.

Epperò questo strato cristallogeno voluto dal GRABER per gli occhi laterali, secondo le osservazioni di LANKESTER & BOURNE e del PARKER, non esiste e l'occhio laterale „consists of a single layer of cells“ (LANKESTER & BOURNE p. 187).

Da che cosa è prodotto allora questo cristallino?

LANKESTER & BOURNE distinguono (p. 182) nell'ommateo dell'occhio laterale degli Scorpioni, due specie di cellule, le „nerv-end cells“ e le „indifferent cells“. Queste ultime, a loro volta, si distinguono in due specie (p. 184), le „perineural cells“ e le „interneural cells“. Sono le prime che ci interessano.

Le „perineural cells“ sono „those which form the periphery of the ommateum, and are contiguous with the extra ocular hypodermis cells. These are very long columnar cells, which fill in, as it were, the optically valueless circumference of the ommateal capsule“.

Queste cellule acquistano pel PARKER una grande importanza nella formazione del cristallino. Egli dice (p. 199): „The perineural cells surround the depressed retinal area and their attenuated ends, especially on the ventral side of the eye, often reach out, even in the adult condition, in front of the retinal cells themselves (tab. 3, fig. 18). The position that the nuclei occupy in the ventral portion of the perineural ring suggest that these cells may at one time have extended far enough to have completely covered the retina, and the fact that in young individuals (tab. 3, fig. 2) the retina is largely covered by the perineural cells indicates that in all probability the lens is the product of these cells. In that event the

perineural cells are the physiological equivalent of the lentigen. The peripheral margin of this lentigenous ring passes by insensible gradations into the surrounding hypodermis."

Sarebbe così trovato, se non l'omologo, almeno l'analogo dello strato cristallogeno. L'occhio laterale non avrebbe, come il mediano, un apposito strato per segregare la lente cristallina, ma le cellule dell'unico strato che lo costituiscono si dividerebbero il lavoro, una porzione sarebbe adibita semplicemente all'ufficio sensitivo, mentre l'altra porzione servirebbe alla secrezione del cristallino. Sarebbe così convalidata la semplicità di struttura che si riscontra dagli autori negli occhi laterali rispetto ai mediani.

A me (come mostrerò ora che parlerò della retina) non è riuscito di trovare queste cellule perineurali nella posizione e nella forma volute dal LANKESTER e dal PARKER. Tutte quante le cellule poste immediatamente dopo il cristallino si differenziano in cellule retiniche. Nè ho potuto mai scorgere, come ha visto il PARKER, delle cellule che abbiano largamente coperta la retina nei giovani individui. Ho bensì notato delle cellule immediatamente al di sotto dello strato chitinoso e superiormente alla retina, esse però, come cercherò di mostrare studiando lo sviluppo, non si addossano alle cellule retiniche, ma alla periferia del cristallino. Passiamo, quindi, a ricercare da che cosa è prodotto questo cristallino, cioè se esiste o pur no uno strato cristallogeno indipendente dalla retina.

Nella Fig. 14, che indica uno dei primi stadii della differenziazione dell'occhio laterale, il cristallino è rappresentato da uno strato di chitina perfettamente identico a quello che si estende su tutto il resto del corpo. Già i nuclei delle cellule retiniche (*ncre*) incominciano a pigliare la forma allungata che li distingue da quelli delle cellule faosferiche. Contemporaneamente, però, al disopra di quelli che saranno i nuclei retinici, immediatamente, cioè, al disotto dello strato di chitina, si scorge una serie di nuclei allungati, posti longitudinalmente con l'asse maggiore parallelo allo strato chitinoso (*stcr*), perfettamente identici ed in perfetta corrispondenza con i nuclei dell'ipoderma che si continua su tutto il resto del corpo e che segrega la chitina, (le cellule innanzi ricordate).

In questo stadio quindi, la chitina che riveste la superficie dell'occhio, nel punto in cui si formerà il cristallino, ha uno strato di epitelio, che si estende su tutta quanta la sua faccia interna (*stcr*), destinato a segregare il cristallino.

Negli stadii posteriori a questo (Fig. 16), da me osservati, quando

cioè la differenziazione degli elementi dell'occhio è più avanzata, e lo strato cristallino comincia ad acquistare un maggiore ispessimento, non si riscontra più al disotto di questo (*cr*) lo strato epiteliale generatore innanzi descritto. Esso è scomparso e al disotto del cristallino non si osserva che lo strato retinico (*stre*), mancando ogni traccia dello strato epiteliale cristallogeno. Ma ho potuto riscontrare un fatto molto importante, per l'argomento in questione, cioè la presenza di una membrana basale fra la retina ed il cristallino (Fig. 17 *mpr*).

La presenza di questa membrana basale, la non esistenza delle cellule perineurali nella parte retinica dell'occhio, mi mostrano che il cristallino dell'occhio laterale non è prodotto da elementi che si trovino nello stesso strato degli elementi retinici. Bisogna cercare, quindi questi elementi cristallogeni nell'epitelio circostante, al disopra della membrana basale.

Seguendo le sezioni in serie di un occhio di un embrione, in cui sia abbastanza sviluppato il cristallino fino dove termina cristallino, ho potuto osservare che la citata membrana basale si continua sempre, fino all'incontro con l'epitelio ipodermico. Non solo, ma quanto in una sezione in cui l'epitelio si era lievemente staccato dall'occhio (Fig. 18 *mpr*) ho potuto con chiarezza vedere due membrane basali, una per la retina ed una per l'epitelio sovrastante.

Ciò mi mostra che il cristallino e lo strato di ipoderma ad esso circostante è completamente separato dallo strato retinico. Tutto quindi tende a farmi concludere che sono le cellule dell'ipoderma periferico che concorrono a completare il cristallino e che nell'occhio laterale, come nel mediano, dobbiamo constatare l'esistenza di uno strato cristallogeno indipendente dallo strato retinico. Questo strato si estende su tutta la superficie del cristallino, nell'embrione, ma nell'adulto si limita alla sua periferia.

La membrana basale che ho riscontrata fra lo strato retinico ed il cristallogeno, e che si deve considerare come risultante dalla fusione delle membrane basali dei due strati, equivale morfologicamente alla membrana preretinica degli occhi mediani e credo perciò che anche ad essa si possa dare il nome di membrana preretinica. Non vi ho riscontrato elementi connettivali; però, debbo osservare che neanche negli stadii embrionali dell'occhio mediano ne ho riscontrati nello spessore di questa.

Queste conclusioni urterebbero i risultati a cui finora si è venuti in rapporto allo sviluppo degli occhi laterali, in quanto, come vorrebbe

il MARK (p. 55), la presenza o l'assenza dello strato cristallogeno e della membrana preretinica sono importanti per determinare se un dato occhio si sia formato per involuzione o pur no. Ora, il PARKER (1), seguendo questo concetto (p. 197) trova logica l'assenza di questa membrana preretinica negli occhi laterali, visto che, secondo lui, la formazione di questi non avviene per involuzione con inversione, ma è semplicemente accompagnata da un ispessimento e da una più o meno estesa depressione dell' ipoderma: d'accordo in ciò con LANKESTER & BOURNE ed in opposizione con GRABER. Io, però, se ho riscontrato la membrana preretinica negli occhi laterali, ho anche notato dei fatti nello sviluppo di questi che si mantengono completamente d'accordo con la relazione stabilita dal MARK fra membrana preretinica e sviluppo dell' occhio. Quando mi occuperò dello sviluppo dell' occhio laterale ritornerò sull' argomento.

Parte retinica.

Anche nella retina degli occhi laterali il GRABER distingue tre strati, uno di fibre nervose, uno strato di cellule ganglionari ed uno di cellule a bastoncino. Nella cellula retinica egli riscontra tre nuclei, un nucleo anteriore, uno medio (quello della cellula a bastoncino) ed uno posteriore (della cellula ganglionare). Onde la cellula retinica dell' occhio laterale risulterebbe dalla fusione di tre cellule.

Per LANKESTER & BOURNE „there are no“ ganglion cells „within the eye capsule distinct from the nerve-end-cells“ (p. 187). La sua „nerve-end-cells“ è fornita di un sol nucleo e rappresenta un solo elemento. Per lui l'ommateo dell' occhio laterale consiste in un „single row or stratum of cells“. In questo strato poi distingue le due specie di cellule: le „nerve-end-cells“ e le „indifferent cells“ a cui ho accennato precedentemente. Le „nerve-end-cells“ sono (p. 183) „elongated, and are disposed somewhat radially, reaching from the lower surface of the cuticular lens to close upon the ommateal capsule. The nucleus is placed near the capsular or filamentary extremity (that which is connected the nerve filament) of the nerve end cells, and is of large relative size, spherical, and with well-marked nucleolus.“ Lateralmente ad ogni cellula egli riscontra un raddomero, il quale, però, non è così bene sviluppato come negli occhi mediani: „They appear to be irregular in shape, and inconstant in the number of cells and raddomeres which take part in their formation.“

Ai due lati del gruppo di „nerve-end-cells“ egli riscontra le

„perineural cells“ che formano la periferia dell' ommateo e sono contigue con le cellule ipodermiche extraoculari.

Fra le estremità filamentari divergenti delle „nerv-end-cells“. LANKESTER & BOURNE, trovano la seconda specie di cellule indifferenti da loro descritte, le „interneural cells“ che sono (p. 184) „very small columnar, closely fitting cells, quite similar in character to the general hypodermis cells“. Osservano, inoltre, che queste cellule non sono facili a distinguersi, poichè facilmente vanno soggette ad essere distrutte dagli acidi con cui si scioglie il pigmento di cui sono cariche. Nell' *E. italicus* essi riscontrano posteriormente al nucleo le faosfere, e notano che i raddomeri e per conseguenza le cellule retiniche hanno una tendenza spiccata a raggrupparsi in cinque, come negli occhi mediani.

Il PARKER (1) (p. 198—199) nota che, come negli occhi mediani, nei laterali i nuclei sono limitati alla porzione profonda e alla periferia dell' occhio. Conferma l'assenza del nucleo anteriore e mediano del GRABER. Inoltre nota nel *Centrurus* la mancanza delle „interneural cells“ descritte da LANKESTER & BOURNE. Non riscontra la tendenza a raggrupparsi in cinque degl' ispessimenti raddomerici delle „nerv-end-cells“, come avrebbero visto i succitati autori, osservando, inoltre, che „the raddomeric thickening takes place on all sides of the cells“.

Come ho già accennato, parlando del cristallino, alla periferia dell' occhio egli riscontra, come LANKESTER & BOURNE, le cellule perineurali, le quali genererebbero il cristallino, e che nei giovani individui coprirebbero largamente la retina. Onde queste cellule sarebbero, secondo lui, fisiologicamente equivalenti allo strato cristallogeno degli occhi mediani.

Il pigmento sarebbe uniformemente distribuito sia nelle cellule retiniche che in quelle perineurali. Negli occhi laterali non riscontra faosfere.

L'ESSE (p. 442) si occupa solo del raggruppamento delle cellule retiniche. Egli trova che la tendenza a riunirsi intorno ad un asse, voluta da LANKESTER & BOURNE è ancora più pronunziata nei preparati osservati da lui. Soltanto egli nota che „eine so enge Berührung der einzelnen Stiftchensäume, wie im Medianauge, findet niemals statt; vielmehr bleibt zwischen den axonisch orientierten Raddomeren stets ein Lückenraum, es kommt nie zu einer eigentlichen Rhabdombildung“. Un' altra differenza con gli occhi mediani sarebbe poi quella che il numero delle cellule, le quali raggruppano i loro

„Stiftchensäume“ intorno ad un asse comune, è differente, poichè va da 2 fino a 10 e più.

Come si vede le nozioni intorno alla costituzione degli occhi laterali sono poche e non molto d'accordo fra di loro. Ciò è principalmente dovuto alle difficoltà tecniche presentate dallo studio degli organi in parola. Basta guardare i disegni di sezioni non depigmentate dati da LANKESTER & BOURNE (tab. 10, fig. 1) e dal PARKER (1) (tab. 3, fig. 20) per convincersi della impossibilità di discernere alcuna traccia dei singoli elementi dell'occhio, che è tutto ricoverto dal pigmento, dato lo spessore delle sezioni.

Come per gli occhi mediani, anche per i laterali, io mi sono giovato delle sezioni non depigmentate, ma riuscendo ad isolare gli occhi e ad avere delle sezioni sottili, ho potuto dare dei disegni che mostrano come negli occhi laterali anche non depigmentati si possono completamente bene osservare tutti gli elementi, come per gli occhi mediani.

La costituzione generale della parte retinica degli occhi laterali, non differisce grandemente da quella degli occhi mediani. In essi anche si distingue uno strato retinico, uno strato faosferico, una postretina ed una capsula ottica.

Strato retinico. Come per gli occhi mediani, la prima differenziazione che si osserva nelle cellule retiniche à l'allungarsi del loro nucleo (Fig. 14 *nerc*), che le fa distinguere dalle cellule dell'ipoderma e da quelle faosferiche, le quali ultime, con i loro nuclei rotondi, occupano tutto il resto della massa dell'occhio. Le cellule della postretina non ancora si sono differenziate dalle faosferiche.

In questo stadio il pigmento è rado e sparso in modo più o meno irregolare negl' interstizii cellulari, pur vedendosi un accenno di speciale disposizione in linee radiali che pigliano origine lateralmente alle cellule retiniche.

In stadii più avanzati (Fig. 16 *stre*) le cellule retiniche si allungano per pigliare la forma prismatica; il loro nucleo regolarmente anch'esso si allunga di più. Il pigmento, nell'interno della cellula retinica si accumula in uno dei lati di essa, pur non avendo ancora una disposizione decisa.

Seguendo questi elementi in stadii ulteriori (Fig. 15 *stre*), nel tempo stesso che li vediamo crescere nel senso della dimensione maggiore, osserviamo che il pigmento si accumula in maggior

quantità in uno dei lati della cellula, cominciando a disporsi in modo da delimitare la zona pigmentata come nelle cellule retiniche degli occhi mediani.

Andando più innanzi nello sviluppo le cellule in parola (Fig. 17) si allungano sempre di più, ed insieme ad esse i loro nuclei (*ncr*); è più netta la delimitazione della zona pigmentata; accanto ad ogni nucleo delle cellule faosferiche comincia ad apparire la piccola faosfera (*f*).

Nell'adulto (Fig. 19 *cre'*) le cellule retiniche hanno acquistato le medesime dimensioni di quelle degli occhi mediani. Soltanto, mentre in questi i loro assi longitudinali erano linee rette disposte radialmente in modo regolare, nei laterali l'asse longitudinale è una linea sinuosa, in modo che tutti gli elementi si presentano come ritorti su stessi, mostrando una irregolarità nella loro disposizione. Epperò, nelle sezioni trasversali dell'occhio non si può avere un concetto esatto della posizione o rapporti di questi elementi (Fig. 20), mentre nelle sezioni longitudinali, benchè sinuoso, il loro decorso si segue perfettamente.

In ogni cellula retinica qui, come negli occhi mediani, si distingue una zona pigmentata (Fig. 19 *zp*) ed una zona raddomica (Fig. 19 *zz*). Anche qui la zona pigmentata occupa interamente l'estremo anteriore e posteriore della cellula, restringendosi gradamente ed assottigliandosi nel mezzo e occupando quivi un lato solo della cellula. Questa parte ristretta della zona pigmentata a volte nel mezzo si riduce ad una zona sottilissima, come nella cellula retinica dell'occhio mediano; ma spesso presenta della irregolarità, in quanto pur mantenendosi da un lato solo della cellula, dalla parte interna si slarga in qualche punto più, in qualche punto meno.

Sulla zona raddomica non v'è nulla di differente da dire da ciò che ho detto per i medesimi elementi negli occhi mediani.

Il nucleo (Fig. 19 *ncr*), che nell'embrione era allungato, qui, come per gli occhi mediani, nell'adulto si riduce a minime dimensioni rispetto alla cellula e rispetto ai nuclei delle cellule faosferiche. Questo nucleo anche qui si trova nella parte posteriore della zona pigmentata.

Come negli occhi mediani, la cellula retinica dei laterali è arrotondata all'estremo anteriore, mentre il posteriore si assottiglia continuandosi in una fibra del nervo ottico.

In un taglio trasverso (Fig. 20) anche si distingue nettamente la zona raddomica (*zz*) dalla zona pigmentata (*zp*) di una cellula

retinica. Lo stesso taglio trasverso, però, mostra come vi sia campo a discussione sul raggruppamento delle cellule stesse.

Certo in alcuni punti le cellule retiniche si raggruppano intorno ad uno o più assi (Fig. 20). Si vede chiaramente ciò dallo speciale disporsi di esse in modo da stabilire un perimetro pigmentato ed una parte centrale soltanto rabdomica. In alcuni casi, quindi riscontriamo qualcosa di più di ciò che ammettevano LANKESTER & BOURNE, in quanto questi notavano solo una tendenza a raggrupparsi, mentre il raggruppamento talora vi è completo. Soltanto però, questi autori notavano la tendenza a raggrupparsi in cinque, mentre gli elementi da me osservati, quando si raggruppano, il loro numero è vario. L'HESSÉ d'altra parte se anche lui nota il raggruppamento in vario numero, ammette che questo vi sia costantemente e che tutti gli elementi si raggruppino intorno ad un asse, ma che il numero loro può variare da 2 a 10 o più. È sulla costanza di questo aggruppamento che le mie osservazioni differiscono da quell' dell' HESSE. Discuterò in seguito, meglio, la cosa.

Debbo qui osservare che per l'HESSÉ gli elementi retinici dell'occhio laterale avrebbero una semplice orientazione axonica rabdomica, lasciando fra di loro una grossa lacuna centrale. Orbene questa grossa lacuna io non l'ho mai riscontrata nei miei preparati e se dovessi confrontare essi con i disegni dell' HESSE, al più la sua lacuna potrebbe corrispondere alla parte rabdomica da me osservata. Le cellule retiniche che si raggruppano, fanno ciò accostandosi strettamente, fra di loro lasciano bensì uno spazio, ma un piccolo spazio interrabdomico (Fig. 19 e 20 *sr*) perfettamente delle medesime dimensioni di quello delle retinule degli occhi mediani, differente da questo solo per la posizione, che qui è spostata a seconda della irregolarità del percorso degli elementi.

Ciò posto, in un taglio trasverso, la posizione della zona pigmentata della cellula retinica (che occupa solo un lato della cellula stessa) ci fa perfettamente notare il raggruppamento (Fig. 20) mettendo in rilievo le zone rabdomiche nel centro. Ora quando noi osserviamo, come in varii punti della sezione disegnata, le zone rabdomiche di questi elementi, seguirsi con percorso sinuoso, che si continua per lungo tratto della sezione, a me pare che in questo caso non possiamo dire che vi sia raggruppamento rabdomico. Tanto meno, poi, credo che vi possa essere un raggruppamento a rabdomo quando si tratta solo di due cellule.

I tagli longitudinali (Fig. 19) che mostrano gli elementi

retinici in tutta la loro estensione ed in un altro senso, mi confermano nell'opinione che gli elementi in parola talora si raggruppano, ma tal'altra sono irregolarmente disposti, presentando, soltanto una tendenza a raggrupparsi.

Riassumendo quindi: gli elementi retinici dell'occhio laterale sono irregolarmente disposti, aggruppandosi in numero incostante e non sempre intorno ad un asse come la retinula dei mediani.

Strato faosferico. Il PARKER (1) non riscontra faosfere nelle cellule retiniche degli occhi laterali del *Centrurus*. LANKESTER & BOURNE, al contrario, ne riscontrano nell'*Euscorpius*. Le mie osservazioni mi mettono in grado di confermare l'asserzione dei due ultimi autori. Le faosfere esistono negli occhi laterali dell'*Euscorpius*, non solo, ma come per i mediani, non si trovano nelle cellule retiniche, ma in quegli elementi speciali che ho chiamati cellule faosferiche. Le faosfere sono bene sviluppate ed appariscenti e si comportano come negli occhi mediani, comparendo nell'embrione (Fig. 17 *f*) come un piccolo corpo rotondo che man mano va aumentando di volume. Anche qui essa è produzione interamente protoplasmatica.

Le cellule faosferiche anche negli occhi laterali costituiscono uno strato a parte che, grandemente sviluppato nell'embrione (Fig. 14, 16 *stf*) man mano si assottiglia (Fig. 17 *stf*) fino a che si arriva all'adulto, in cui le cellule faosferiche sono in numero scarsissimo (Fig. 19 *stf*).

Tutti quanti gli altri caratteri dello strato faosferico sono comuni agli occhi mediani. Anche qui il nervo ottico si slarga in questo strato, mandando una fibra per ogni cellula retinica, nel tempo stesso che piccole ramificazioni pigmentate si intromettono negli interstizii fra cellula e cellula faosferica.

Postretina. Anche la postretina degli occhi laterali costituisce un fitto strato di pigmento che avvolge l'occhio su tutta la superficie, escluso il tratto che guarda il cristallino. Ancora qui la postretina è fatta di cellule cubiche con nucleo allungato parallelo alla base (Fig. 19 *pr*), mentre nell'embrione le sue cellule sono in un sincizio con quelle dello strato faosferico (Fig. 16 *stf*).

La postretina è forata nei punti in cui il nervo ottico manda

i suoi fasci nell'occhio (Fig. 19). Questo nervo vi penetra abbracciando su larga superficie l'occhio (Fig. 19 *no*).

Da tutte le osservazioni sulla retina degli occhi laterali, risulta, che in essa non si riscontrano nè cellule perineurali (LANKESTER & BOURNE, PARKER) nè cellule interneurali (LANKESTER & BOURNE). Essa si può dire di costituzione completamente omologa a quella degli occhi mediani, in quanto su tutta la parte dell'occhio che guarda il cristallino si trova uno strato di cellule retiniche del tipo speciale degli occhi dello Scorpione; cellule che possono o pur no raggrupparsi in retinule. Lo strato faosferico e la postretina si riscontrano negli occhi laterali perfettamente come nei mediani.

Capsula ottica e membrana preretinica. Parlando del cristallino ho già accennato alla presenza di una membrana preretinica negli occhi laterali, dovrò qui ancora spendervi intorno qualche parola e più che intorno ad essa, sulla capsula ottica.

Il PARKER (1) (p. 201) dice che la membrana basale, fino a che l'occhio si è completato, lo ricopre come coprirebbe un semplice ispessimento ipodermico. Egli non trova presenza di membrana preretinica. Ed aggiunge che in tutti gli stadii la membrana basale presenta l'apparenza di una delicata lamella, e mai vi è l'„additional sheet of mesodermic tissue, as in the median eyes“.

Io ho potuto riscontrare alla periferia dell'occhio laterale una capsula ottica perfettamente identica a quella che si riscontra per gli occhi mediani (Fig. 19 *co*) e in cui non si trova solo la membrana basale, come vorrebbe il PARKER, ma membrana basale ed elementi connettivali. Questi anche qui migrano dalla periferia (Fig. 14, 16 *nm*) e man mano si addossano completamente alla superficie dell'occhio formando una capsula connettivale che sostiene la capsula fatta dalla membrana basale della postretina (Fig. 17, 18 *co*).

Della membrana preretinica ho già detto a p. 40.

Sullo sviluppo degli occhi laterali.

Una grande semplicità è stata riscontrata dagli embriologi nello sviluppo degli occhi laterali, deducendone quindi delle notevoli differenze morfologiche dagli occhi mediani.

Il solo PARKER (1) veramente si è esteso nei dettagli dello sviluppo di questi occhi. KOWALEVSKI & SCHULGIN danno al proposito solo qualche notizia assai vaga; essi (p. 531) dicono che gli occhi laterali

si sviluppano indipendentemente dai mediani, e che „bei ihrer Ausbildung nimmt die Vertiefung der oberen Schicht der Kopfplatte Antheil“.

Pel PARKER (1) (p. 199—200) l'area oculare, indicante la regione occupata dagli occhi laterali, appare come un tratto pigmentato dell' ipoderma e dapprincípio non è rappresentata che da un ispessimento dell' ipoderma stesso. In seguito delle singole depressioni indicano i punti dove si formeranno gli occhi, i quali non saranno costituiti da altro che da modificazioni degli elementi di questo ispessimento dell' ipoderma in quel punto. Una parte di questi elementi diventerà cellule retiniche, un' altra parte cellule perineurali, cui sarebbe affidata la funzione di strato cristallogeno.

Il BRAUER (p. 423—424) conferma le osservazioni del PARKER. Anche per lui gli occhi laterali provengono da un semplice ispessimento dell' ectoderma, indipendente dal cervello. Nessuna inversione riscontra nella loro formazione: „In die Umkehrung der Mittelaugenanlagen oder in die Bildung der Augenfalte werden die Anlagen der Seitenaugen nicht mit einbezogen, sondern bleiben außerhalb liegen und erleiden deshalb keine Inversion.“ E più innanzi: „Mit dem allmählichen Fortschreiten der Überwachsung des Kopfes durch die Augenfalte werden die Seitenaugen ebenfalls ein wenig verlagert, im Übrigen aber erleiden sie keine wesentlichen Veränderungen außer denen, die zur Differenzirung der Theile führen.“

Così per gli occhi laterali, lo studio dello sviluppo confermerebbe la costituzione monostica ammessa da LANKESTER & BOURNE.

La presenza di una membrana preretinica, la distinzione nella parte retinica di uno strato retinico ed uno faosferico, questo spiccato insieme di completa corrispondenza anatomica fra le parti dell' occhio laterale e quelle dell' occhio mediano, mi ha spinto ad attentamente osservare gli embrioni. E non l'ho fatto inutilmente, poichè ho potuto riscontrare negli occhi in via di sviluppo una introflessione mediana (Fig. 14 *rip*) la quale si presenta come il residuo di una più profonda ripiegatura, che corrisponde perfettamente a quella da me riscontrata per gli occhi mediani (Fig. 2).

Ed anche negli occhi laterali questa introflessione man mano va restringendo la sua apertura, va scomparendo a misura che dalle embrione si passa al giovane animale, pur lasciando ancora per qualche tempo traccia di se.

Le Figg. 14 e 15 danno un concetto della cosa. Nella prima si vede la sezione di un occhio laterale, in cui si apre ancora una fessura proveniente dall' ipoderma invaginato in essa.

Il primo strato di ipoderma, immediatamente sotto la chitina continuasi con l'ipoderma del corpo (Fig. 14 *ster*); mentre dalla posizione e dal decorso degli altri nuclei, nonchè dalla pigmentazione, si riconosce la introflessione ectodermica. Nella seconda figura la fessura è completamente chiusa, però resta ancora la traccia dell' invaginazione (Fig. 15 *rip*), la quale più tardi anch' essa scomparirà interamente.

Questo insieme di fatti mi porta a dedurre che negli occhi laterali si riscontra un processo di sviluppo identico a quello degli occhi mediani e che anche questi occhi si formano con delle involuzioni, prodotte da invaginazioni ectodermiche.

La Fig. 14 rappresenta uno dei primi stadii dell' inizio della differenziazione dell' occhio. Il primo strato (*ster*), come ho già accennato, è lo stesso ipoderma che si continua per tutto il resto del corpo, con il suo epitelio e lo strato di chitina. Negli altri due strati si sono avute già delle modificazioni, in essi l'epitelio è grandemente proliferato costituendo, anzicchè un solo strato di cellule, un sincizio di numerose cellule. Lo strato anteriore sarà lo strato cristallogeno, esso produrrà il cristallino dell' occhio laterale negli stadii consecutivi e nell' adulto, alla periferia del cristallino stesso: fra il cristallino e la retina resta la membrana preretinica.

Degli altri due strati, il primo, omologo allo strato retinico degli occhi mediani, produrrà la retina, il secondo sarà lo strato faosferico, di cui le cellule periferiche formeranno la postretina.

Resta così confermata l'opinione del MARK, cioè a dire che la presenza o l'assenza dello strato cristallogeno e della membrana preretinica sono importanti a determinare se un occhio si è formato per involuzione o pur no.

Valore delle cellule faosferiche.

Le osservazioni su entrambe le specie di occhi dello Scorpione mi hanno mostrata chiaramente la loro costituzione e le modificazioni che le varie parti subiscono. Sono quindi in grado di potere interpretare quegli elementi particolari, che ho chiamati cellule faosferiche.

Mentre la presenza del corpuscolo faosferico (faosfera) potrebbe far credere, per la sua spiccata rifrangenza, ad uno speciale ufficio ottico delle cellule faosferiche, la loro posizione profonda, l'irregolare disposizione ed il facile variare di numero, depone assai poco in favore di questa ipotesi. Del resto, ad un ufficio ottico delle faosfere non hanno accennato neanche gli autori che prima di me si sono occupati dell'argomento, e che credevano che la faosfera si trovasse nell'interno della cellula retinica. Qui, ora, non si tratta più di un semplice corpuscolo, ma di un elemento morfologico il cui valore è da interpretare, osservando con attenzione i fatti.

Vediamo che dicono questi fatti negli occhi laterali e nei mediani. Ciò che colpisce nella osservazione degli occhi dei primi stadii degli embrioni (Fig. 2, 14, 16) è la grande sproporzione presentata dal numero dei nuclei delle cellule faosferiche rispetto a quelli delle cellule retiniche. Ben guardando i limiti cellulari, si vede che mentre le cellule retiniche stanno disposte in uno strato unico immediatamente dopo lo strato cristallogeno, le cellule faosferiche formano un ammasso numeroso di cellule. In stadii di ulteriore sviluppo (Fig. 5, 15) si nota, però, che le cellule faosferiche diminuiscono relativamente di numero, e seguendole in stadii sempre più avanzati di sviluppo (Fig. 7, 17, 18) questo diventa sempre più esiguo, fino a che nell'adulto (Fig. 10, 12, 19) il loro numero è enormemente ridotto rispetto a quello che era nell'embrione.

Il numero delle cellule faosferiche diminuisce, quindi, a misura che dall'embrione si passa all'adulto.

E bisogna notare ancora un altro fatto: che negli stadii avanzati di sviluppo, negli embrioni prossimi a venir fuori dal corpo materno e nei giovani individui, si osservano frammezzo alle cellule retiniche insinuarsi degli elementi riconoscibili per cellule faosferiche dal loro nucleo arrotondato che si distingue da quello allungato delle cellule retiniche (Fig. 7 e 17 *ncl'*).

Questi elementi non si riscontrano negli stadii anteriori a quelli da me descritti e figurati, nè nell'adulto. E se mettiamo d'accordo il fatto che quando non li troviamo nei primi stadii, allora sono in maggior numero le cellule faosferiche, quando non li troviamo nell'adulto queste sono in numero ridotto, viene spontanea l'ipotesi che negli stadii intermedi, innanzi detti, le cellule faosferiche siano andate a costituire degli elementi retinici. I grossi nuclei, riscontrati negli stadii indicati nelle figure sopracitate, sarebbero

i nuclei delle cellule faosferiche, nel periodo in cui esse sono in via di trasformarsi in cellule retiniche.

Le cellule faosferiche, quindi, si possono interpretare come elementi retinici di riserva, che pigliano la loro forma e funzione speciale quando è necessario un maggior numero di elementi retinici, per le aumentate dimensioni dell'occhio.

E le faosfere? Queste scompaiono allorchè le cellule da faosferiche diventano retiniche, sono quindi una formazione transitoria. Esse non stanno nell'interno della cellula retinica, quindi non possono rappresentare un bastoncino postnucleare (LANKESTER & BOURNE), nè un raddomero abortito (MARK). Trovandosi in un elemento a parte, un elemento giovane in via di progressione, più che una fase regressiva di una formazione raddomica, potrebbero considerarsi come una fase progressiva, potrebbero essere l'inizio del futuro raddomero. Però, siccome esse si veggono scomparire quando le cellule faosferiche diventano retiniche, e siccome non ho trovato sostanziali caratteri differenziali (se si esclude la pigmentazione) fra la zona raddomica e la zona pigmentale della cellula retinica, così non posso affermare che la faosfera sia l'inizio del futuro raddomero.

D'altra parte, non posso ammettere la spiegazione datane da PURCELL, e accettata dall' HESSE, cioè a dire che la faosfera sia un prodotto di escrezione, perchè un elemento giovane e in via di transizione penso che non possa presentare un simile prodotto di escrezione.

Dopo ciò tutto quello che posso dire è che le faosfere vi sono, che sono prodotto del protoplasma e che scompaiono quando le cellule faosferiche si trasformano in retiniche.

Sulla innervazione della retina.

Nello sviluppo dell'occhio mediano il PARKER (p. 194—195) nota un fatto molto importante. Nei giovani stadii il nervo ottico „was already formed, and its fibres passes over the front of the retina, apparently connected with the external ends of the retinal cells“. In seguito queste fibre scomparirebbero, per ricomparire più tardi in relazione con la parte opposta (interna) delle cellule retiniche.

Il PARKER ha trovato ciò d'accordo con quanto il MARK avrebbe riscontrato nell' *Aglaena*, ed egli viene alle medesime conclusioni teoriche di quest'ultimo autore, cioè „that they point to a functional condition of the retina before involution“.

Le conclusioni sono originali ed interessanti, epperò io mi sono sforzato a cercare una conferma dei fatti su cui erano basate: ma per quanto abbia osservati attentamente gli stadii embrionali dell' *Euscorpius* da me studiati, mai mi è riuscito di trovare nulla che accennasse a questa innervazione dal lato esterno, nè negli occhi mediani, nè nei laterali. Ho bensì osservato il nervo ottico largamente estendersi sulla superficie innervata ma sempre posteriormente allo strato faosferico e mai anteriormente al retinico.

Come ho detto parlando dello sviluppo degli occhi, lo strato che diventerà retinico si inverte, ma mai mi è riuscito di vedere che la relazione fra questo strato ed il nervo ottico prima avvenga da un lato e poi dall' altro.

Riassunto dei risultati principali.

a) Lo strato cristallogeno dell' occhio mediano si origina dall' ipoderma per una proliferazione delle cellule di esso nel tratto in cui dovrà formarsi il cristallino.

b) Anatomicamente nella parte retinica dell' occhio mediano si distinguono tre strati: uno strato retinico, uno strato faosferico ed uno strato postretinico.

c) Lo strato retinico è fatto di cellule retiniche, fra cui non si trova traccia di elementi speciali pigmentati. In ogni cellula retinica si distingue una zona rabdomica ed una zona pigmentata. La zona rabdomica è posta da uno stesso lato solo delle cellule, in modo che nel raggrupparsi di queste a retinula il rabdomo viene da tutti i lati circondato di pigmento. Il nucleo della cellula retinica, di piccole dimensioni, è situato nella porzione prossimale della zona pigmentata. Ogni elemento retinico si continua con una fibra del nervo ottico. Il protoplasma della cellula retinica è a struttura fibrillare: le fibrille decorrono nel senso longitudinale.

d) Le faosfere non si trovano nell' interno della cellula retinica ma in elementi a parte, le cellule faosferiche, che nel loro insieme formano tutto uno strato posteriore alla retina, lo strato faosferico. Le faosfere non sono trasformazione di nuclei ma sono differenziazione del protoplasma.

e) Lo strato postretinico è fatto di cellule fortemente pigmentate, che messe in fila formano uno strato che si estende su tutta la convessità dell' occhio.

f) La capsula ottica è fatta da una parte epiteliale, costituita dalla membrana basale della postretina, e da una parte connettivale. La membrana preretinica è costituita dalla membrana basale dello strato cristallogeno e da quella dello strato retinico, fra cui sono migrati degli elementi mesodermici.

g) Dei tre strati di ectoderma, dal cui insieme, dopo la cosiddetta involuzione (invaginazione), risulta l'occhio mediano, l'esterno si differenzia in strato cristallogeno, il medio in strato retinico, e l'interno in strato faosferico e postretina.

h) Nell'occhio laterale, anatomicamente si distinguono le stesse parti che nell'occhio mediano.

i) Nella parte lenticolare non manca lo strato cristallogeno: esso si riscontra nell'embrione su tutta la superficie interna del cristallino, mentre negli stadii avanzati e nell'adulto si riduce alla periferia del cristallino stesso.

k) Anche nella parte retinica degli occhi laterali si distingue uno strato retinico, uno faosferico ed uno postretinico. Nello strato retinico non si riscontrano cellule perineurali, bensì tutti elementi retinici di struttura identica a quella dei corrispondenti degli occhi mediani. La retina degli occhi laterali, però, differisce da quella dei mediani, perchè gli elementi anzichè riuniti in cinque per costituire la retinula, sono irregolarmente aggruppati.

l) Si riscontra ancora negli occhi laterali uno strato faosferico, una postretina, una capsula ottica ed una membrana preretinica.

m) Gli occhi laterali non si sviluppano come un semplice differenziamento di un tratto dell'ipoderma, ma come i mediani per quello speciale processo d'invaginazione chiamato per involuzione. I tre strati paralleli che ne derivano si differenziano in strato cristallogeno, retinico e faosferico con postretina.

n) Le cellule faosferiche, probabilmente sono elementi retinici di riserva.

Parte generale.

Relazione fra gli occhi mediani e gli occhi laterali.

Una spiccata differenza è stata finora notata fra gli occhi mediani e gli occhi laterali dello Scorpione. Mentre dei primi si fa il

tipo più differenziato degli occhi monomenischi (come chiamarono LANKESTER & BOURNE gli occhi forniti di un' unica lente) dei secondi se ne fa il tipo atavico di tutti gli occhi degli Aracnidi.

Le mie osservazioni mi conducono a considerarli ben diversamente, epperò trovo opportuno prima di esporre le mie conclusioni, di discutere brevemente i risultati a cui sono venuti gli altri.

Pel GRABER fra occhi mediani ed occhi laterali non vi era differenza di sorta, egli vi distingueva le medesime parti, disposte nel medesimo modo. Si opponeva così alla nozione di spiccato dimorfismo notato dal GRENACHER (1) fra gli occhi degli Aracnidi.

LANKESTER & BOURNE, però, rivendicarono le idee del GRENACHER. Per loro gli occhi mediani sono costituiti da due strati distinti di cellule, sono cioè diplostici (con uno strato vitreo separato da quello retinico), mentre i laterali sono fatti da uno strato solo, sono monostici (senza uno strato vitreo separato dal retinico). L'occhio laterale dello Scorpione per LANKESTER & BOURNE è perfettamente comparabile con i più semplici occhi monostici monomenischi (p. 189) studiati dal GRENACHER (1), specialmente con quelli della larva del *Dytiscus*. Come in questi, essi trovano negli occhi laterali dello Scorpione un unico ordine di elementi cellulari continui con l'ipoderma e di cui quelli posti nella parte mediana sono connessi col filamento nervoso e differenziati in cellule retiniche. Inoltre essi vedono negli occhi in parola uno spiccato carattere di primitività nel fatto che lo strato di cellule formanti l'ommateo sarebbe in contatto con la lente cuticolare, mentre gli occhi monostici descritti dal GRENACHER (1) (così nei Miriapodi come negl' Insetti) sarebbero caratterizzati da un „tubular cupping“ dell'ommateo. Benchè, d'altra parte, essi ammettano che la presenza delle pretese cellule perineurali e la tendenza a raggrupparsi dei raddomeri delle cellule retiniche, costituiscano maggiore complicazione che non si riscontri negli occhi della larva di *Dytiscus*.

Gli occhi centrali dello Scorpione avrebbero, invece, fra gli occhi degli Artropodi una posizione ben diversa da quella dei laterali. Essi sarebbero diplostici, definitivamente retinulati, exocromici (forniti, cioè, di tessuto intruso pigmentale, che mancherebbe negli occhi laterali, che perciò sarebbero autocromici): s'accorderebbero con gli occhi laterali soltanto nel fatto di essere monomenischi.

Il PARKER (1) conferma la semplicità anatomica degli occhi laterali rispetto ai mediani, sostenuta da LANKESTER & BOURNE.

Inoltre trova che anche embriologicamente gli occhi laterali presentano dei caratteri di primitività, poichè sono una semplice differenziazione di un tratto dell'ipoderma e non si formano per involuzione dell'ipoderma stesso, come i mediani. Le sue conclusioni sono che gli occhi laterali (p. 203) „of all the eyes in spiders and scorpions are undoubtedly the least complicated, and they may be looked upon as deviating least from the probable ancestral type.“

Analizziamo uno per uno i vari argomenti su cui i due succitati autori fondano le loro deduzioni, e vediamo quale appoggio danno ad essi i fatti da me esposti in questo lavoro.

Incominciamo dal numero degli strati che costituiscono gli occhi di cui mi occupo. L'occhio mediano anatomicamente è costituito da uno strato cristallino e da uno retinico, embriologicamente, grazie alla speciale involuzione dell'ipoderma deve considerarsi costituito da tre strati. Su ciò sono d'accordo tutti gli autori ed io con gli altri.

Per gli occhi laterali, invece, non solo gli anatomici, ma anche tutti gli embriologi, vogliono considerarli morfologicamente monostici.

Dal mio studio sugli occhi laterali risulta come non esistono le cellule perineurali descritte da LANKESTER & BOURNE e che secondo PARKER produrrebbero il cristallino; ma che tutte quante le cellule poste immediatamente dopo il cristallino sono proprie e vere cellule retiniche, tutte della stessa specie. Non regge quindi la comparazione con gli occhi delle larva di *Dytiscus* nei quali gli elementi posteriori al cristallino sarebbero di due specie, e quindi solo una parte sarebbe fornita di bastoncello e in relazione con le fibre del nervo ottico.

Inoltre, la presenza della membrana preretinica indica una distinta separazione fra il cristallino e lo strato retinico; le cellule retiniche quindi, non aderiscono al cristallino stesso, onde manca il carattere di primitività notato da LANKESTER & BOURNE.

La presenza alla periferia del cristallino di uno strato cristallogeno in continuazione con l'ipoderma spiega ancora meglio la costituzione dell'occhio laterale e fa concludere che in esso si distinguono anatomicamente, come nell'occhio mediano, una parte cristallina ed una parte retinica distinte.

Le osservazioni sullo sviluppo dell'occhio laterale confermano l'opinione espressa dal MARK dello sviluppo per involuzione, dedotta dalla presenza della membrana preretinica e dello strato cristallogeno.

Esse spiegano inoltre i dati anatomici, poichè mentre finora gli embriologi consideravano l'occhio in parola come una semplice differenziazione di un tratto dell'ipoderma, esso invece si origina come l'occhio mediano per involuzione ed inversione dello strato che sarà la retina.

Visto quindi che nell'occhio laterale esiste una membrana preretinica ed uno strato cristallogeno, visto che esso si sviluppa per involuzione ed inversione dello strato che sarà retinico, bisogna concludere che l'occhio mediano e l'occhio laterale sia anatomicamente che embriologicamente sono costituiti dallo stesso numero di strati.

Un'altra spiccata differenza riscontrata da LANKESTER & BOURNE fra occhi mediani e laterali, sarebbe quella della mancanza in questi ultimi di tessuto „intrusive pigmentary“, sarebbero cioè autocromici, mentre i primi sarebbero exocromici. E il PARKER, d'accordo con i precedenti autori, neanche trova speciali elementi pigmentati nella retina degli occhi laterali. Su questo punto le mie osservazioni sono d'accordo con quelle di tutti i precitati autori. Soltanto, che, se non ho riscontrati elementi pigmentali a parte negli occhi laterali, non ne ho riscontrati neanche nei mediani. Ho riscontrato il pigmento nell'interno degli elementi retinici di tutti e due gli occhi, disposto in speciali zone pigmentate, onde questi elementi in tutti e due gli occhi sono autocromici e la mancanza di speciali elementi pigmentati fra gli elementi retinici degli occhi laterali, anzicchè una differenza stabilisce una somiglianza con gli occhi mediani.

Il PARKER in giovani Scorpioni (i soli che si prestano ad essere tagliati in sezione, visto che le sue osservazioni sugli occhi laterali sono fatte su sezioni di occhi con la cuticola) nota (p. 197) che „The fact that the pigmentiferous tissue extends up to the lens is of itself suggestive of the absence of a lentigen.“ Avendo precedentemente mostrato la presenza dello strato cristallogeno anche negli occhi laterali non mi dilungherò sull'argomento. Voglio solo far notare come ho riscontrato questo pigmento diffuso nella lente, non soltanto in sezioni di occhi laterali di giovani individui (da poco usciti dal corpo materno) ma anche negli occhi mediani. Il pigmento che nei giovani e negli embrioni abbastanza avanzati nello sviluppo è irregolarmente sparso per tutte le parti dell'occhio, si limita nello occhio bene sviluppato, soltanto alla parte retinica nel modo come ho già descritto nelle zone pigmentate delle cellule retiniche, negli spazii intercellulari delle cellule retiniche e nell'orlo continuo

costituito dalla postretina. Così tutta quanta la superficie interna della massa dell' occhio è completamente rivestita di pigmento, mentre a loro volta i raddomi sono anch' essi del tutto ricoperti dalle parti pigmentari che le circondano da tutti i lati. Il pigmento, quindi, è egualmente distribuito negli occhi mediani e nei laterali, sia in rapporto alla massa dell' occhio in generale, sia in rapporto ai singoli elementi.

I fatti finora esposti hanno eliminato in gran parte le differenze che si ammetteva esistessero fra gli occhi mediani ed i laterali per ciò che riguarda lo sviluppo, il numero degli strati che li costituiscono, la costituzione dei vari elementi. Ma vi è un fatto ancora da osservare, che costituisce la differenza reale fra gli occhi mediani ed i laterali: cioè il modo di raggrupparsi degli elementi retinici.

Le cellule retiniche degli occhi laterali, pur essendo perfettamente comparabili a quelle dei mediani prese isolatamente, non si raggruppano in cinque per costituire una retinula come in questi occhi.

Non posso dire col PARKER che esse non mostrano alcuna tendenza a raggrupparsi; ma non posso convenire con HESSE che si raggruppano sempre. Certamente le cellule retiniche sono costituite tutte da una parte pigmentata e da una non pigmentata, quindi, in qualunque modo esse si raggruppino, nella sezione trasversa di questo insieme si avranno sempre dei tratti più o meno lunghi non pigmentati limitati da un perimetro più o meno esteso di parti pigmentate. Ma questo noi non possiamo chiamare raggruppamento a retinula, in quanto la retinula comporta una regolarità costante nel numero degli elementi che si riuniscono a costituirla. Ed una retinula il cui raddomo in sezione trasversa si presenta come una zona irregolare, fatto ora da quattro o cinque elementi retinici, o da dieci o magari venti e più, a me pare che non si possa considerare come un elemento regolare caratteristico come la retinula degli occhi mediani dello Scorpione stesso, fatta costantemente dal raggruppamento di cinque cellule, o come quella degli occhi composti dei Crostacei e degl' Insetti fatta costantemente da sette cellule. Certamente il fatto che tutte quante le cellule retiniche hanno il loro asse longitudinale orientato nello stesso modo, fa sì che l'insieme delle parti raddomiche, nonostante la loro irregolare disposizione, vengano come negli occhi mediani interamente rivestite di pigmento;

ciò dice che negli occhi laterali gli elementi retinici si trovano nelle identiche condizioni che negli occhi mediani.

Che cosa indica questa non regolare disposizione degli elementi negli occhi laterali? Per qualcuno indica primitività (HESSE) per altri regressione (KORSCHOLT & HEIDER). HESSE fonda la sua ipotesi sul fatto che il raddommo sarebbe fatto da numero indeterminato di raddomeri. Ho già più sopra detto come non possiamo considerare l'irregolare raggruppamento degli elementi retinici dell'occhio laterale come una formazione anatomicamente regolare qual'è la retinula degli occhi mediani. Ora questo modo di disporsi degli elementi perchè dovrebbe indicare una primitività? Non potrebbe invece indicare una regressione, come vorrebbero KORSCHOLT & HEIDER?¹⁾

Per primitività potrebbe intendersi o la disposizione senza alcun accenno a raggruppamento, come avrebbe voluto il PARKER, o magari la tendenza a regolarmente aggrupparsi in cinque, come avrebbero voluto LANKESTER & BOURNE. Come ho cercato di mostrare questa tendenza regolare a raggrupparsi non si riscontra negli occhi in parola. Vi si riscontra invece un modo irregolare di riunirsi, il quale non mi pare si possa considerare come una primitività, in quanto questa implica semplicità, e non depone in favore di questa il modo complicato in cui sono disposti gli elementi dello occhio laterale.

In tutti i casi, se si vuol parlare di primitività o di regressione degli occhi laterali rispetto ai mediani, forse è più accettabile la seconda ipotesi. La irregolare disposizione degli elementi retinici degli occhi laterali, non è un argomento che basta per stabilire la primitività. Se osservo poi il decorso contorto di questi elementi nell'adulto, e che lo strato cristallogeno ridotto alla periferia del cristallino negli occhi laterali, rappresenta un fatto secondario rispetto agli occhi mediani, in cui lo strato cristallogeno resta per tutta la vita su tutta quanta la faccia del cristallino, inclino alla opinione di KORSCHOLT & HEIDER.

Gli occhi mediani e gli occhi laterali, quindi, sono perfettamente comparabili dal punto di vista dello sviluppo e delle varie parti che

1) Qui debbo osservare, che questi autori vengono a queste conclusioni, non con l'osservazione diretta degli occhi laterali, ma per mezzo di comparazioni con gli occhi laterali del *Limulo* (p. 598—599). Non credo necessario riportare i loro argomenti, visto che i fatti da me osservati modificano i loro concetti sulla costituzione degli occhi laterali.

li costituiscono. Differiscono soltanto pel modo di disporsi degli elementi retinici, i quali mentre negli occhi mediani si raggruppano in cinque per costituire le retinule, nei laterali sono disposti senza regolare ordinamento, solo di tanto in tanto raggruppandosi intorno ad un asse, ma non in numero determinato. Ma se manca il raggruppamento in numero determinato e costante di elementi retinici, essi sono, però, disposti in modo tale da indicare più che una tendenza a raggrupparsi quella ad un disgregamento successivo; quindi conservano i caratteri inerenti al tipo speciale di occhio dello Scorpione. Epperò trattando dell'occhio dello Scorpione in generale, intenderò dire del mediano come tipo, ma in effetti mi riferisco a tutti e due le forme di occhi prese insieme.

Differenze fra gli occhi dello Scorpione e quelli degli altri Aracnidi.

KORSCHOLT & HEIDER dicono che per comprendere lo sviluppo e la struttura degli occhi degli Aracnidi è necessario di compararli con quelli dello Scorpione. Si vede da ciò l'importanza che si dà nella morfologia degli occhi degli Aracnidi a quelli dello Scorpione. Le osservazioni da me fatte mi conducono a modificare queste vedute, poichè era principalmente lo spiccato dimorfismo che si notava negli occhi dello Scorpione che stabiliva dei legami, che non possono più esistere, dal momento che il dimorfismo stesso non esiste. Negli occhi degli altri Aracnidi, in generale, non vi è raggruppamento a retinula degli elementi della retina. Negli occhi mediani dello Scorpione, invece troviamo la regolare retinula con relativo raddommo. Gli occhi laterali invece per lo sviluppo e per la struttura segnavano un termine di passaggio fra gli occhi mediani dello Scorpione e gli ocelli degli altri Aracnidi.

Comparerò gli occhi dello Scorpione con quelli degli altri Aracnidi, prima sotto il punto di vista dello sviluppo, poi sotto quello dell'anatomia.

Gli occhi mediani anteriori degli Aracnidi si sviluppano con involuzione, come gli occhi mediani dello Scorpione. Queste due specie di occhi sarebbero quindi completamente comparabili dal lato dello sviluppo. Gli occhi mediani posteriori e gli occhi laterali dei ragni si svilupperebbero per semplice differenziazione di un tratto dell'epitelio, quindi sarebbero stati da paragonarsi agli occhi laterali dello Scorpione. Naturalmente queste comparazioni non sono più

sostenibili perchè gli occhi laterali si sviluppano perfettamente come i mediani nello Scorpione. E se si vuol considerare (come alcuni vogliono) che il fatto dell' inversione sia indice di un elevato grado di sviluppo, tutte e due le specie di occhi nello Scorpione sono molto evoluti. Soltanto, io credo che la quistione non si possa qui porre in modo preciso, poichè come io ho notato involuzione nello sviluppo degli occhi laterali dello Scorpione, così anche negli ocelli di alcuni Insetti è stato riscontrato il medesimo processo di sviluppo. Prima di mettere la questione sotto questo punto di vista, è bene aspettare che altri osservatori rivedano lo sviluppo degli occhi mediani posteriori e dei laterali degli Aracnidi.

Consideriamo ora la struttura degli occhi dello Scorpione rispetto a quella degli altri Aracnidi.

La presenza di elementi pigmentati differenti dai retinici nella retina dello Scorpione è stata eliminata, e per conseguenza eliminata una delle grandi differenze che questi elementi stabilivano: La retina degli occhi dello Scorpione, come quella di tutti gli altri Aracnidi, è fatta semplicemente di elementi retinici, nell' interno dei quali si riscontra il pigmento; non vi è alcuna inframmettenza di speciali elementi pigmentati, siano essi di natura connettivale o di natura epiteliale.

Nello Scorpione, quindi, come negli altri Aracnidi, ogni elemento retinico è fatto di una parte pigmentata e di una parte non pigmentata. È nella disposizione delle due parti che consistono le differenze. Negli altri Aracnidi in generale, la parte pigmentata è nettamente limitata nella parte profonda della cellula, mentre la parte anteriore è sfornita di pigmento, è trasparente ed è ciò che vien detto bastoncino retinico. Nello Scorpione, questa parte non pigmentata, anzicchè essere posta nella parte anteriore della cellula retinica è posta lateralmente e costituisce il rabdomero. La posizione del rabdomero fa sì che esso viene ad essere interamente rivestito di pigmento.

Quindi fra gli occhi dello Scorpione e quelli degli altri Aracnidi la differenza vera la riscontriamo nella costituzione degli elementi retinici: in questi ultimi la parte non pigmentata degli elementi retinici si trova posta nella parte distale della cellula, nei secondi è posta lateralmente, in modo che i varii elementi se si raggruppano tra loro costituiscono una formazione interamente rivestita di pigmento, che può essere un regolare rabdomo.

Comparazione fra gli occhi dello Scorpione e quelli degli altri Artropodi.

Prima di esporre le mie conclusioni, voglio ancora paragonare l'occhio dello Scorpione con quelli degli altri Artropodi, per vedere quali erano e quali sono i rapporti esistenti fra queste due specie di occhi.

Le osservazioni del REITZENSTEIN furono confutate da SEILER. Questi le considera interamente errate per ciò che riguarda gli Imenotteri; per quanto riguarda lo sviluppo dell'occhio in *Periplaneta* e in *Cloëon*, però, discute le osservazioni del REITZENSTEIN semplicemente sulle di lui figure, senza metterle in confronto con preparati proprii.

Dopo il dubbio espresso dal SEILER le osservazioni del REITZENSTEIN meritano ancora riconferma. Pertanto esse riuscirebbero di gran vantaggio per la morfologia degli occhi dello Scorpione, in quanto questi verrebbero ad essere dal punto di vista dello sviluppo comparabili con gli ocelli degl' Insetti.

Nei Crostacei e negl' Insetti si riscontrano gli ocelli e gli occhi composti; farò prima la comparazione con gli uni e poi con gli altri.

Incominciamo dal vedere in che rapporto sta lo sviluppo degli occhi della Scorpione con quello degli occhi semplici degl' Insetti.

Dopo il dimorfismo spiccato riscontrato negli ocelli degli Aracnidi dal GRENACHER (1) e poi dal BERTKAU, dal KISHINOUE, dal PURCELL e più tardi ancora dall' HENTSCHEL, fu proposta ancora una distinzione fra gli ocelli degl' Insetti dal REDIKORZEW. Questi divide gli ocelli in frontali e laterali. Questi ultimi farebbero, nelle larve, le veci degli occhi composti. Per ciò che riguarda lo sviluppo, questi ocelli si formerebbero sempre o per invaginazione (GRENACHER (1), CARRIÈRE (1)) o per delaminazione (PATTEN (1), REDIKORZEW, ZAWREL). Sarebbero così occhi diplostici, il cui strato distale diventerebbe vitreo ed il prossimale retina.

Alle considerazioni di questi autori, seguirono i fatti osservati dal REITZENSTEIN, il quale pur confermando la distinzione delle due specie di occhi, dimostrò che, in *Periplaneta* ed in *Cloëon*, gli ocelli frontali si formano nello stesso modo degli occhi principali degli Aracnidi, cioè a dire per involuzione ed inversione dello strato retinico. Nè le osservazioni del REITZENSTEIN sono limitate agli occhi dei due Insetti sopra citati, egli le ha estese agli Imenotteri;

e così si esprime in proposito (p. 176): „so glaube ich nach einer Reihe von Präparaten, die ich von *Vespa* herstellte, mich dahin aussprechen zu können, daß bei Hymenopteren die Ocellen auf die gleiche Weise entstehen.“

Per ciò che riguarda l'anatomia, gli ocelli degl' Insetti (essendo forniti di un unico cristallino, ed avendo gli elementi retinici fatti sul medesimo tipo degli Araneidi) presentano con gli occhi dello Scorpione i medesimi rapporti che passano fra questi e gli occhi degli altri Aracnidi.

Intanto vediamo in che cosa gli occhi dello Scorpione somigliano a quelli composti dei Crostacei e degl' Insetti.

L'occhio composto dei Crostacei e degl' Insetti è costituito dallo insieme di numerosi piccoli organi che sono gli ommatidii. In ogni ommatidio si distingue un apparato diottrico ed un apparato sensitivo. L'apparato diottrico è fatto dalla corneola chitinosa, segregata da apposite cellule corneageniche, e dal cono cristallino, pure segregato dalle cellule cristalline, poste anteriormente ad esso. L'apparato sensitivo è fatto dalla retinula, costituita da sette cellule retiniche raggruppate, che nella loro parte assiale producono i rabdomeri che nel loro insieme danno un rabdomo.

Dell' apparato diottrico, la corneola soltanto è di natura chitinosa, e le cellule corneageniche ad essa sottostanti sono cellule ipodermali (PARKER (2)). Morfologicamente, quindi l'insieme delle corneole corrisponde al cristallino dell' occhio dello Scorpione e l'insieme delle cellule corneageniche allo strato cristallogeno.

Le restanti parti dell' ommatidio, però, non le troviamo rappresentate tutte nell' occhio dello Scorpione. Mancano senza dubbio le cellule cristalline, manca il cono cristallino, più le cellule pigmentali avventizie riscontrate negli occhi composti. È soltanto rappresentata la retinula, che si presenta in tutti e due i casi con le cellule retiniche raggruppate in modo che la zona rabdomica si trova nella parte assiale della retinula, mentre la zona pigmentata si trova alla periferia in modo da rivestire da tutti i lati il rabdomo. Il numero degli elementi che concorrono alla formazione del rabdomo stabilisce la sola differenza fra la retinula degli occhi composti dei Crostacei ed Insetti e quella dello Scorpione.

Gli occhi dello Scorpione, quindi, per la lente unica somigliano agli ocelli dei Crostacei e degl' Insetti; mentre la loro retina è fatta di formazioni corrispondenti a quella parte degli ommatidii degli occhi composti detta retinula.

Conclusioni.

Stabilite così le relazioni che passano fra gli occhi mediani e laterali dello Scorpione e fra questi occhi e quelli degli altri Aracnidi nonchè tra questi e quelli dei Crostacei ed Insetti, vediamo un poco quali sono le deduzioni che si possono ricavare e fino a che punto sono attendibili le deduzioni che finora si sono tratte dalla speciale costituzione degli organi in parola.

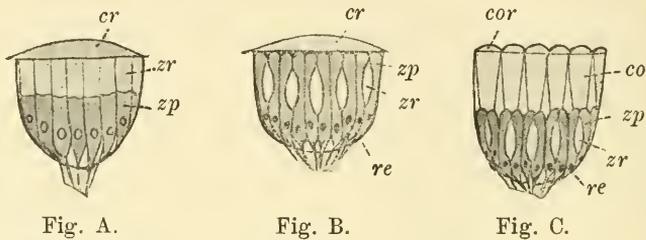
La enorme differenza fra gli occhi mediani ed i laterali dello Scorpione, per quanto risulta dalle mie osservazioni, non esiste. Essi, sia per ciò che riguarda lo sviluppo, sia per ciò che riguarda la costituzione generale, come più sopra ho cercato di dimostrare debbono considerarsi perfettamente comparabili parte a parte. Gli occhi laterali, non presentano quindi i caratteri di spiccata primitività, da altri voluta. Essi non segnano alcun termine di passaggio fra gli occhi monostici e quelli diplostici o triplostici. Non segnano nessun termine di passaggio fra gli occhi retinulati e quelli non retinulati. Essi non hanno caratteri di comunanza che con gli occhi mediani dello Scorpione. Essi hanno bensì dei caratteri comuni con gli occhi degli altri Aracnidi; principalmente inerenti al modo di sviluppo per speciale invaginazione detto per involuzione. Questo modo di sviluppo che prima si riscontrava solo negli occhi mediani dello Scorpione e nei frontali anteriori degli altri Aracnidi, è anche per i laterali dello Scorpione; nè so fino a che punto esso si possa considerare un carattere di speciale differenziazione, se a ciò aggiungiamo il fatto che anche gli ocelli di alcuni Insetti si svilupperebbero nello stesso modo, come scrive il REITZENSTEIN.

In tutti i casi, a me pare che le differenze reali fra queste varie specie di occhi (ora che il processo di sviluppo per involuzione incomincia a essere riscontrato più generalmente) non possano essere date che dalla struttura della retina.

Gli elementi retinici degli occhi dello Scorpione e degli occhi composti dei Crostacei e degli Insetti sono essenzialmente differenti da quelli degli occhi semplici degli altri Aracnidi, dei Crostacei e degli Insetti medesimi. La disposizione caratteristica della zona rabdomica e della zona pigmentata nell'elemento retinico, in rapporto al raggruppamento a retinula, fa sì che si possono distinguere in tutti gli occhi degli Artropodi due gruppi. In uno la parte rabdomica della cellula retinica occupa la porzione distale della cellula

stessa che è, quindi, posteriormente fornita di pigmento (ocelli degli Insetti, Crostacei e degli Aracnidi). Nell'altro gruppo la parte rabdomica è posta da un lato della cellula che è rivestita lateralmente di pigmento, in modo che le cellule raggruppandosi fra loro forma no il rabdomo che è tutto rivestito di pigmento (occhi composti dei Crostacei ed Insetti ed occhi dello Scorpione).

Visto, quindi, le differenze spiccate che presenta la retina in rapporto alla morfologia dei suoi elementi a me pare che essa soltanto possa presentare dei caratteri che valgano a stabilire delle differenze fra gli occhi degli Artropodi. Epperò tenuto conto di questi caratteri credo si possano distinguere tre tipi:



co cono cristallino. *cor* corneola. *cr* cristallino. *re* retinula. *zp* zona pigmentata della cellula retinica. *zr* zona rabdomica della stessa.

1. Occhi semplici degli Aracnidi, Crostacei ed Insetti. — In essi l'unità retinica è rappresentata da una sola cellula di cui la parte distale non è pigmentata (Fig. A del testo).

2. Occhi composti dei Crostacei ed Insetti. In essi l'unità retinica è rappresentata da un gruppo di sette cellule (retinula) raggruppate intorno ad un asse (Fig. C del testo). In questi occhi l'immagine prima di arrivare alla retinula, non solo attraversa il mezzo rifrangente cuticolare (corneola) ma ancora un altro mezzo rifrangente (cono cristallino). Inoltre, siccome ogni corneola ed ogni cono cristallino rifrange un'immagine, così ogni singola retinula verrebbe impressionata da un'immagine (VIALLANES).

3. Occhi dello Scorpione. In essi l'unità retinica è rappresentata da una retinula fatta non di sette, ma di cinque cellule. In questi occhi però manca il cono cristallino e l'immagine viene rifratta soltanto dal mezzo cuticolare (cristallino); il quale è unico per tutto l'insieme delle retinule, a differenza del tipo precedente, in cui per ogni ommatidio vi è una corneola. In questo terzo tipo, quindi, ogni

retinula sarebbe impressionata da una porzione dell' immagine rifratta dal cristallino (Fig. B del testo).

Riassumendo: L'importanza morfologica attribuita dagli autori agli occhi dello Scorpione sta nel fatto dello spiccato dimorfismo riscontrato tra gli occhi laterali ed i mediani. La semplicità della struttura degli uni rispetto agli altri, permetteva di fatti di riconoscere comparabili i primi con gli occhi semplici ed i secondi, per alcuni loro caratteri, con i composti degli altri Artropodi. Ora questo dimorfismo per le mie ricerche non esiste: gli occhi laterali ed i mediani si sviluppano nello stesso modo ed hanno la stessa struttura. Gli uni e gli altri insieme formano un tipo di occhi a parte, che per il loro sviluppo e per la lente unica vanno considerati come ocelli, mentre per la struttura degli elementi retinici (differente da quella degli occhi semplici degli Aracnidi, Crostacei ed Insetti) e per il modo di disporsi di questi si avvicinano agli occhi composti.

Napoli, Febbraio 1907.

Bibliografia citata.

1885. BERTKAU, PH., Ueber den Bau der Augen und ein als Gehörorgan gedeutetes Sinnesorgan bei den Spinnen, in: SB. Verh. nat. Ver. Bonn, Jg. 42, p. 218—225, 282—284.
1895. BRAUER, A., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des Skorpions, II., in: Z. wiss. Zool., Vol. 59, p. 351—435, tab. 21—25.
1885. CARRIÈRE, J., Die Sehorgane der Thiere, vergleichend-anatomisch dargestellt, München u. Leipzig, 1 Taf., 147 Fig.
1889. —, Kritische Besprechung der neueren Arbeiten über Bau und Entwicklung des Auges der zehnfüssigen Crustaceen und der Arachniden, in: Biol. Ctrbl., Vol. 9, p. 225—232.
1891. EXNER, S., Die Physiologie der facettirten Augen von Krebsen und Insecten, Leipzig u. Wien, 206 p., 23 Fig., 8 Taf.
1879. GRENACHER, H., Untersuchungen über das Sehorgan der Arthropoden, Göttingen, 188 p., 11 Taf.
1880. —, Ueber die Augen einiger Myriapoden. Zugleich eine Entgegnung an Herrn Prof. Dr. V. GRABER in Cernowitz, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 18, p. 415—467, tab. 20—21.
1899. HENTSCHEL, E., Beiträge zur Kenntnis der Spinnenaugen, in: Zool. Jahrb., Vol. 12, Anat., p. 509—534, tab. 26—27.
1901. HESSE, R., Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. 7. Von den Arthropoden-Augen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 70, p. 347—473, 2 Fig., tab. 16—21.
1891. KISHINOUE, K., On the development of Araneina, in: Journ. Coll. Imp. Univ. Japan, Vol. 4, p. 55—88, tab. 11—16.
1892. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil, Heft 2, p. 309—908, 315 Fig., Jena.

1886. KOWALEVSKY, A. und M. SCHULGIN, Zur Entwicklungsgeschichte des caucasischen Skorpions (*Androctonus ornatus*), in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 6, p. 525—532.
1883. LANKESTER, E. RAY and A. G. BOURNE, The minute structure of the lateral and the central eyes of *Scorpio* and of *Limulus*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 23, p. 177—212, tab. 10—12.
1890. LAURIE, M., The embryology of a Scorpion (*Euscorpium italicus*), *ibid.* (N. S.), Vol. 31, p. 105—141, tab. 13—18.
1886. LOCY, W. A., Observations on the development of *Agelena naevia*, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, Vol. 12, p. 63—103, tab. 1—12.
1887. MARK, E. L., Simple eyes in Arthropods, *ibid.*, Vol. 13, p. 49—105, tab. 1—5.
1871. METSCHNIKOFF, E., Embryologie des Scorpions, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 21, p. 204—232, tab. 14—17.
1887. PARKER, G. H., The eyes in Scorpions, in: *Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll.*, Vol. 13, p. 173—208, tab. 1—4.
1891. —, The compound eyes in Crustaceans, *ibid.*, Vol. 21, p. 45—140, tab. 1—10.
1886. PATTEN, W., Eyes of Molluscs and Arthropods, in: *Mitth. zool. Stat. Neapel*, Vol. 6, p. 542—756, tab. 28—32.
1890. —, On the origin of Vertebrates from Arachnids, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 31, p. 317—378, 18 Fig., tab. 23—24.
1900. POLICE, G., Ricerche sul sistema nervoso dell' *Euscorpium italicus*, in: *Atti Accad. Sc. Napoli* (2), Vol. 10, 12 p., 1 tab.
1894. PURCELL, F., Über den Bau der Phalangiden-Augen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 58, p. 1—53, tab. 1—2.
1900. REDIKORZEW, W., Untersuchungen über den Bau der Ocellen der Insecten, *ibid.*, Vol. 68, p. 581—624, 7 Fig., tab. 39—40.
1905. v. REITZENSTEIN, W., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen von *Periplaneta orientalis* und *Cloëon*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 21, Anat., p. 161—180, 8 Fig., tab. 9—10.
1884. SCHIMKEWITSCH, W., Etude sur l'anatomie de l'Epeire, in: *Ann. Sc. nat.* (6), Zool., Vol. 17, 94 p., 8 tab.
1906. SEILER, W., Beiträge zur Kenntnis der Ocellen der Ephemeriden, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 22, Anat., p. 1—40, 1 Fig., tab. 1—2.
1892. VIALLANES, M. H., Recherches anatomiques et physiologiques sur l'oeil composé des Arthropodes, in: *Ann. Sc. nat.* (7), Zool., Vol. 13, p. 349—384, tab. 10—11.
1902. *ZAWREL, J., Untersuchungen über die Entwicklung der Stirnagen (Stemmata) von *Vespa*, in: *SB. böhm. Ges. Wiss. Prag*, No. 13.

*) Le opere segnate con asterisco, non le ho potuto consultare direttamente.

Spiegazione delle Figure.

<i>co</i> capsula ottica	<i>ncr</i> nuclei delle cellule retiniche
<i>cr</i> cristallino	<i>no</i> nervo ottico
<i>cre</i> cellule retiniche	<i>pr</i> posteretina
<i>cu</i> cuticola	<i>re</i> retinula
<i>f</i> faosfere	<i>rfo</i> ramificazioni delle fibre del nervo
<i>fin</i> fibre nervose in relazione con le cellule retiniche	ottico
<i>fno</i> fibre del nervo ottico	<i>rip</i> residuo della cavità della invaginazione primitiva oculare
<i>ip</i> ipoderma	<i>sr</i> spazio interraddomico
<i>mpr</i> membrana preretinica	<i>ster, ster'</i> strato cristallogeno
<i>nef</i> nuclei delle cellule faosferiche	<i>stre</i> strato retinico
<i>nef'</i> nuclei di cellule verosimilmente faosferiche in via di divenire retiniche	<i>zp</i> zona pigmentata delle cellule retiniche
<i>nem</i> nuclei di cellule mesodermiche	<i>zr</i> zona raddomica delle cellule retiniche
<i>neo</i> nuclei connettivali della capsula ottica	

Per la osservazione dei preparati ho fatto uso di microscopii KORITSKA, avvalendomi di obbiettivi ad immersione omogenea. Solo lo Fig. 13 è stata presa da un preparato visto a secco. I disegni sono stati eseguiti con camera chiara ABBE a livello del tavolino del microscopio.

Tavola 1.

Occhi mediani.

Fig. 1. Sezione verticale dello strato cristallogeno di un occhio di un embrione molto giovane: Comincia a differenziarsi il cristallogeno, 600 : 1.

Fig. 2. Sezione verticale di un occhio in un embrione di stadio più avanzato del precedente (La sezione è longitudinale rispetto all' intero embrione). Non ancora è chiusa la ripiegatura prodotta dall' invaginazione. La sezione non è depigmentata. 600 : 1.

Fig. 3. Porzione della retina di un occhio del medesimo stadio del precedente. Non depigmentata. 1200 : 1.

Fig. 4. Sezione verticale dello strato cristallogeno più avanti nello sviluppo dei precedenti. 600 : 1.

Fig. 5. Sezione verticale di un occhio ancora più avanzato nello sviluppo. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 6. Sezione id. dello strato cristallogeno di un occhio di embrione ancora più sviluppato. Incomincia a produrre il cristallino. 600 : 1.

Fig. 7. Sezione id. dell' occhio di un giovane individuo da poco uscito dal corpo materno. Depigmentata. 600 : 1.

Fig. 8. Retinula di un occhio di adulto isolata mediante dissociazione, dopo depigmentata. La parte distale della zona pigmentata di una cellula retinica si è staccata. 600 : 1.

Fig. 9. Elemento ramificato riscontrantesi negli spazi fra le cellule faosferiche. Isolato per dissociazione, dopo depigmentazione. 600 : 1.

Fig. 10. Una parte della sezione verticale di un occhio di adulto. Non depigmentata. Manca il cristallino. 600 : 1.

Fig. 11a, 11b, 11c, 11d, 11e. Sezione trasversa in vari punti di una retinula. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 12. Una parte della sezione verticale di un occhio di adulto. Depigmentata. Manca il cristallino. 600 : 1.

Fig. 13. Sezione verticale di un occhio nel tratto in cui arriva il nervo ottico. Depigmentata. 115 : 1.

Tavola 2.

Occhi laterali.

Fig. 14. Sezione verticale di due occhi laterali di un embrione. L'esterno (quello a destra) presenta ancora il residuo della ripiegatura prodotta dall' invaginazione. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 15. Sezione id. di uno stadio più avanzato. La vescicola ottica è completamente chiusa. Si vede un residuo della invaginazione primitiva. Quest' ultima anzicchè per l'occhio esterno, è mostrata per l'interno. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 16. Sezione verticale di un occhio laterale di un embrione in stadio più avanzato. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 17. Sezione id. in stadio ancora più avanzato. Depigmentata. 600 : 1.

Fig. 18. Sezione id. che capita nel tratto in cui il cristallino si continua nell' ipoderma. Depigmentata. 600 : 1.

Fig. 19. Sezione verticale di un occhio laterale di adulto. Manca il cristallino. Non depigmentata. 600 : 1.

Fig. 20. Sezione trasversa di un gruppo di elementi retinici. Non depigmentata. 600 : 1.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Das Gehirn von *Hatteria punctata*.

Von

Julia Gisi in Basel (Schweiz).

Mit Tafel 3 und 21 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	72
II. Materialbestand	73
III. Topographie des Gehirns von <i>Hatteria punctata</i>	75
1. Die Beschreibung des erwachsenen Gehirns	76
2. Schädelinneres und Nervenlöcher	89
3. Die Entwicklung der embryonalen Hirnform und der Kopfproportionen	98
IV. Beschreibung einzelner Hirnregionen	114
1. Die Decke des 3. Ventrikels	114
A. Beim erwachsenen Tier	115
Die Plexus hemisphaerium	118
B. Embryonalentwicklung	126
2. Trichtergegend und Hypophyse	133
A. Am erwachsenen Tier	133
B. Embryonalentwicklung	138
C. Vergleich mit den Formen anderer erwachsener Reptilien	150
D. Schlußfolgerungen, die sich aus dem Vergleich ergeben	157
E. Vergleichung mit den entsprechenden Verhältnissen bei den Selachiern	160
3. Decke des 4. Ventrikels	161
A. Am erwachsenen Tier	162
B. Embryonale Stadien	164

4. Die wichtigsten Faserbahnen und Nervenursprünge . . .	170
5. Die Hirnnerven, insbesondere ihr intracranieller Verlauf . . .	181
V. Der Medianschnitt	196
No. I. Medianschnitt des Erwachsenen	196
„ II. Ältestes Embryonalstadium	202
„ III. Mittleres Embryonalstadium	205
„ IV. Zweitjüngstes Embryonalstadium	206
VI. Allgemeines über die Beziehungen des Gehirns zum Kopf . . .	216
VII. Schluß	224

I. Einleitung.

Die vorliegende Untersuchung über das Gehirn von *Hatteria punctata* wurde im Winter 1903—1904 begonnen. Das Material stellte mir damals Herr Prof. Dr. RUDOLF BURCKHARDT zur Verfügung. Herr Prof. Dr. G. THILENIUS hatte die kostbaren Objekte auf seiner mit Unterstützung der Königl. preußischen Akademie der Wissenschaften 1897—1898 unternommenen Reise selbst in Neuseeland gesammelt und meinem Lehrer überlassen.

Die Aufgabe, die sich aus dem Studium meines Objekts selbst immer mehr entwickelte, war nicht die der üblichen Gehirnmonographien. Die spezielle Histologie des Gehirns von *Hatteria* bot keine so wesentlichen Abweichungen, daß sich eine monographische Bearbeitung derselben gelohnt haben würde. Die Eigenart des *Hatteria*-Gehirns sowie auch anderer vom gleichen Typus wenig abweichender Gehirne macht sich vielmehr in den makroskopischen Verhältnissen geltend. Sehr wichtig ist auch die Ausbildung der epithelialen Hirnteile. Zwar müssen diese mit Hilfe des Mikroskops festgestellt werden, doch sind sie von den Histologen des Gehirns bisher wenig beachtet worden. Sie fallen auch schon wegen der mannigfaltigen Verknüpfung ihrer Form mit der des Gesamtgehirns mehr der makroskopischen Anatomie zu. Bei der systematischen Stellung von *Hatteria* und der wenig eingehenden Darstellung ihrer makroskopischen Gehirnformen fiel natürlich schon auf eine reine Beschreibung der äußern Form ein gewisses Gewicht.

Die makroskopische Anatomie bot aber zugleich den Anhaltspunkt dafür, die Beziehungen zwischen dem Gehirn und seiner nähern und fernern Umgebung zu studieren. Schon mit Rücksicht auf die Paläontologie mußten die Verhältnisse zwischen Gehirn und Schädelinnern, zwischen Nerven und Nervenlöchern, Gefäßen und Gefäßlöchern dargestellt werden.

In den Kreis der Untersuchung traten aber auch die Proportionen zwischen dem Gehirn und den übrigen Kopfteilen, die wir noch für kein Reptil kannten, sowohl für den erwachsenen Zustand wie für die Embryonalentwicklung. Nur so kann die Darstellung der äußern Morphologie des Gehirns auch für den weitem Vergleich mit dem Gehirn der übrigen Vertebraten fruchtbar werden.

Um nun aber am *Hatteria*-Gehirn selbst unterscheiden zu können, was zum Typus des Reptilgehirns gehört und was seine mehr oder weniger begrenzte Eigenart ist, habe ich die Beziehungen zwischen Gehirn und Kopf auch bei einigen andern Reptilien festzustellen gesucht, insbesondere bei *Emys europaea*, *Chelone mydas*, *Chamaeleo vulgaris*, *Stellio vulgaris*, *Lacerta viridis* und einigen Schlangen.

Es sei mir gestattet, an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. FRIEDRICH ZSCHOKKE, dem Vorsteher des Zoologischen Instituts, meinen aufrichtigsten Dank auszusprechen, ebenso Herrn Prof. Dr. G. THILENIUS für die gütige Überlassung dieses äußerst wertvollen Materials. Für die Anregung zu dieser Arbeit und die unermüdlige Förderung während ihrer Entstehung danke ich ganz besonders Herrn Prof. Dr. RUDOLF BURCKHARDT.

II. Bestand des Materials.

Der Angabe des von Herrn Prof. Dr. G. THILENIUS erhaltenen *Hatteria*-Materials möge hier eine Darstellung der Verwertung desselben folgen:

A. Erwachsene Gehirne.

1. Gehirn eines ca. 473 mm langen Tiers (mit abgeschnittenem Gabelschwanz) in Formol konserviert, zuerst in situ präpariert, Original der Abbildungen A, B, C u. D, ohne Schädelkapsel in Paraffin median geschnitten 20 μ . Hämalaunschnitte. Hypophyse mit Schädelbasis längsgeschnitten.

Parietalauge herausgelöst und längsgeschnitten (normal).

2. Formol-Präparat No. 20 (THIL.). Gehirn isoliert und Epithelien präpariert. Parietalauge und Hypophyse normal und in situ längsgeschnitten.

3. Formol-Präparat No. 21 (THIL.). Gehirn mit Hypophyse in situ längsgeschnitten 25 μ mit Hämalaun überfärbt und in 1 ‰ Salzsäurealkohol differenziert. Gibt deutliche Faserbahnenbilder.

Parietalauge in situ längsgeschnitten, lag unterhalb des Foramens linksseitig.

4. FLEMMING-Präparat No. 16 (THIL.). Gehirn mit Schädeldecke ohne Basis und ohne Hypophysis 25 μ längsgeschnitten.

Kein Parietalauge, pigmentiertes Pinealorgan.

5. FLEMMING-Präparat No. 17 (THIL.). Gehirn mit Schädelbasis. Gehirn isoliert querschnitten 15 μ .

Hypophysis in situ längsgeschnitten 10 μ .

Parietalauge in situ längsgeschnitten 10 μ , normal entwickelt caudalwärts schauend unterhalb der Schädeldecke.

B. Embryonale Stadien.

Pikrinsäurematerial, das bereits entkalkt war:

1. Embryo von ca. 108 mm Länge: Schnauzenspitze—Schwanzende, über den Rücken gemessen; nur vergleichend benutzt.

2. Embryo von ca. 86,7 mm Länge: Schnauzenspitze—Schwanzende. Schnauzenspitze—Occiput 12,0 mm. Kopf median geschnitten 20 μ .

3. Gesamtlänge 71 mm. Schnauzenspitze—Occiput 10,8 mm. Horizontalschnittserie des Kopfs 20 μ .

4. Gesamtlänge 63 mm, Schnauzenspitze—Occiput 7,5 mm. Querschnittserie 15 μ (VAN GIESON-Färbung).

5. Gesamtlänge 59 mm.

Pia und Plexus präpariert.

6. Gesamtlänge 57,7 mm, Schnauzenspitze—Occiput 6,6 mm. Horizontalschnittserie 15 μ .

7. Länge Schnauzenspitze—Schwanzwurzel 19,8 mm.

Länge Schnauzenspitze—Occiput 3,9 mm. Medianschnittserie des ganzen Tiers 10 μ .

8. Schnauzenspitze—Schwanzwurzel 15, ... mm. Schnauzenspitze—Foramen occipitale 4,4 mm. Medianschnittserie des Kopfs 10 μ .

9. Schnauzenspitze—Occiput 4,9 mm.

Horizontalschnittserie des Köpfchens 10 μ .

Daneben standen mir zur Verfügung aus dem von Herrn Dr. SAUERBECK verarbeiteten Material:

Medianschnittserie eines Kopfs von 8,5 mm Länge: Schnauzenspitze—Occiput.

Medianschnittserie eines Kopfs 8,2 mm Länge: Schnauzenspitze—Occiput.

Querschnittserie eines Schädels ohne Unterkiefer von ca. 13,5 mm: Schnauzenspitze—Occiput.

Sämtliche Serien in Paraffin geschnitten, in Hämalaun gefärbt.

C. Vergleichsmaterial.

a) Erwachsene Tiere.

Chamaeleo vulgaris (frisch): Gehirn mit Schädeldecke und Basis in Platinchlorid-Osmiumsäure fixiert, Längsschnittserie 15 μ .

Chamaeleo vulgaris (frisch): Gehirn mit Schädeldecke und Basis in Pikrinsäure fixiert, Querschnittserie 15 μ .

Chamaeleo vulgaris (Alkoholmaterial): Frontaler Schädelteil längsgeschnitten 25 μ .

Chamaeleo vulgaris (Alkoholmaterial): Gehirn in situ präpariert zur Topographie.

Stellio vulgaris (frisch): Gehirnepithelien präpariert.

Stellio vulgaris (frisch): Gehirn in situ präpariert zur Topographie.

Uromastix hardwickii (frisch): Gehirn in situ längsgeschnitten.

Uromastix hardwickii (frisch): Gehirn in situ zur Topographie präpariert.

3 *Lacerta ocellata* (frisch): In situ längs- und quergeschnitten und in situ präpariert zur Topographie.

2 *Lacerta viridis* (frisch): Epithelien präpariert und in situ behufs Topographie.

2 *Testudo graeca* (frisch): 1 Querschnittserie des Gehirns 15 μ in situ präpariert zur Topographie.

2 *Emys europaea* (frisch): Osmiumsäure-Präparat, Gehirn in situ längsgeschnitten, 15 μ , und topographisch verwendet. 1 Hypophyse in Schädelbasis quergeschnitten.

1 Kopf von *Chelone mydas* in Alkohol, topographisch verwendet und Epithelien präpariert.

2 *Agama*, Spiritusmaterial zur Topographie.

1 *Anolis cristatellus* (frisch): Zur Topographie in situ präpariert.

1 *Gecko verticillatus* zur Topographie.

Schlangenköpfe:

Acrochordus javanicus, Querschnittserie 20 μ ,

Homalopsis buccata, Längsschnittserie 20 μ ,

Macropisthodon rhodomelas, topographisch präpariert,

Xenopeltis unicolor,

„ „

Dipsadomorphus dendrophilus,

„ „

Zaocis carinatus,

„ „

Coluber melanurus,

„ „

Naja tripudians,

„ „

b) Embryonales Material.

4 *Calotes*-Embryonen. 2 Köpfe à 98,9 und 67,0 mm Länge: Schnauzenspitze—Schwanzende, längsgeschnitten 20 μ .

2 ganze Tierchen à 47,6 und 39,0 mm Länge: Schnauzenspitze—Schwanzende, längsgeschnitten 20 μ .

Teile der Alkoholpräparate stammen aus der Sammlung von Herrn Prof. Dr. RUDOLF BURCKHARDT. Die Schlangenköpfe sowie die *Calotes*-Embryonen erhielt ich aus dem Material, welches die Herren Dres. FRITZ und PAUL SARASIN von ihrer in den Jahren 1884—86 unternommenen Reise nach Celebes mitgebracht hatten. Der Zoologische Garten, speziell Herr Direktor G. HAGMANN, unterstützte mich mit einer Reihe von frischen erwachsenen Reptilien. Auch Herr G. SCHNEIDER, Zoologe in Basel, überließ mir 2 Präparate aus seiner Sammlung.

Durch so reichliches Material war ich in den Stand gesetzt, die Vergleichung des *Hatteria*-Gehirns mit dem der übrigen Reptilien auf eine ausgedehnte Basis zu stellen und die typischen Merkmale mit größerer Sicherheit abzuleiten. Allen den freundlichen Gebern möchte ich hiermit meinen verbindlichsten Dank aussprechen.

Da die Gehirnliteratur schon mehrmals sogar kritisch bearbeitet worden ist und auch HOWES u. SWINNERTON (118) die für *Hatteria* spezielle Literatur zusammengestellt haben, so sei auf ein Verzeichnis der benutzten Arbeiten am Schluß der Abhandlung verwiesen.

III. Topographie des Hirns von *Hatteria*.

1. Die Beschreibung des erwachsenen Gehirns.

Das Rückenmark senkt sich bei seiner Einmündung ins Foramen occipitale etwas ventralwärts ab. Der Sulcus longitudinalis posterior, welcher als graue Linie zwischen den weißen Hintersträngen sich abhob, macht der vorn innen in Gestalt einer feinen Spitze auftauchenden Rautengrube am Calamus scriptorius Platz. Auch verlieren sich die beiden Streifen lateralwärts. Nur an einem Exemplar bilden sie eine wallartige Begrenzung lateral und caudal zur Rautengrube. Gleichzeitig ändert sich der Querschnitt des Rückenmarks durch Verbreiterung. Vagus und Glossopharyngeus, die nur mit feinen Wurzeln austreten, vermögen keine Veränderung an der Seiten-

wand hervorzurufen. Diese erfährt dagegen eine Abplattung infolge der benachbarten Labyrinth, welche sich der Medulla oblongata so nähern, daß ihre Seitenwand an der vordern Hälfte durch die über sie hängenden Labyrinth schräg dorsalwärts gerichtet ist. Hebt man die Decke des 4. Ventrikels weg, so sieht man nur die medialen Partien der Rautengrube. Die lateralen Gebiete werden durch die Seitenwülste überdeckt. Ganz median verläuft ein frontal sich tiefer eingrabender Sulcus und zu beiden Seiten ein Längswulst, der sich vorn etwas verbreitert. Er wird gebildet durch das dicke hintere Längsbündel, das frei zutage tritt und frontalwärts im Bereich des Acusticofacialis anschwillt. Sämtliche Nervenkerne sind in die Rautengrubenränder gedrängt. Sogar der Hypophysenkern liegt lateral von der Rinne, welche die Seitenwand mit dem Rautenboden bildet. Die Seitenwände hängen zum Teil in den Ventrikel über, namentlich im frontalen Gebiet, wo die absteigende Acusticuswurzel den medialen Rand der Seitenwand verschärft.

Der Durchschnitt des Nervus acusticofacialis erzeugt stärkste Unterbrechung. Seine am meisten dorsal durchtretenden Fasern erreichen beinahe die Rautenlippe, welche vom Calamus scriptorius an als feiner Umschlagsrand bis zu dieser Stelle und vor ihr wieder bis zum Ursprung des Kleinhirns zu erkennen ist. Ein Tuberculum acusticum, wie es bei Eidechsen zu sehen ist oder wie es OSAWA (98) für *Hatteria* beschreibt, konnte ich an keinem Exemplar sehen. Im einzelnen läßt sich über den Acusticofacialis Folgendes sagen: Er stellt eine dorsoventral plattgedrückte Nervenmasse dar, die an ihrem Ursprung leicht eingeschnürt ist. Sie mißt 1,1 mm in der Breite und 0,7 mm in der Höhe. Eine frontale Partie des Nervenkomplexes birgt an der dorsofrontalen Rundung den feinfaserigen Facialis, dessen Querschnitt etwa 0,3 mm mißt. Für weitere mikroskopische Details über die Nervenursprünge verweise ich auf das Kapitel der Faserbahnen.

Unter den seitlichen Wülsten, aus denen das Cerebellum sich vorwölbt, frontal vom Acusticus, von dessen Ursprung höchstens 1,5 mm entfernt entspringt der Trigemini. Seine Abgliederung von der Gehirnmasse ruft ein kleines Tuberculum an der Seitenwand hervor, auf dessen Höhe der Nerv mit 0,9 mm Querschnitt entspringt. Er verjüngt sich aber rasch, wenn er durch die Schädelwand tritt.

Das Cerebellum erscheint als dorsalwärts und median caudalwärts gerichtete Lamelle von ca. 6,1 mm Breite (vgl. Fig. B und Medianschnitt I). Mit seinem dorsalen Rand fällt es in die Ver-

längerungslinie, welche dem dorsalen Rückenmarksrand entlang läuft. Es ist insofern paarig ausgebildet, als in der Medianlinie die Verdickung am geringsten ist (vgl. S. 110). Auch besitzt es in der caudalen Fläche ventral eine äußerst feine mediane Spalte, die tief in die Körnerschicht hineingreift. Bei *Hatteria* ist wie bei *Lacerta vivipara* und *Chamaeleo vulgaris* die Körnerschicht weniger mächtig als die Molekularschicht, abweichend von *Emys*, wo die Körnerschicht das Übergewicht besitzt. Bei *Chamaeleo* ist die Körnerschicht relativ am dünnsten. Doch bildet sie auf halber Höhe einen frontalwärts gerichteten Wulst, der in die Molekularschicht hineinragt.

Die Stellung des Cerebellums, entweder ganz senkrecht zur Gehirnachse oder leicht frontalwärts oder aber leicht caudalwärts neigend, immer mit schwacher caudalwärts gerichteter Konvexität, weicht ab von der über die Lobi optici gedrückten Cerebellarlippe von *Lacerta vivipara*, *Lacerta agilis* und *Chamaeleo vulgaris*, auch von dem caudalwärts gebogenen Epencephalon von *Emys* und *Testudo* sowie *Homalopsis buccata*. Jedenfalls ist die Richtung des Epencephalons, wie sie *Hatteria* eigen ist, sowohl nach embryologischen Befunden als auch nach den Arbeiten von SCHAPER (85) als die generelle zu betrachten.

Der laterale Rand des Kleinhirns biegt halbkreisförmig gegen das vordere Ende der Rautengrube ventralwärts um. Zwischen ihm und dem Mittelhirn breitet sich in der Tiefe ein rechteckiges Feld aus, das an einem Exemplar, wohl durch Streckung, etwas auseinandergezogen war (s. Fig. C). Folgende Einzelheiten ließen sich daran unterscheiden: Frontal fällt die Mitte des Cerebellums in einem terrassenartigen Vorsprung ab. Ihm ist vorgelagert ein bandartiger Wulst, der sich beiderseits caudalwärts bis zum Cerebellum hinzieht, median etwas schmaler, lateral keulenförmig verbreitert. Es sind dies basale über das frontale Ende der Rautengrube sich legende Cerebellumränder. Sie werden gebildet durch die Tractus cerebello-nucleares, lateral unterstützt durch die Fasern aus den Corpora posteriora. Dicht vor diesem Wulst lagert ein fadenförmiges, medial eingeschnürtes und lateral etwas verdicktes Gebilde. Es bildet einen leicht frontalwärts geschweiften Bogen und wird geformt durch die Fasern der Decussatio veli und einen vom Brachium conjunctivum posterior abgegliederten Faserzug. Caudalwärts vom Mittelhirn erstreckt sich in das Feld beiderseits eine flache, schaufelförmige Erhöhung, die Corpora posteriora. Dazwischen entspringt gekreuzt der Trochlearis und zwar so, daß der linke Nerv größtenteils vor dem

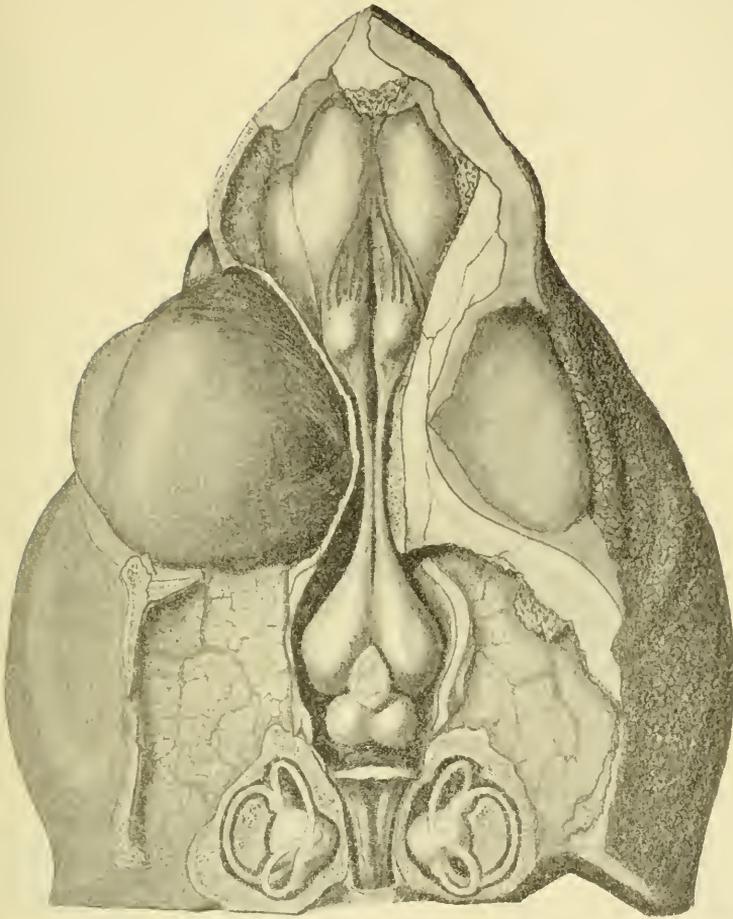


Fig. A.

Situs des Gehirns von *Hatteria punctata*. 2:1.

Rechterseits ist die Haut bis auf die Höhe der Pupille abgetrennt, links vollständig entfernt. Links liegt der ganze Augapfel mit den dorsal sichtbaren Muskeln frei; die Schläfenbrücke ist in der Mitte durchsägt und der Parietalfortsatz des Squamosums weggetrennt. Die Gehörkapseln sind eröffnet und zeigen in ihrem schwarz ausgekleideten Innern die Labyrinth. Der rechte Augapfel ist durch Knochen und Bindegewebe teilweise überdeckt. Frontal ist die Riechkapsel zu sehen.

rechten vorbeizieht und über die Corpora posteriora hinweg seitwärts dem Mittelhirn sich anschmiegt. Um die Basis der Lobi optici und den basalen hintern Drittel des Vorderhirns biegend, verläßt er die Schädelhöhle etwa 2 mm weiter frontalwärts und lateraler als der Oculomotorius. Auch bei *Chamaeleo* ist das Velum medullare anticum so gut differenziert wie bei *Hatteria*, nur nicht so lang ausgestreckt. Bei *Lacerta vivipara* und *Emis europaea* ist die Masse der Decussatio veli und der Tractus nucleares nicht so reinlich abgetrennt, sondern in die übrige Cerebellarmasse versenkt, sodaß der Trochlearis am caudalen Rand des Velums liegt. Bei *Lacerta ocellata*, deren Cerebellum dorsal etwas caudalwärts gebogen ist, macht sich das Feld des Velum medullare in ähnlichen Proportionen geltend wie bei *Hatteria*. Doch die Molekularschicht überzieht die Formation der Decussatio bis hart an die Trochleariskreuzung. Bei *Hatteria* erscheint in der Seitenansicht der zwischen Corpora posteriora und Decussatio veli übrigbleibende, schmale Raum als eine Rinne. Sie verläuft caudalwärts um die Flügel des Cerebellums herum und verliert sich in der Nähe der Rautengrube. Sie trennt das Cerebellum von dem kleinen Tuberculum des Trigemini, das die frontale kolbige Endigung der Clavae (RABL-RÜCKHARD) bildet (s. Fig. B). Der Hirnteil zwischen Epencephalon und Mesencephalon erscheint im Vergleich zur Oblongata dorsoventral abgeplattet, seine Längsachse ist schwach frontodorsalwärts steigend.

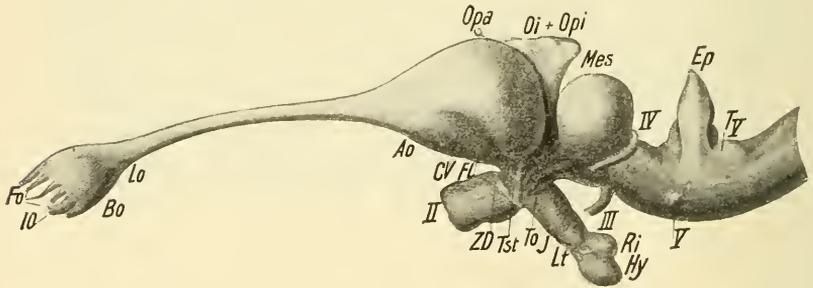


Fig. B.

Laterale Ansicht des Gehirns einer erwachsenen *Hatteria*. 2,5:1.

Fo Fila olfactoria. *Io* laterale Olfactoriuswurzel. *Bo* Bulbus olfactorius. *Lo* Lobus olfactorius anterior. *Ao* Area olfactoria. *bV* basales Vorderhirnbündel, Fovea limbica. *II* Opticus mit Chiasma. *ZD* über das Chiasma vorgewölbter Zwischenhirndivertikel. *Tst* Tractus strio-thalamicus. *To* Tractus opticus. *I* Infundibulum. *Lt* Lobus terminalis hypophyseos. *Hy* Hypophysis. *Ri* Recessus infundibuli. *Opa* Organon parietale. *Oi+Opi* Diencephalon mit darüber gelagertem Organon pineale. *Mes* Mesencephalon. *III* Oculomotorius. *IV* Trochlearis. *V* Trigemini. *TV* Tuberculum trigemini. *Ep* Epencephalon.

Die beiden Mittelhirnkörper sind ziemlich genau kugelrund, so daß ihre Sagittalachse kaum merklich größer ist als die Querachse (s. Fig. A u. B). An einem Exemplar erscheinen die *Lobi optici* mehr ellipsoid mit den Achsenverhältnissen der Ellipse (4,3 mm : 3,5 mm). Die Hauptachsen der Ellipsen divergieren frontalwärts stark, um dem Zwischenhirndach Raum zu geben. Das Zwischenhirndach ist an diesem Exemplar aber verhältnismäßig klein. Die starke Divergenz der *Lobi optici* sowie der Umstand, daß sie direkt auf die Vorderhirnhemisphären stoßen und das rechteckige Feld zwischen Mittelhirn und Kleinhirn durch diese beiden Hirnkörper fast überdeckt wird, lassen eine starke Kompression in frontocaudaler Richtung vermuten. Der Druck muß sowohl in sagittaler als auch in transversaler Richtung eingewirkt haben, denn auf seinem Weg zwischen den beiden Augen war der linke Tractus olfactorius über den rechten geschoben. Der Winkel, den die beiden Richtungen Vorderhirn-Mittelhirn und Mittelhirn-Oblongata bildeten, stimmte in diesem Falle mit demjenigen von *Chamaeleo* überein. Abweichende Größenverhältnisse, die später noch zu berühren sind, waren auch in der Schädelkapsel bemerkbar. Die Formen und Proportionen dieses *Hatteria*-Gehirns stimmen für das Gebiet des Mittel-, Zwischen- und caudalen Vorderhirns mit denjenigen bei *Lacerta viridis* und *ocellata* überein.

Die *Lobi optici* erreichen dorsal nicht mehr die Verlängerungslinie Rückenmark-Cerebellum (vgl. Fig. B). Sie erscheinen etwas in die Tiefe gedrängt, zum Unterschied von den Lacertiliern, bei denen das Mittelhirn das Cerebellum noch überragt. Es hängt dies, wie später noch erörtert werden wird, zusammen mit der Ausstreckung der Oblongatabeuge, der rechtwinkligen Sattelkrümmung mit in den 3. Ventrikel vorgeschobenem Haubengebiet. Auch sind die Mittelhirnkörper bei *Hatteria* verhältnismäßig kleiner als bei *Lacerta*. Die Basis des Mittelhirns beginnt mit dem Austritt des Oculomotorius. Er verläßt das Zentralorgan noch unter der caudalen Hälfte der *Lobi optici* als 0,5—0,6 mm mächtiger Nerv. Er zieht in schwachem Bogen frontalwärts und verläßt die Schädelhöhle auf halber Höhe der Hypophyse.

Der histologische Aufbau der *Lobi optici* ist ähnlich wie bei *Emys europaea*. Indes ist die 5. Schicht BELLONCI's (47), diejenige der konzentrischen Markfasern, etwas mächtiger. Sie ist jedoch nur halb so breit wie die gleiche 7. Schicht nach CAJAL (95) bei *Chamaeleo vulgaris*. Die 3. und 4. Schicht, diejenige der radiär an-

geordneten Nervenzellen, die bei *Chamaeleo* so dünn ausgebildet sind, erreichen bei *Hatteria* eine ebenso starke, sogar etwas dichtere und regelmäßiger angeordnete Ausbildung als bei *Emys*. In die 4. Schicht hinein erstreckt sich der Dachkern weit lateralwärts. Die einstrahlenden Opticusfasern bilden eine zweifache Schicht, die durch ein feines Lager von Netzsubstanz getrennt wird.

Ein großer Teil der Mittelhirnbasis wird durch die gleichmäßig aneinandergelegten Züge der Tractus optici überdeckt. Ihre lateralen Züge vereinigen sich jedoch an keinem Exemplar zu einem leistenartigen Wulst, wie ihn WIEDERSHEIM an einem *Hatteria*-Gehirn abbildet (76).

Unmittelbar frontal vom Zwischenhirn, zum Teil zwischen die beiden Lobi eingekleilt, lagert der Epithalamus mit der Decke des 3. Ventrikels. Letztere besitzt die Gestalt eines mit der Basis nach oben schauenden ovoiden Kegels. Die Oberfläche zeigte faltige und wellige Struktur. Über dem eigentlichen Zirbelpolster, lateral durch feines piales Bindegewebe mit ihm verbunden, lagert das Pinealorgan als dorsoventral abgeplatteter Schlauch. Die Längen- und Breitenverhältnisse der eiförmigen, dorsalen Begrenzungsfläche des Zirbelschlauchs (77) oder des Pinealorgans (141) stimmten nirgends miteinander überein. Die Längsachse war am größten bei einem in FLEMMING'scher Lösung fixierten Exemplar, wo sie beinahe das Doppelte der Breite betrug. Bei dem gestreckten Gehirn, auf welches sich die Abbildungen A, B u. C beziehen, war die Längsachse 1,6mal so groß wie die Querachse (4,3 mm : 2,7 mm). Bei einem Exemplar, das auch in andern Hirngebieten Zeichen einer in der Frontocaudalachse liegenden Druckwirkung verriet, war die Längsachse der Zwischenhirndecke bloß 1,2mal so lang wie die Querachse. Überdeckt vom Pinealorgan, überragt das Zwischenhirndach die Lobi optici um die Hälfte ihrer Höhe (s. Fig. B). Es kommt der dorsalen Kante des Vorderhirns gleich. Sein frontales Ende verlängert sich zungenartig bis zur höchsten Erhebung des Vorderhirns, entläßt dann, ganz in Bindegewebe eingehüllt, den Parietalnerv, der bis dahin in der bindegewebigen Hülle ventral vom Pinealorgan verlief. Nach einem Verlauf von ca. 1 $\frac{1}{2}$ mm endet er im kugligen, leicht becherförmigen Parietalauge, meist innerhalb des Foramen parietale des Schädeldachs. Der Durchmesser des Parietalauges beträgt 0,4 mm.

Die Mittelhirnkörper treffen nicht unmittelbar auf die Hemisphären des Vorderhirns. Von der Dorsalseite her sieht man lateral

in die Tiefe. Krause Falten einer feinen, zarten Piahaut mit reichlichen Gefäßschlingen überdecken den Thalamus von der Seite, lagern auf den Tractus optici und über dem Chiasma, umhüllen auch den Trichter und legen sich zwischen Chiasma und Vorderhirn. Die ganze ventrale Seite der Thalamusseitenwände wird durch die

Fig. C.

6fach vergrößerte Velumpartie
in dorsaler Ansicht.

Mes Mesencephalon. *Ep* Epencephalon.
Rh Rhombencephalon. *IV* Trochlearis.
Cp Corpus posterior. *Dc* Decussatio veli.
Tcn Trachis cerebello-nuclearis. *V* Tri-
geminus. *Cl* Clavae. *Flp* hinteres Längs-
bündel, Fasciculus longitudinalis posterior.

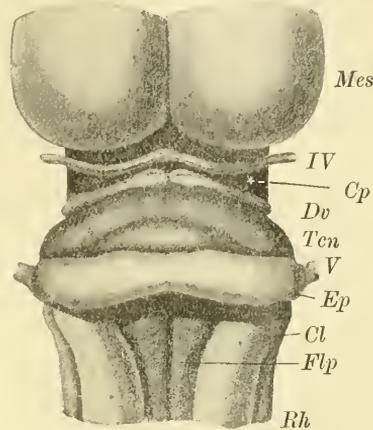


Fig. C.

Tractus optici modelliert. Ihr Verlauf ist frontoventralwärts gerichtet. Sie biegen ventralwärts in das mächtige Chiasma ein. Nach der Kreuzung ist der Verlauf der Opticusfasern etwas weniger ventralwärts gerichtet als innerhalb des Tractus. Die beiden Optici sind seitlich kompreß 3 mm hoch. Sie verlaufen parallel zueinander durch die frontale Schädelwand unter dem mittlern Drittel der Vorderhirnlänge und bilden mit der ventralen Vorderhirnfläche einen Winkel von 45°. Das Chiasmagebiet wird caudal und dorsal durch zwei in der lateralen Ansicht dreieckige Erhebungen überdeckt (s. Fig. C). Es sind dies später noch zu erwähnende epitheliale Ausstülpungen des 3. Ventrikels. Caudal von diesen Aussackungen wird der frontoventrale Thalamusteil durch Vorderhirnbahnen überdeckt, welche teilweise im Chiasma kreuzen.

Der schlanke Trichter besitzt die Form eines seitlich zusammengepreßten Zylinders. Er ist von der Seite gesehen etwa 2 mm breit und mehr als doppelt so lang. Das Infundibulum ist stark caudalwärts gezogen, sodaß es mit der Richtung der Optici mehr als einen rechten Winkel bildet. Durch eine in der untern Hälfte, am fronto-caudalen Wandgebiet des Trichters beginnende Furche, die dorso-

caudalwärts zieht, wird der Eindruck einer doppelten Aussackung hervorgerufen. Dorsofrontal von der Kurve liegen die *Tubera cinerea*. Die ventrocaudale schwächere Wölbung wird durch die *Mamillaria* hervorgebracht. Ventral geht das *Infundibulum* vermittels einer engen Einschnürung in den caudalwärts gerichteten länglichrunden *Recessus infundibuli* über, dessen Oberfläche nervös geblieben ist. Sonst umgibt das in Drüsenschläuche umgewandelte Epithelgewebe den nervösen Hohlraum von allen Seiten. Die caudalen zwei Dritteile des *Recessus infundibuli* sind unter dem *Operculum* der Sattelgrube verborgen. Er ist größtenteils in lockeres Bindegewebe eingehüllt. Nur ventral stößt der aus der *RATHKE'schen* Tasche umgewandelte ovoide Drüsenkörper der Hypophyse dicht an die drüsige Ventralseite des *Recessus infundibularis* und verwächst an einer ca. $1\frac{1}{2}$ qmm großen Fläche mit dem *Recessus*. Der Modus der Verwachsung wird im Kapitel über Trichter und Hypophysis näher beschrieben. Das drüsige Ovoid entsendet auch in Gestalt eines T-förmig aufzweigenden Balkens einen Strang von Drüsenschläuchen, den *Lobus terminalis*, an die anteroventrale Zirkumferenz des Trichters und verwächst mit dessen Außenwand.

Die Gestalt der Vorderhirnhemisphären ist diejenige einer dreiseitigen Pyramide mit abgerundeten Kanten (s. Fig. A). Von oben gesehen scheinen sie eiförmig und weichen frontal etwas auseinander, um dem Durchtritt der Gefäße Raum zu geben. Die Größenverhältnisse sind folgende: Bei einer Länge von 9 mm und einer Breite von $4\frac{2}{3}$ mm übertreffen sie die Mittelhirnkörper um $\frac{1}{3}$ ihrer eignen Breite. Bei *Lacerta* sind die Hemisphären nur wenig breiter als die *Lobi optici* und $2\frac{1}{2}$ mal so lang wie breit. Bei *Hatteria* dagegen ist das Vorderhirn nicht ganz doppelt so lang wie breit.

Die Dorsalfläche ist am meisten sphärisch. Sie fällt caudalwärts halbkuglig ab, zieht in schwächerem, abgestuftem Bogen frontalwärts. Auch der Übergang in die mediale Wand ist abgerundet, nicht kantig wie bei *Lacerta*. Lateral fällt die Dorsalwand in weitem Bogen um $\frac{1}{5}$ der Gesamthöhe der Hemisphären ab, biegt dann rasch in die Seitenwand über, welche flach ventromedianwärts zieht, um dorsalwärts in die mediale Wand umzubiegen. An einem Exemplar zeigt die Dorsalfläche eine deutliche *Fovea longitudinalis*, die kaum infolge einer Schrumpfung der hier gleichmäßig dicken Mantelzone entstanden sein kann. Die mediale Wand ist nur durch eine leicht gebogene Furche, die *Fissura arcuata septi*, welche die dorsomediane Mantelzone von der wulstigen *Fornixleiste* äußerlich trennt, model-

liert. Von vorn und unten treten starke Gefäßstämme heran, welche die medialen Hemisphärenwände reichlich vascularisieren.

Ein scharf akzentuierter Sulcus limbicus zieht als Fortsetzung der caudolateralen Peripherie in einer einfachen Wellenlinie dorsofrontalwärts bis etwa in die Höhe eines Drittels der Seitenfläche. Er scheidet einen gut umschriebenen Polus temporalis vom Olfactoriusgebiet ab. Dieses wiederum ist durch eine schwächere, der limbischen teilweise parallel verlaufende Furchung gezeichnet, welche das basale Vorderhirnbündel frontal begrenzt. Das Olfactoriusgebiet ist äußerlich von Piafalten, die Gefäße bergen, bedeckt. Ähnliche, doch viel intensivere Piawucherungen besitzen auch die großen Lacerten und Varane. Ventromedian sind die Hemisphären vor und über dem Chiasma durch 4—5 senkrecht gestellte, eng aneinander gelegte Längsfalten, welche in gleichgestaltete Falten einer äußern Hülle hineingreifen, befestigt. Die äußere Hülle geht lateral in die Dura über.

Am Polus frontalis ist das Aufhören der Mantelformation durch eine leichte, kaum merkliche Querfurchung angedeutet. Am Polus temporalis verschwindet die Mantelzone plötzlich. Demgemäß ist auch die Furchung, die ventral von der Fovea limbica caudalwärts abbiegt, das Stammganglion umstreicht, dann plötzlich dorsalwärts umbiegt, sehr scharf ausgeprägt. Dorsal verschwindet sie im gut angelegten Polus occipitalis. Im ventrolateralen Bereich der Hemisphäre sind Mantel und Stammganglion verschmolzen.

Sonst ist der Seitenventrikel überall gut erhalten. Er ist weniger weit als bei *Testudo* und *Emys*, enger als bei *Lacerta*, besitzt auch mehr Differenzierungen. Ventral vom Stammganglion greift er lateralwärts und zwischen einem lateralen und medialen Gebiet des Stammlappens wiederum dorsalwärts bis auf $\frac{2}{3}$ der Höhe des Stamms. Auch scheidet eine tiefe Spalte Area olfactoria und Area parolfactoria. Vom Foramen Monroi aus verläuft ebenfalls eine sich erst frontal vertiefende, weitere Spalte zwischen Septum und Olfactoriusgebiet. Das größte Volumen des Ventrikels ist im ventromedianen Bezirk, dann dorsal zwischen zwei Längswülsten des Stammganglions, entsprechend der an einem Exemplar sichtbaren Fovea longitudinalis, die auch auf Querschnitten nachweisbar ist, ohne daß ihr eine Einbiegung des innern Mandelrands entsprechen würde. Caudal und medial ist ein Stück Seitenventrikel nur durch Pia abgeschlossen. Diese Eigentümlichkeit fehlt den *Lacerta*-Arten, ist dagegen ebenso stark bei *Chamaeleo* ausgebildet.

Nach RABL-RÜCKHART (20) ist sie auch bei *Alligator lucius* vorhanden. Bei den Schlangen fand ich sie viel weniger stark am Vorderhirn von *Homalopsis buccata*. Bei den Schildkröten, wo Occipital- und Temporallappen weniger, stark entwickelt sind, infolgedessen weniger caudalwärts reichen, ist das Foramen Monroi am caudalen Ende der Medianwand. An der caudolateralen Seite des Foramens besteht ein kleiner Fleck der Wand nur aus Pia. Dorsal und lateral spitzt sich die Mantelformation gegen jene Stelle zu aus. Sie ist ein kleines Analogon zu den großen pialen Bezirken bei *Chamaeleo* und *Hatteria*.

Merkwürdigerweise ist dieselbe Stelle auch am Säugetiergehirn wiederzufinden. EDINGER (111) beschreibt am Gehirn des Menschen jenseits vom Gyrus hippocampus nach dem Unterhorn hin eine Stelle, an welcher der Ventrikel durch eine dünne, Gefäße führende Membran von der Schädelhöhle abgeschlossen sei. Der Autor faßt jedoch die Membran als Fortsetzung des Plexus chorioideus auf. Bei *Hatteria* und bei *Chamaeleo* ergibt sich aber deutlich die Unabhängigkeit der beiden Gebilde. Wohl tritt ein Ast der Carotis interna vom Chiasma herauf und verzweigt sich zwischen Thalamus und jene Piahaut; allein zu einer Plexusbildung kommt es nirgends. Nur wenige Venenstämmchen sind in der Nähe. Auch mit dem benachbarten Plexus im Ventrikel ist die Piahaut nicht in Zusammenhang. Ihr Epithel ist ganz anders gebaut als die Epithelien der Plexus (vgl. S. 118, 119).

Der Stammlappen ahmt nicht, wie bei andern Reptilien, die Form der Hemisphären nach. Über einen rundlich emporgetriebenen Längswulst legt sich unabhängig von der Konfiguration des Mantels die Rindenformation des Stammganglions in drei Längsfalten. Sie bildet einen laterodorsalen breitem Längsbezirk, an den sich medial ein dünnerer Wulst vermittelt einer flachen Grube anschließt. Ventral von diesem dorsomedialen Wulst liegt ein ventromedialer, wiederum schlanker Längsbezirk. Er grenzt an den dorsalen in einer etwas tiefern Grube. Lateral ist er vom Basalstumpf durch einen tiefen Ventrikeleinschnitt getrennt. Frontalwärts verschmelzen die drei Längswülste in einen einheitlichen Torus, der frei in den ihn auch dorsal und ventral umgebenden Ventrikel hineinragt. Allmählich verjüngt sich der Torus, die ventrale Ventrikelspalte bleibt zurück, und das frontale Ende des Stammganglions verschmilzt mit dem Hemisphärenbezirk. So ist der Ventrikel kurz vor dem Eingang in die Tractus olfactorii nur mehr eine ganz feine Querspalte. Auch gegen das

Foramen Monroi verwischt sich die Gliederung des Stammganglions. Der medioventrale Wulst wird im Bereich der Sehhügel abgeflacht, leicht eingebuchtet. Caudal vom Foramen Monroi greift der Wulst tief ventralwärts in den sackartigen Anhang der Hemisphären, den Lobus temporalis, welcher die frontale Thalamusaußenfläche bedeckt.

Die Rinde des Mantels ist wie bei *Lacerta* entwickelt. Spärliche Tangentialfasern bedecken die frontolateralen Mantelbezirke. Mächtiger als bei *Lacerta* ist die Molekularschicht. Die Pyramidenzellen bilden ein geschlossenes Lager von 4—5 Zellschichten. Marklager und subcorticale Plexusschicht sind zusammen vielerorts dicker als die Molekularschicht. Zum Unterschied von *Lacerta* ist jedoch keine laterale Rindenplatte differenziert. Die dorsale Platte zieht lateralwärts und biegt unter teilweiser Reduktion des Plexus subcorticalis und des Marklagers um die Ventrikelspalte herum wieder dorsalwärts über das Striatum. Die Rinde des Striatums ist bei *Hatteria* in typischer Ausbildung überall gleichmäßig struiert. Bei *Lacerta ocellata* z. B. erfolgt die Fortsetzung der dorsalen Rindenplatte viel ungleichmäßiger. Die den Pyramidenzellen entsprechenden Rindenzellen des Striatums bilden nicht wie bei *Hatteria* eine gleichmäßige Lage, sondern sind in Nestern angeordnet.

Die Hemisphären verjüngen sich dorsal ganz allmählich in die Tractus olfactorii, sodaß der eigentliche Übergangsort nur durch die schwache Furche am frontalen Mantelrand gezeichnet ist. Ventral jedoch sondern sich die Tractus noch innerhalb des Hemisphärengebiets medial ab. Sie sind durch eine Furche von dem lateralen Teil, der frontalen Spitze des Vorderhirns getrennt. Die weißlich durchschimmernden Tractus sind in ihrer ganzen Länge hohl. Sie bergen ihr Lumen zentral. Bei *Lacerta viridis* z. B. verläuft der Ventrikel ventromedial im Tractus olfactorius und gewinnt erst frontal eine zentrale Lage.

Die Tractus olfactorii sind beinahe doppelt so lang wie die Hemisphären und sehr schlank (s. Fig. A u. B). Ihr Querschnitt mißt an den dünnsten Stellen nicht ganz 1 mm. Sie senken sich frontal etwas ventralwärts und verbreitern sich ebenso allmählich zu den Bulbi olfactorii. Caudal von der eigentlichen Bulbusformation sind sie schon 3mal so breit. Das Ventrikellumen erweitert sich zu einer kolbigen Höhle. Es ist dorsal nur von einer zarten Faserschicht bedeckt, die frontal von der Bulbusformation geradlinig abgeschlossen wird, sodaß dorsal eine deltaförmige Vertiefung entsteht. Der Bulbus olfactorius ist kelchförmig und besitzt dieselben Dimen-

sionen wie das kuglige Mittelhirn. Rings an dem Kelchrand strahlen aus der jederseits 2lappigen Riechschleimhaut die zarten, verschieden mächtigen Fila olfactoria. Sie dringen alle ungefähr in derselben Ebene in die Bulbusformation ein. Eine laterale Olfactoriuswurzel, wie bei Säugern besonders dick, trifft etwas weiter caudal in den Bulbus. — Bei *Lacerta vivipara* ist der Lobus olfactorius nicht allseitig von Glomeruli überzogen wie bei *Hatteria*. Die Olfactorii ziehen in verschiedenen Höhen an das frontale Gehirnde, sodaß dasselbe nur wenig verdickt und länger caudalwärts ausgezogen ist. Ganz ventral zieht eine dicke, 5—7spaltige Wurzel teils aus der Riechschleimhaut, teils aus dem JACOBSON'Schen Organ in die Mitte der Länge: Vorderhirnhemisphäre-frontales Ende des Lobus olfactorius.

Heben wir noch einmal kurz die Punkte hervor, in denen sich das *Hatteria*-Gehirn von einem *Lacerta*-Gehirn unterscheidet:

1. Die Oblongatabeuge ist fast ganz ausgestreckt, die Sattelkrümmung in Form eines rechten Winkels erhalten. Doch variiert der Grad der Gehirnbeugen innerhalb der *Lacertilia* in viel bedeutenderem Maße als zwischen *Lacerta* und *Hatteria*. Ich erinnere nur an die Unterschiede zwischen *Lacerta vivipara* und *Lacerta viridis*, welche wohl die beiden Extreme innerhalb der Gattung *Lacerta* darstellen. Weitere große Variationen finden sich zwischen *Varanus*, *Gecko* und zwischen *Chamaeleo*, *Uromastix*, *Stellio*. Am meisten nähern sich *Hatteria* die Beugungsverhältnisse von *Lacerta viridis*. Wichtiger als der Zustand der Oblongatabeuge ist die einfachere, gleichmäßige Ausbildung der Rautengrubenränder bei *Hatteria*.

2. Einen wichtigen Unterschied erblicke ich in der Stellung und der noch paarigen Ausbildung des Kleinhirns. Statt einer mehr oder weniger spitzbogenartig geformten, über die Lobi optici gebogenen Lamelle besitzt *Hatteria* eine noch paarig verdickte, zur Gehirnachse senkrecht stehende Platte ohne Marklager. Diese beiden Merkmale sind Zeichen sehr genereller Natur für das Kleinhirn.

3. Das Velum medullare anticum ist sehr einfach gebaut, ohne sekundäre Überlagerung durch Kleinhirnmasse.

4. Die Lobi optici sind im Verhältnis zur Masse des Vorderhirns kleiner als bei *Lacerta*, ungefähr in denselben Proportionen wie bei *Gecko verticillatus* oder *Anolis cristatellus*.

5. Die Corpora posteriora sind caudalwärts geschoben in den Bereich der Trochleariskreuzung.

6. Schwerwiegender sind die Differenzen im Vorderhirn: Es fehlt die ammonshornartige Einbuchtung der mediodorsalen Rinden-

platte. Die laterale Rindenplatte ist nicht speziell abgegliedert; die dorsale Platte setzt sich vielmehr lateralwärts fort und biegt dann in die Striatumrinde ein. Diese beiden für das Vorderhirn von *Hatteria* spezifischen Eigenschaften gehören wiederum zu den generellen Merkmalen.

7. Die Ausbildung der Striatumrinde wechselt zu stark innerhalb der Lacertilier, als daß man ihre typische Ausbildung bei *Hatteria* als genealogisch wichtiges Merkmal auffassen könnte. Als Unterschiede wachstumsphysiologischer Natur sind zu deuten der piale Abschluß des caudomedialen Seitenventrikels, die große Länge der Tractus olfactorii sowie die verhältnismäßig großen Lobi olfactorii. Letztere Proportionen finden Parallelen in den Verhältnissen bei *Anolis*, *Iguana* und einigen Schlangen.

Im großen und ganzen besitzt somit *Hatteria* ein Lacertilier-Gehirn. Vom allgemeinen Eidechsentypus entfernt sich das Gehirn jedoch in den einfachen Verhältnissen der Oblongata, der paarigen Ausbildung des Kleinhirns, der primitiven Anordnung der Rindenbezirke im Vorderhirn und im Fehlen einer Einkrümmung der medio-caudalen Rindenplatte zum Ammonshorn. Diese 3 Differenzpunkte sind sämtlich Merkmale genereller Natur und rechtfertigen wohl, daß wir das Gehirn der *Hatteria* von dem der Lacertilier abtrennen und daher diesem Organ eine ähnliche Selbständigkeit gewahrt wissen wollen, wie sie sein Träger als einziger Vertreter der Rhyngocephalen gegenüber den übrigen Reptilien behauptet.

2. Schädelinneres und Nervenlöcher.

(Fig. D.)

Über das Schädel skelet von *Hatteria* existieren schon gründliche und eingehende Arbeiten von GÜNTHER (10), SIEBENROCK (75), OSAWA (98), HOWES u. SWINNERTON (118) sowie von SCHAUMSLAND (114). Eine zusammenhängende Schilderung des Schädelinnern hat jedoch noch keiner der Autoren gegeben, obschon gerade für die Beurteilung des Hirns und der Nerven, nicht nur von *Hatteria* selbst, sondern wohl auch von fossilen Formen die Kenntnis dieser Verhältnisse nicht bedeutungslos ist.

Das Cavum cranii gliedert sich in einen caudalen, die Hauptmasse des Gehirns aufnehmenden Hohlraum und in den davor liegenden, frontal keulenförmig erweiterten Kanal für die Lobi olfactorii.

Der Hauptteil der Cranialhöhle bildet, von oben gesehen, ein Fünfeck mit frontaler Spitze und verlängerter sagittaler Hauptachse. Die Basis des Fünfecks wird durch den dorsalwärts gerichteten Wulst des Basioccipitale gebildet. Der caudale Rand dieses Knochens ist in Form einer querliegenden Walze aufgeblasen, deren dorso-ventraler Durchmesser bis zu 3 mm mißt. Frontalwärts fällt die dorsale Knochenfläche steil ab. Die jetzt noch $\frac{3}{10}$ mm dicke Knochenplatte biegt ebenfalls ventral ab, sodaß eine bedeutende Konkavität

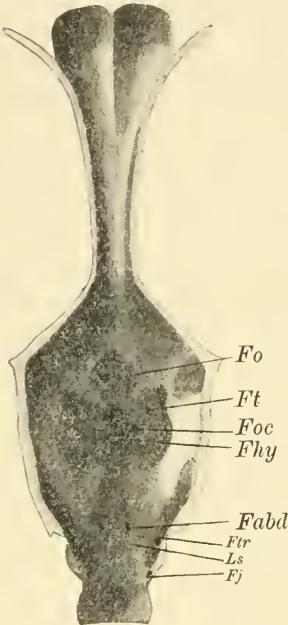


Fig. D.

Fig. D.

Schädelinneres einer erwachsenen *Hatteria*.
2 : 1.

Die grauen Tuschtöne zeigen die silberweiß glänzende Membran an, die entweder sich vom darunter liegenden Knorpel frei abhebt oder die Fenster der Knorpelmasse bekleidet. Längs der lateralen Ränder der mediocaudalen Tuschstreifen zieht sich die Grenze des Basisphenoids.

Fo Foramen optici, *Ft* Foramen trochlearis, *Foc* Foramen oculomotorii, *Fhy* Foramen hypophyseos; das Clavum hypophyseos erstreckt sich um die doppelte Länge des Foramens unter dem Dorsum ephippii caudalwärts. *Fabd* Foramen abducentis. *Ftr* Foramen trigemini. *Ls* Ansatzstelle des vordersten Ligamentum suspensorium. *Fj* Foramen jugulare.

zur Aufnahme der Medulla oblongata entsteht. Der caudale Abfall des aufgetriebenen Occipitale wird durch ein dickes Ligament, das die Lücke zwischen Occiput und Wirbelsäule überbrückt, ausgeglichen. Die bis 2 mm dicke Bindegewebsschwarte greift zwischen Wirbelsäule und Occiput ventralwärts. Sie inseriert als faseriger Bindegewebsknorpel am medialen Teil des ersten Intercentrum und lateral verdickt an den seitlichen Partien. Frontalwärts legt sie sich über die walzenförmige Querverdickung des Basioccipitale, keilt aber rasch aus und inseriert an der vordern Walzenfläche. Die frontale Begrenzung der Konkavität für die Oblongata wird durch das sich emporwölbende Dach der Hypophysengrube gebildet. Der

ganze Boden von der caudalen Bindegewebsbrücke bis zum Dorsum ephippii ist knöchern. Eine minder dicke Bindegewebschicht überdeckt auch das Dorsum in $\frac{2}{10}$ mm Mächtigkeit.

Die seitlichen Wände werden hauptsächlich durch die Gehör-labyrinth modelliert. Ihre ventralen Teile, soweit das Pleuroccipitale (SIEBENROCK, Opisthoticum der Autoren) reicht, sind knöchern, die dorsalen Partien dagegen teilweise knorpelig. Im Pleuroccipitale befinden sich in einer schiefen, von vorn unten nach hinten oben gerichteten Geraden die 3 Hypoglossuslöcher. Die beiden frontalen sitzen im Hintergrund einer längsovalen Nische. Dicht dahinter ist die ebenfalls länglich runde Öffnung für die 3. Wurzel und eine kleinere Arterie, Zweig der Carotis externa. In der Verlängerung der 3 Hypoglossuslöcher liegt auch, dicht caudal vom Occipitale, in der bindegewebigen Wand die Öffnung für die Spinococcipalnerven.

Das Pleuroccipitale endet frontal in einer schief gestellten, vorsprungartigen Kante, die auch SIEBENROCK (75) von *Hatteria* zeichnet. Sie begrenzt das Foramen jugulare von der caudalen Seite. Das Foramen öffnet sich schief nach hinten und gewährt den Nerven des 9., 10. und 11. Paares Durchtritt. Auch ein kleiner Arterienzweig zieht ganz caudal und dorsal im Foramen in die Schädelhöhle. SCHAUINSLAND erwähnt eine Vene, die ich nicht finden konnte. Innerhalb der Jugularöffnung greift eine Bucht frontalwärts zwischen den basilaren und den dorsalen Teil des Labyrinths direkt ventral zum Utriculus. In ihrer lateralen Seite wird sie durch die Nervenfasern zum Sacculus und zur Lagena quer durchschnitten. Sie endet in einer Knorpelnische dicht ventral und caudal vom Foramen für den vordern Acusticuszweig und entspricht an ihrer medialen Wand dem Foramen rotundum. Vgl. auch VERSLUYS (110) bei *Gecko*. Sie kommuniziert auch mit den Knorpelhöhlen des Otosphenoids.

Der Porus acusticus bildet ein längsovales Antrum, das caudal von einem rundlichen Wall begrenzt wird, frontal sich nach unten vertieft, dorsalwärts aber ausläuft. Innerhalb des Porus grenzt sich caudal scharf das Cavum für den Ramus posterior ab. In dessen dorsocaudaler Wölbung liegt in knorpeliger Wandung eine dorsoventral spaltförmige Öffnung für den Ramus ampullae posterioris. Ihn begleitet ins Gehörorgan ein Teil des Venengeflechts, das dem Ramus posterior caudal anliegt. Der übrige Teil des hintern Octavuszweigs zieht mit dem Rest des Venengeflechts etwas weiter lateral caudalwärts, um eine Knorpelpartie herum, an die basilaren Teile des Gehörorgans, welche der oben erwähnten frontalen Bucht

des Foramen jugulare benachbart sind. Die Öffnung für den Teil des Ramus posterior, welcher zu den basalen Teilen des Gehörorgans zieht, enthält an ihrer lateralen Rundung einen caudalwärts gerichteten Vorsprung, der die für den Utriculus bestimmten Fasern des Ramus posterior aufnimmt.

Wenig frontal vom Cavum des hintern Octavuszweigs, doch etwas mehr lateral, liegt dorsalwärts gerichtet, eine feine Öffnung für die vom Ramus anterior abzweigenden Utriculusfasern. Sie ist kreisrund und so eng, daß nur die Nervenfasern, keine Ganglienzellen durchtreten können. Weiter lateral greift die dorso-ventral spaltförmige Öffnung für die zum Teil schon am Eingang gesonderten Facialis- und vordern Acusticusfasern. Im Hintergrund des Lochs liegt in seiner ventralen knöchernen Wandung die kleine Öffnung für den Facialis, in der dorsalen knorpeligen, dagegen eine ziemlich klaffende rundliche Öffnung für die Fasern und Ganglienzellen zur äußern und vordern Ampulle. — Von dieser Beschreibung weichen ab die Befunde von G. RETZIUS, G. OSAWA und F. SIEBENROCK, welche Autoren übereinstimmend nur 2 Nervenöffnungen ins Gehörorgan erwähnen. Nach oben stehender Beobachtung aber besitzen sowohl Ramus anterior als Ramus posterior je 2 Nervenlöcher, in die sich die Fasern wie folgt verteilen: 1. mediocaudal der Ramus ampullae posterioris, 2. lateraler und caudal Ramus lagenae, Ramus basilaris und ein Teil der Utriculusfasern, 3. etwas frontal davon und vom Ramus anterior abzweigend der Rest der Utriculusfasern, 4. der Ramus frontalis ohne den Facialis.

Der Porus acusticus wird dorsal durch die Knorpelwölbung überlagert, welche den Sinus superior und den sagittalen Bogen gang birgt. Unter einem kleinen spitzbogenartigen Vorsprung liegt dorsal und frontal zum Porus die feine Öffnung für den Aquaeductus vestibuli. Sie teilt sich innerhalb der Knorpel in 2 dicht nebeneinanderliegende Kanälchen, die in einer gemeinsamen Bucht ins Vestibulum münden. An der frontomedialen Fläche des Gehörorgans, dicht hinter den seitlichen Teilen des Rautengrubenplexus führt ebenfalls eine ganz feine Öffnung ins Gehörorgan und kommuniziert mit dem perilymphatischen Raum, der namentlich in den frontalen Teilen des knöchernen Gehörorgans weit ausgedehnt ist und sich auch teilweise blasenartig über die Plexus der Rautengrube legt.

Beim ältesten Embryo sind die Kommunikationsöffnungen des Labyrinths mit der Schädelhöhle noch mannigfaltiger. Die Nische

für die zum Ramus posterior gezählten Nervenfasern ist noch nicht speziell abgesondert. Ein allen Acusticofacialisfasern gemeinsames Cavum bildet laterofrontalwärts eine starke Vertiefung für den Ramus anterior. Die beiden Öffnungen für den Ramus posterior acustici sind dieselben wie beim Erwachsenen. Jedoch ist die trennende, knorpelige Wand in ihrer obersten Partie bloß bindegewebiger Natur. Die für den Utriculus bestimmten Fasern des Ramus posterior nimmt ein vollständiger Knorpelkanal im Innern der Labyrinthkapsel auf. Beim Beginn der röhrenartigen Vertiefung für den Ramus anterior sind an der caudodorsalen Umgrenzung 2 feine Öffnungen für Nervenzweige an den frontalen Teil des noch sackartigen Utriculus. Sie münden übereinander in eine große Bucht am innern Knorpelrande. Ihnen entspricht am erwachsenen Schädel nur noch eine Öffnung, No. 3 unserer vorhergehenden Aufzählung. Etwas lateral davon führt ein dritter, mikroskopisch feiner Durchstich wiederum dorsalwärts wenige Nervenfasern an die Ampulla anterior. Diese Öffnung ist am ausgewachsenen Schädel nicht mehr erhalten. Frontolateral davon öffnet sich wie beim Erwachsenen die dorsale Wand weit für die gangliösen Nervenfasern der äußern und vordern Ampulla, während die ventrale Wand eine feine Öffnung für den Facialis aufweist. Der Aquaeductus vestibuli ist beim ältesten Embryo in 2 voneinander unabhängige, äußerst feine Kanälchen gegliedert. Sie münden ins Vestibulum wiederum in eine gemeinsame Bucht. Auch die Kommunikation der perilymphatischen Räume ist durch 2 nadelfeine Öffnungen reguliert. Die eine liegt dorsolateral von der zweiten. Beide öffnen sich nach dem Gehörorgan in eine gemeinsame Bucht, die durch einen ventralen Knorpelvorsprung vergrößert wird. Über die Gehörkapsel führt jederseits von der Medianlinie eine enge Öffnung durch den Supraoccipitalknorpel nach außen. Sie verbindet die perilymphatischen Räume über der Rautengrube mit Lymphräumen außerhalb des Schädels [s. SCHAUINSLAND (114)] und erinnern an den Durchstich, den WIEDERSHEIM bei *Phyllodactylus europaeus* beschreibt.

Frontal von der Gehörkapsel teilen sich in den Aufbau der lateralen Cranialwände des Erwachsenen nur noch Knorpel und Bindegewebe. Zunächst auf das Otosphenoid folgt eine membranöse Fläche, die von außen teilweise durch die Columella verstärkt wird. Die Membran trägt aber in sich schon Stützelemente in Form von Knorpelspangen, die vom frontaler gelegenen Orbitosphenoid ausgehen. Ein Knorpelfortsatz erreicht dorsal beinahe das Gehörorgan,

frontal den Winkel der Cranialwand, welcher das Vorderhirn in seiner größten Mächtigkeit birgt. Gegen die Basis des Gehirns treten die Knorpel Elemente fast ganz zurück, namentlich in der Höhe des Zwischenhirns. Frontal von dem Zwischenhirnboden treten die Knorpelfortsätze zur Medianlinie und bilden den hintern Rand der Opticusöffnungen. Der Orbitosphenoidknorpel ist von SIEBENROCK (75) genau beschrieben worden. Die Knorpel Elemente sind verhältnismäßig groß und locker aneinander gefügt. Sie sind in Zusammenhang mit dem viel derber und dichter gebauten Präsphenoïdknorpel. Seine flügelartig gestalteten dorsocaudalen Fortsätze begrenzen das Opticusfenster frontal. Links und rechts über dem optischen Knorpelfenster sind wiederum zwei große membranöse Stellen. Sie schließen den Hauptraum des Craniums frontalwärts ab und verlängern sich auch in die kanalartige frontale Fortsetzung des Cavums. An den dorsalsten Stellen der Schädelseitenwand ist der ganzen Länge nach Knorpel angelegt. So zieht eine feine Knorpelspange vom Orbitosphenoidknorpel zur flügelartigen dorsalen Kante des Präsphenoïds und rückwärts zu den vordern, obern Fortsätzen des Otosphenoïds. Damit wird ein dorsaler Knorpelreif ausgebildet, der eine solide Ansatzlinie für die dorsal ruhenden Deckknochen bildet und der Schädelform ein bestimmtes Gepräge verleiht.

Der Kanal für die Tractus olfactorii ist größtenteils von einer so derben und dicht struierten bindegewebigen Knorpellamelle gebildet, daß seine Wände kaum zu schneiden sind. Teilweise, namentlich in den untern Partien der Seitenwände treten die Knorpelstellen fast ganz zurück in dem faserigen Bindegewebe. In der frontalen Erweiterung, welche die Bulbi olfactorii aufnimmt, wird das Gewebe wieder lockerer. Sobald die Seitenwände des Bulbusraums beginnen, sich medialwärts zur Vorderwand zu wölben, werden sie ganz dünn und biegsam. Die eigentliche, das Cranium gegen die Nasenhöhle abschließende Vorderwand besteht aus einem knorpeligen Ring, der durchsetzt ist von den Öffnungen der Fila olfactoria. Innerhalb dieses Ringes ist die Wandung teilweise membranös.

Frontal von der Gehörkapsel weitet sich der Schädelinnenraum gewaltig. Die Seitenwände treten zurück. Im ventralen Gebiet der die Incisura otosphenoïdea SIEBENROCK (75) überkleidenden Membran ist das relativ große Foramen trigeminum. Es birgt auch einen Teil des GASSER'schen Ganglions. Am caudalen Rand des Processus alaris des Basisphenoids ist der Knochenhalbkanal für den Ramus ophthalmicus trigemini als deutliche Incisur zu erkennen.

Die Membran ergänzt den Halbkanal zu einem Foramen, das fronto-medial vom Trigeminusloch gelegen ist. Auch beim Embryo sind die Verhältnisse dieselben, bloß ist das Basisphenoid noch knorplig. Vgl. auch SCHAUINSLAND (114 u. 127). Bei HOWES u. SWINNERTON (118) ist weder in den Figuren noch im Text das Foramen für den 1. Trigeminusast erwähnt.

Im eigentlichen Körper des Basisphenoids liegen etwa auf halber Höhe die Löcher für den Abducens, genau an derselben Stelle, wo SIEBENROCK (75) das Foramen für die Carotis interna zeichnet. Ein kleiner Zweig der Externa und feine Venenstämmchen benützen medial vom Abducens verlaufend ebenfalls die Öffnung in die Schädelhöhle. Auch kleine Venen ziehen mit hinein.

Das Foramen hypophyseos ist sagittal längsoval und schmal, wie OSAWA (98) beschreibt. Sein hinterer Rand wird, wie schon erwähnt, durch das sich emporwölbende Dorsum ehippii des Basisphenoids gebildet und ist median knöchern, lateral dagegen knorplig. Auch der frontale Begrenzungsrand ist in der Medianlinie knorplig, lateral davon jedoch membranös. In den zur Fossa hypophyseos sich absenkenden Seitenwänden des Craniums befinden sich ungefähr in der Mitte zwischen vorderm und hinterm Rand die Foramina für das 3. Gehirnnervenpaar. Auf der Höhe des frontalen Rands der Hypophysengrube, etwa 2 mm weiter lateral als die Oculomotoriuslöcher, dringen in demselben großen Knorpelfenster die Trochleares durch die Schädelwand. Auch den beiden Optici ist ein großes Knorpelfenster an der Hypophysengrube sich absenkenden Vorderwand des Craniums gemeinsam.

Unter dem Operculum der Hypophysengrube mündet an der tiefsten Stelle des Türkensattels, nahe der Medianlinie, der S-förmig gekrümmte Kanal der Carotis interna. Er beginnt an der Außenseite des Schädels vermittels eines sich sowohl caudal als frontal öffnenden Halbkanals, bedeutend weiter lateral als an der Innenwand des Craniums. Mit der in Windungen eindringenden Arterie ziehen auch Venen zu dem unter dem Operculum befindlichen Sinus. Weitere Venen dringen von der Seite her zwischen den Musculi pterygoidei interni und dem Parasphenoid in die Hypophysengrube. Sie bilden den Sinus unterhalb der Cornua posteriora des Präspenoids und kommunizieren mit dem Opercularsinus.

An der nasalen Vorderwand des Craniums stehen in einem untern Halkkreis 6—8 Foramina, welche die Fila olfactoria passieren. Die 3 basalsten davon sind erheblich größer als die neben-

stehenden und auch als die in dorsaler Rundung angeordneten Durchtrittsstellen der Fila. Ein besonders großes Foramen am lateroventralen Teil der Vorderwand deutet auf die schwach differenzierte laterale Olfactoriuswurzel hin. Die beiden kranzartig angeordneten Lochreihen sind median durch einen sichelartigen schwachkantigen Einsprung des Präsphenoïds abgesondert.

Dieselbe fasrige Membran, welche die Knorpelfenster überspannt, kleidet die ganze Schädelhöhle aus und ist teilweise mit dem darunter liegenden Knorpel oder Knochen verwachsen. Wo sie frei ist oder frei über dem Knorpel liegt, hebt sie sich von der Umgebung in silberweiß glänzenden Flecken ab. Die Konturen der Flecken sind auf der Figur in grauem Ton wiedergegeben.

Die Bindegewebshaut ist fast überall stark pigmentiert, namentlich an der Schädelbasis. Sehr stark pigmentiert sind auch die caudalen Partien, wo die Membran über Knochen liegt.

Bei der Sutura zwischen Basioccipitale und Basisphenoid liegen links und rechts von der Medianlinie 2 kleine Höcker, über welchen die Membran ganz pigmentfrei ist. Rings um diese Höcker herum jedoch sind die sternförmigen Pigmentzellen strahlig angeordnet. Sie ziehen in dichten Banden lateralwärts ins Gehörorgan, frontalwärts der Schädelbasis entlang, kleiden auch das Foramen lacerum und seine frontale Bucht aus. Caudal von diesen strahligen Zentren ist die Anordnung strichweise links und rechts von der Medianlinie. Über dem Bindegewebskeil zwischen Occiput und Wirbelsäule ist die Membran pigmentfrei. Pigmentarm wird sie auch gegen den dorsalen Rand der Seitenwände, im Canalis olfactorius, im Cavum für den Bulbus olfactorius. Vollständig pigmentfrei ist auch die membranöse Vorderwand innerhalb des Lochkranzes der Fila olfactoria. An der Schädeldecke ist das Pigment am dichtesten über der Rautengrube und oberhalb des Pinealorgans. Spärlich verteilt sind die dendritischen Pigmentzellen über den Olfactorii und über dem Velum medullare anticum. Zwischen dem rollenartig verdickten Caudalrand des Basioccipitale und dem Operculum der Hypophysengrube ist der konkave Schädelboden mit einer lockern Bindegewebsmasse ausgefüllt, da die Biegung der Nachhirnbasis weit geringer ist und die Oblongata sich dem Cranium nicht anschmiegt. Diese Ausfüllmasse besteht aus einer pialen Wucherung und ist auch zwischen Hypophyse und Opticus dicht hinter der Hypophyse sowie über den Plexus des 3. und 4. Ventrikels ausgedehnt. Sie ist mit großen bräunlichen Zellen von kugliger, zylindrischer und polyedri-

scher Gestalt durchsetzt. Diese sind bald ganz hellbraun mit wenigen Pigmentkörnchen versehen, bald dunkel schwärzlich mit Pigment vollgeproft. Vielleicht handelt es sich gar nicht um Zellen, sondern um Ausscheidungsprodukte irgend welcher Zellen. Die pigmentierten Ballen scheinen prismatisch struiert, finden sich auch etwas zerbröckelt oder zerklüftet. Meist jedoch ist ihre Oberfläche vollkommen rundlich.

Ein wohl ausgebildetes System von *Ligamenta suspensoria* vermittelt den schwebend gehaltenen Übergang der Oblongata ins Cervicalmark. Die Ligamenta sind so gestellt, daß sie hauptsächlich die Wirkung des horizontal sich bewegenden Kopfs ausgleichen. So ziehen median am vordern Rand des basioccipitalen Wulsts befestigte Ligamenta caudolateralwärts an die ventrolaterale Peripherie des Halsmarks sowie an die medialen Ränder des Atlasbogens. Von der ventrolateralen Peripherie des Rückenmarkanfangs ausgehend inseriert ein zweites breiteres Ligament lateral vom erstern am hintern Rand der bindegewebigen Ausfüllmasse ventral von der Oblongata. Vom occipitalen Teil der Bindegewebsschwarte zwischen Atlas und Occiput zieht ebenfalls ein breiteres Ligamentum caudalwärts an den ventralen Seitenrand der frontalen Medulla spinalis. Ein fünftes, sehr verdicktes Band zieht vom lateralen Rand der Oblongata aus der Höhe der letzten Hypoglossuswurzeln dem Rückenmark entlang caudalwärts, in 2 verdickten Streifen dorso-caudalwärts an die obern Wirbelbogen und einfach als rundlicher Strang dorsalwärts an den Processus superior posterior des Otosphenoidknorpels. HOWES u. SWINNERTON (118) haben die Ligamenta beim Embryo beschrieben, doch scheinen sie dort noch nicht so zahlreich ausgebildet zu sein. Auch GÜNTHER (10) erwähnt ein Ligament an der erwachsenen *Hatteria*.

Die einzelnen Gehirnteile ordnen sich in das Cranium und seine Elemente folgendermaßen ein: Der Anordnung der basalen Gehirnteile wurde durch die Beschreibung der Nervenlöcher genügend gedacht. Lateral tritt der Seitenflügel des Cerebellums in die Nische zwischen dem knorpeligen Canalis semicircularis superior und der Ampulla anterior, respektive dem Canalis semicircularis sagittalis. Die transversale Incisur zwischen Vorderhirn und Lobi optici trifft auf den vordern Rand der Orbitosphenoidknorpelplatte. — Dorsal überdecken die Nasalia nur 1 mm der frontolateralen Bulbusteile. Jedes Frontale ist in seinem mittlern Sagittalschnitt stark gewölbt, dem gebogenen Tractus olfactorius angepaßt. Der laterale Rand des

Stirnbeins ist flacher gestaltet. Der membranöse Canalis olfactorius wird lateral durch wallartige ventrale Fortsätze begrenzt. Sie entspringen sagittal ungefähr von der Mitte eines jeden Frontale und stülpen sich über die flügelartig gestalteten Ränder des Präsphenoïds herunter. Die caudalen Spitzen der Frontalia, die mediocaudale Partie der Postfrontalia und die frontalen, das Parietalloch umsäumenden Knochenstangen der Parietalia überdecken die Vorderhirnhemisphären. Zwischenhirndecke und Lobi optici helfen die caudalsten Spitzen der Postfrontalia den Parietalia eindecken. Die Processus anteriores superiores des Otophenoïds übervölben das Cerebellum. Über dem frontalen Teil der Rautengrube bildet das Supraoccipitale den dorsalen Abschluß. Der caudale Rautengrubenteil mit der Endblase wird durch ein breites Ligament geschützt.

3. Die Entwicklung der embryonalen Hirnform und der Kopfproportionen.

Während der Embryonalzeit sind infolge der weichern Beschaffenheit Hirn und Kopfform stärker voneinander abhängig als postembryonal. Da die größere Härte der Struktur erst in der spätembryonalen Periode auf die Schädelteile übergeht, in der frühembryonalen jedoch dem Gehirn und den Sinneskapseln zukommt, so ist die Kopfform dieser Stadien durch Form und Ausbildungsgrad des Gehirns und der Sinnesorgane bedingt. Auch muß ein Zeitpunkt eintreten, in welchem die Festigkeitsgrade der Gebilde

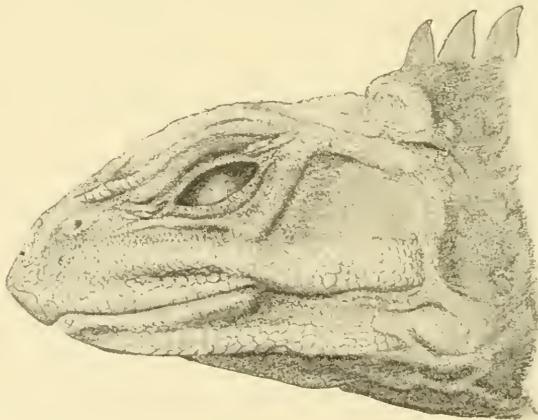


Fig. E.

Kopf einer erwachsenen *Hatteria*. Nat. Gr.

gleich sind und nur die relative Wachstumsgeschwindigkeit der einzelnen Teile die Formänderung beeinflußt. Dieser Faktor ist aber für die einzelnen Gehirnteile zu gewissen Zeiten sehr verschieden, verschieden auch zu der Wachstumsgeschwindigkeit der umgebenden Schädelteile.

Betrachten wir zunächst die Gehirnform des ausgewachsenen Embryo. Sie ist vom Stadium, das SAUERBECK in seiner Abhandlung „Gehirnmißbildung an einer *Hatteria punctata*“ als Vergleichsstadium zugrunde legt, nicht wesentlich verschieden.

Die Gehirnmasse beträgt etwa 25–28% der Kopfmasse, während sie beim Erwachsenen höchstens 8% betrug. Die Längsachse des Gehirns ist, bezogen auf die gleiche Höhe, etwa halb so groß wie am Erwachsenen, beträgt ja das Verhältnis der Höhe des Kopfs zu seiner Länge 40%, während es beim ausgewachsenen Schädel bloß 23% erreichte.

Wie auch der Medianschnitt Nr. II zeigt, senkt sich die Oblongata sofort nach ihrem Eintritt in den Schädelraum tief ventralwärts ein, sodaß ihre caudale Hälfte die Kurve eines Viertelkreises beschreibt. Der frontale Teil der Nachhirnbasis ist als geradliniger Schenkel stärker eingebogen, als daß er die caudale Partie zu einem Halbkreis ergänzen könnte. Im Gegensatz zur Oberfläche der ausgewachsenen Oblongata, wo kein Tuberculum acustico-faciale beschrieben wurde, modellieren beide Acusticuskerne und der Trigeminihauptkern in flachen, ventralwärts auslaufenden Hügeln die Seitenwände. Vergleiche auch SAUERBECK (140). Auch der frontal sich verlierende Sulcus ventralis, der der ausgewachsenen Oblongata fehlt, ist in die Nachhirnbasis des Embryo eingegraben.

In die Konkavität der Oblongata eingelagert ist das Cerebellum und die Rautendecke mit ihren paarigen Plexusstämmen. Sie ist durch eine querverlaufende Furche eingeschnürt. Das Epencephalon überragt das frontale Oblongataende um die Höhe der Konkavität. Es ist eine viel dünnere, dorsal scharf zugespitzte Lamelle. Auch sind namentlich die lateralen Ränder dünner und caudalwärts eingebogen, während die Medianpartien den Lobi optici zugebogen sind. Die laterale Ansicht der Kleinhirnlamelle beträgt nicht einmal die Hälfte der Fläche an der erwachsenen Form, bezogen auf den gleichen Rückenmarksquerschnitt. Die Molekularschicht ist noch sehr schwach entwickelt. Sie schließt frontalwärts mit einer dünnen Schicht stark gefärbter Zellkörper ab, der superficiellen Körnerschicht von SCHAPER (74), die beim Erwachsenen vollständig verschwunden

ist. Der Ventrikel der Rautengrube besitzt noch laterale Erweiterungen unter dem Cerebellum, die beim ausgewachsenen Gehirn auf ein Minimum reduziert sind.

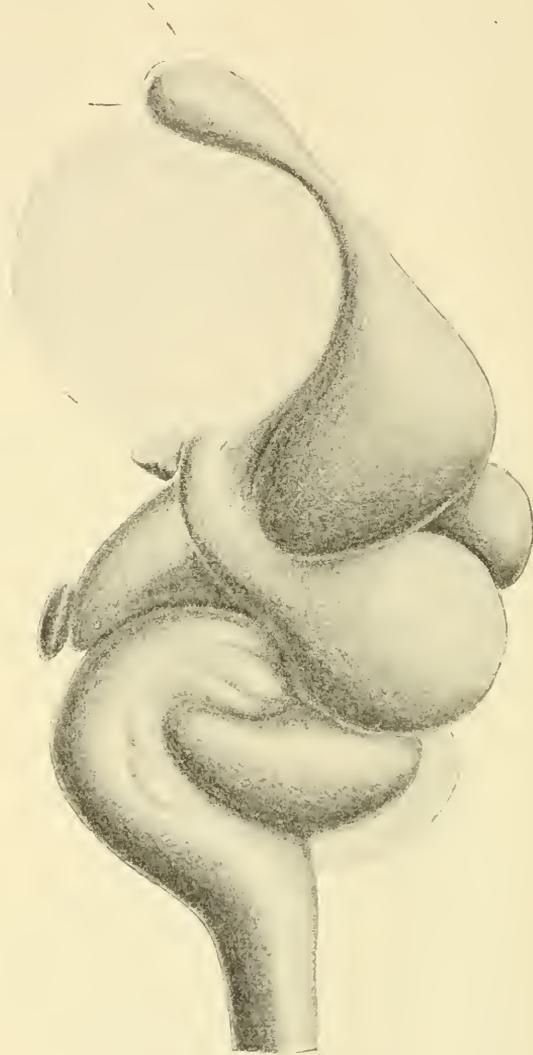


Fig. F.

Seitenansicht des Gehirns im Stadium des Medianschnitts II.
nach Modell von E. SAUERBECK: Gehirnbildung.

Die punktierten Linien geben die Lage der 3 Sinnesorgane an. Das Kleinhirn ist teils durch Mittelhirn, teils durch Rautendecke verdeckt. An der Seitenwand der Oblongata sind die Trigemini- und Acusticuskerne als flache Hügel sichtbar. 16:1.

Die frontale Höhe der Nachhirnbasis krönen die paarigen Lobi optici. Sie überragen das Epencephalon um $\frac{1}{3}$ seiner Höhe, während sie im erwachsenen Zustand ihm gleichkommen. Ihr dorsaler Rand steht in einer Linie mit den Vorderhirnhemisphären. Die Form der Lobi optici gleicht der ausgewachsenen, nur sind sie im Embryonalstadium viel größer. Ihre laterale Ansicht ist $2\frac{1}{2}$ mal so groß wie der größte Sagittalschnitt am erwachsenen Gehirn, berechnet auf den Rückenmarksquerschnitt der embryonalen Form (vgl. Fig. B u. F). Der histologische Aufbau stimmt bereits mit demjenigen des Erwachsenen überein; nur ist die konzentrische Schicht (BELLONCI) noch relativ dünner. Der Opticus ist vielmehr von der Thalamusfläche gesondert als am erwachsenen Gehirn. Gleich 2 Schnüren legt er sich an den Seitenflächen an und zieht frontalwärts in das ebenfalls stark vorstehende Chiasma. Opticus und Chiasma erinnern in ihrer Form und Stellung sehr an die Gebilde beim ausgewachsenen *Chamaeleo vulgaris*. Auch dort ist das Chiasma stark vorspringend, der Opticus als flach gedrücktes Bändchen etwas modifiziert.

Die relative Größe des Zwischenhirns ist ziemlich gleichmäßig. Sein größter Sagittalschnitt ist höchstens $1\frac{1}{5}$ mal so groß wie die Fläche eines ausgewachsenen Zwischenhirns mit gleichem Rückenmarksquerschnitt. Lateral tritt das Zwischenhirn unter der Masse der Lobi optici ganz zurück. Nur der ventrale Teil, das Unterhirn, ist sichtbar und noch kleiner, da der Recessus infundibularis noch nicht vollständig entwickelt ist. Doch ist die Zwischenhirnbasis am erwachsenen Gehirn auch nicht gleichmäßig ausgebildet, oft stark ventrocaudalwärts ausgezogen, wie Abbildung F zeigt, oft dagegen kürzer, der Recessus infundibularis teilweise in den Trichter hineingeschoben und daher dessen Form dem ältesten Embryonalstadium ähnlicher. Beim Embryo ist auch der Trichter caudalwärts gebogen, der frontalen Nachhirnbasis angelegt, was am erwachsenen Gehirn nicht mehr möglich ist. Erstaunlich ist der Größenunterschied der Hypophyse. Ihre laterale Ansicht beträgt etwa $\frac{1}{4}$ der Ansicht des erwachsenen Organs bei gleichem Rückenmarksquerschnitt. Demnach wächst die Hypophyse postembryonal sehr stark.

Die Zwischenhirndecke ist etwas kleiner als am erwachsenen Gehirn. Ihre frontale Partie legt sich weniger stark über die Hemisphären. Doch ist, wie später zu erwähnen ist, Form und Ausbildung beim Erwachsenen auch sehr variabel. Das Parietalauge liegt den Hemisphären auf in der Höhe ihrer stärksten Erhebung

und ist etwa 6mal so groß wie am erwachsenen Gehirn desselben Rückenmarksquerschnitts.

Die Hemisphäre des Vorderhirns ist anders gestellt und anders geformt als beim Erwachsenen. Der Polus occipitalis ist noch nicht differenziert, sodaß die Längsachse der Hemisphäre relativ kürzer ist. Zudem scheint sie geknickt zu sein; der Polus frontalis liegt weiter dorsal als der Polus temporalis. Die laterale Ansicht der Vorderhirnhemisphäre beträgt nur etwas mehr als die Hälfte der ausgewachsenen Hemisphäre bei gleichem Rückenmarksquerschnitt. Die limbische Furche ist bereits angedeutet, doch sind Polus temporalis und Lobus postolfactorius noch schwächer entwickelt. Die Rinde besteht erst aus Molekularschicht, Pyramidenschicht und Marklager, welches durch das Ventrikelepitel ausgebildet wird. Wo die Rinde ans Stammganglion stößt, keilt auch das Marklager aus, wird verschwindend dünn und bleibt bei der Umbiegung in die Striatumrinde zurück. Die medialen und basalen Teile des Striatums sind wenig differenziert. Die rindenartige Formation überzieht das Stammganglion bloß dorsolateral. Medial ist sie noch nicht entwickelt.

Der Tractus olfactorius besitzt kaum den 4. Teil der Länge am ausgewachsenen Tier. Seine Länge ist überhaupt schwer bestimmbar, da die Übergangsstellen in Hemisphären und Lobi olfactorii noch nicht scharf gezeichnet sind. Die Größe des Lobus olfactorius beträgt ebenfalls bloß die Hälfte der sagittalen Ausdehnung am ausgewachsenen Gehirn. Lobus olfactorius und Vorderhirn vergrößern sich infolgedessen im postembryonalen Leben in gleichen Verhältnissen. Ihre Massenzunahme ist mit derjenigen des Cerebellums während dieser Periode die größte. Zwischenhirn und Oblongata vergrößern sich gleichmäßig etwas stärker als das Rückenmark; das Mittelhirn entwickelt sich nur noch sehr schwach. Wohl relativ die kleinste Massenzunahme erfährt das Parietalorgan.

Betrachten wir zur eben beschriebenen Gehirnform die Proportionen am Kopf. Auch hier sind die dorsoventralen Ausdehnungen in bezug auf die frontocaudalen Längen viel bedeutender als am erwachsenen Schädel. So ist die Schnauze viel stumpfer, sowohl in dorsaler als in lateraler Ansicht. Die Nasenlöcher liegen relativ höher über der Mundspalte und sind weiter voneinander entfernt. Relativ größere Distanzen bestehen auch zwischen den Corneae der Augen. Die Augenkapseln selbst sind prominenter und verhältnismäßig viel größer. Ihre senkrechten Abstände von der Mundspalte

sind bedeutender. Die überwölbenden Augenspalten sind, trotzdem sie noch lange nicht vollkommen differenziert sind, doch relativ größer. Ebenso ist das Parietalauge, dessen Lage auf dem Scheitelpunkt des Kopfs die relativen Veränderungen am augenscheinlichsten beweisen kann, viel weiter von der Mundspalte entfernt. Höher liegt natürlich auch der caudal vom Parietalauge beginnende Kamm. Trotz der stumpfen Schnauze, trotzdem der relative Abstand Schnauzenspitze—Nasenöffnung kleiner geworden ist, hat doch die relative Entfernung zwischen Schnauzenspitze und Augenöffnung zugenommen. Trotz der längern Schnauze am erwachsenen Schädel sind also doch die Augen am ausgewachsenen Tier verhältnismäßig näher bei der Schnauzenspitze als während des Embryonallebens.

Zur Feststellung und Vergleichung der wichtigsten Größenunterschiede diene nachfolgende Tabelle. Neben die Maße eines ausgewachsenen Stadiums sind vergleichend 3 Embryonalstadien gestellt, deren Gehirnkongfiguration fast vollkommen übereinstimmt. Ihre Größenunterschiede sind ziemlich gleichmäßig abgestuft. Das kleinste Exemplar bereits aus dem Stadium S von DENDY würde ungefähr dem Rekonstruktionsexemplar der normalen *Hatteria* in SAUERBECK'S (140) Gehirnmißbildung entsprechen. Das mittlere Stadium entspricht der Medianschnittfigur No. II. Der größte Embryo ist in der Untersuchung nicht weiter verwendet worden. — Die Maße sind in Prozenten, bezogen auf die Gesamtlängen des Tiers, ausgedrückt.

	Erwachs. Tier	ANS DENDY'S SKALA:			Stadium R (DENDY) zu Median- schnitt III
		T	S	S	
		zu Medianschnitt II			
	1.	2.	3.		
Schnauzenspitze—Schwanzende	473 mm	108 mm	86,7 mm	71,0 mm	57,7 mm
Schnauzenspitze—Foramen occipitale	12,0%	12,3%	13,9%	15,2%	11,9%
Schnauzenspitze—Mundwinkel	10,6	10,7	10,4	10,8	9,4
Schnauzenspitze—Nasenöffnung	2,4	2,2	3,9	3,9	2,9
Schnauzenspitze—Augenöffnung	5,1	5,5	6,9	7,2	5,9
Länge der Augenöffnung	2,3	2,5	2,9	3,4	3,8
Schnauzenspitze—Foramen parietale	8,7	10,4	11,8	14,1	14,6
Schnauzenspitze—Beginn Kamm	9,5	11,4	12,9	14,5	15,1
Abstand der Nasenlöcher	2,6	4,0	4,3	4,4	4,3
Abstand der Augenfalten	5,7	8,7	8,9	9,3	7,6
Abstand der Corneae	4,4	8,0	8,3	9,9	11,8
Höhe der Mundspalte⊥Nasenöffnung	2,0	2,7	2,8	3,1	2,5
Höhe Mundspalte⊥Augenöffnung	2,5	3,3	3,7	4,2	3,3

Gesondert zu betrachten sind die Differenzen zwischen dem Erwachsenen und den Embryonalstadien und zwischen den einzelnen Embryonalstadien.

Am Embryo ist natürlich schon der Kopf als Ganzes betrachtet relativ größer als am ausgewachsenen Tier. Ein verhältnismäßig kleiner Unterschied herrscht zwischen den prozentualen Verhältnissen der reinen Längenmaße des Kopfs. Größer ist die Zunahme der Verhältniszahlen der dorsoventralen Abstände. Bei der Kombination von dorsoventralen und frontocaudalen Maßen, wie z. B. zwischen Schnauzenspitze und Foramen parietale, kommt auch die bedeutendere Wölbung zwischen den Kopfstellen in Betracht. Sie findet ihren Ausdruck in der relativ viel stärkern Zunahme dieser Verhältniszahlen. Am auffallendsten sind die Unterschiede bei den Quermaßen des Kopfs, bei der Entfernung der Nasenlöcher und der Augenfalten, wo die Verhältnisse von 2,6% auf 4,0%, von 5,7% auf 8,4% steigen, oder beim Abstand der beiden Corneae, deren relative Entfernung von 4,4% auf 8,0% steigt. — Die nasoethmoidale Schädelpartie wächst erst im postembryonalen Leben aus. Die Masse der Augen spielt eine dominierendere Rolle im embryonalen Schädel.

Vergleichen wir die Verhältniszahlen der 3 Embryonalstadien miteinander.

Vom größern zum kleinern Stadium nehmen die relativen Maße gradatim zu. Die relative Größe des Kopfs wächst immer noch stark; doch ist die Zunahme weniger bedeutend vom mittlern zum kleinern Stadium. Diese Tatsache weist auf eine Konstanz hin, auf eine Übereinstimmung in der Zunahme der Kopfgröße und der Größe des gesamten Tiers, welche während einer frühern Periode stattgefunden haben muß. Relativ konstant ist die Länge der Mundspalte. Da sie im jüngern Stadium trotz der Zunahme der Kopfgröße verhältnismäßig kürzer ist, so muß die caudale Schädelpartie relativ länger sein, die otische Region aber am Aufbau des Kopfs relativ mehr Gewicht besitzen.

Die Wölbung des Schädels nimmt immer mehr zu, wie die Verhältniszahlen der Strecken Schnauzenspitze—Parietalange, Schnauzenspitze—Kopfkamm, Mundspalte—Augenöffnung beweisen. Gleichzeitig beginnt ein Zuspitzen der Schnauze sich vorzubereiten. Denn zum Unterschied von der postembryonalen Periode nimmt die Strecke Schnauzenspitze—Nasenlöcher stark zu, während der relative Abstand der Nasenlöcher namentlich vom mittlern zum kleinern Stadium wenig wächst. Die stets vollkommeneren Wölbung des Schädels gegen

das jüngere Stadium zu sowie das Ausspitzen der Schnauze wird unterstützt durch ein ventrales scheinbares Abbiegen des nasoethmoidalen Schädelteils. Dies zeigt sich in folgenden Maßänderungen. Die Höhe Mundspalte—Nasenlöcher wächst trotz dem Zuspitzen der Schnauze: die Zunahme der Strecke Schnauzenspitze—Augenöffnung dagegen verringert sich vom mittlern zum kleinern Stadium. Denn statt einer nunmehr entstandenen Kurve wird eine ihrer Sehnen gemessen. Eigentlich entspricht dem Abbiegen ein zuerst ventralwärts stattfindendes Auswachsen des nasalen Schädelteils und darauf folgendes Aufhissen verbunden mit dorsalwärts gerichteter Ausbildung der ganzen nasoethmoidalen Schädelpartie. Dies ergibt sich sofort aus einer in umgekehrter Richtung vom jüngern zum ältern Stadium fortschreitenden Betrachtungsweise. Auch HOWES u. SWINERTOX (118) haben in ihrer Arbeit über die Skeletteile der *Hatteria* dieselbe Beobachtung gemacht. Dieser Bruch in der Längsachse des Kopfs und somit auch des Gehirns beeinflußt hauptsächlich das Unterhirn und seine Beziehung zum Hirnanhang. Er wird auch im Kapitel über diesen Gehirnteil weiter erwähnt werden. Die Verhältniszahlen, welche mit dem Auge in Beziehung stehen, bedeuten, daß die Masse der Augenkapseln immerfort dominierender wird. Die Augenfalten sind kaum differenziert und doch schon relativ größer als im spätembryonalen Stadium. Besonders auffallend ist der relative Abstand der Corneae.

Betrachten wir wieder die Konfiguration von Gehirn und Kopf zum Medianschnitt III. Zwischen diesem Stadium und dem eben geschilderten stehen Stadien stärkerer relativer Achsenverkürzung ($55\frac{0}{100}$ Höhe—Länge des Kopfs) mit relativ noch größerm Kopf, noch kleinerer Zwischenhirndecke und noch schärferer Betonung der ventralen Schnauzenteile. Ihnen muß vorausgehen ein kurzer Zeitraum, während welchem Kopf- und Rumpfteile sich ungefähr gleich rasch entwickeln, die innere Veränderung der Proportionen aber sehr stark sein muß, denn die Unterschiede zwischen diesem Stadium und dem nun zu beschreibenden sind verhältnismäßig groß und entgegengesetzter Art. Nach DENDY würde diese Periode in die Zeit der Überwinterung des Embryos fallen. Starke Tensionen scheinen infolge der proportionalen Rumpfergößerung einzuwirken.

Wie schon die Medianschnittfigur III zeigt, modelliert das Gehirn in dieser Periode noch vollständig die Kopfoberfläche und hat zugleich in den einzelnen Formen bereits seine vollständige Ent-

wicklung erlangt. Die Gehirnproportionen stehen mit Ausnahme des basalen Zwischenhirns viel näher den ausgewachsenen Formverhältnissen als das ältere soeben beschriebene Embryonalstadium. Eigentümlich ist der Verlauf der frontalen Oblongatahälfte. In Zusammenhang mit der stark lateralwärts hinaus und über die Gehirnbasis etwas hinunterhängenden Lobi optici und der begonnenen Entwicklung des Epencephalons biegt das frontale Oblongataende leicht ventralwärts ab. Die Hügel der vordern Acusticus- und Trigeminikerne sind als stark hervortretende Buckel aus der dorsalen Seitenfläche der Oblongata gehoben. Der hintere Acustiscuskern bedingt eine flachere Emergenz. Im Bereich der Labyrinth erhebt sich ebenfalls an der dorsalen Seitenwand ein kleiner, flacher, länglicher Wulst, kaum sichtbar über die Fläche empor und ist nach den Schnitten ein Glossopharyngusvagus-Wulst. Der Sulcus ventralis ist wieder sehr schwach ausgebildet. Die Rautendecke ist etwas länger als am ältern Embryo, die Querfurche verläuft ventrocaudalwärts aus, in engem Zusammenhang mit dem Venengeflecht des Ramus posterior acustici. Laterale Hörner des 4. Ventrikels untergraben auch in diesem Stadium die Seitenteile des Cerebellums, greifen caudalwärts über den frontalen Acusticushügel hinweg, zwischen Nervenmasse und einem dünnen, einer Rautenlippe ähnlichen Markblatt hindurch.

Das Epencephalon selbst ist verhältnismäßig gut ausgebildet. Die Lateralgebilde greifen schon weit caudalwärts. Die lateralen Ränder sind ventral zuerst in 2 Falten gelegt in eine mehr medial liegende, frontalwärts gebogene, dickwandige und eine laterocaudalwärts gebogene. Median von den Falten ist die Cerebellarlippe um das Doppelte verdickt, um dorsalwärts in eine wiederum caudale, median und dorsal von den erstern gelegene Falte überzugehen. Dorsal läuft die Falte wieder aus und macht einer abermaligen Verdickung Platz, die zwischen den knorpligen Canalis semicircularis frontalis und Sinus superior lagert. In den verdickten Stellen ist bereits Molekularschicht entwickelt, die Falten bestehen nur aus caudaler Körnerschicht und frontaler transitorischer, superficieller Körnerschicht, welche die Falten auch lateral umgibt. Außer in den verdickten Stellen ist die Molekularschicht bloß in den ventralen, der Medianlinie benachbarten Gebieten als ganz feine Schicht angelegt. Die Verdickung des Epencephalons ergreift folglich auch zuerst die ventralen Gebiete und schreitet dorsalwärts fort. In lateraler Ansicht ist das Cerebellum in diesem Stadium schon bei-

nahe doppelt so groß wie in dem nachfolgenden bereits beschriebenen Embryonalstadium von gleichem Rückenmarksquerschnitt. Es entwickelt sich folglich zwischen dem Stadium vom Medianschnitt III und demjenigen der II. Medianschnittfigur verhältnismäßig sehr wenig.

Die Lobi optici erscheinen als große aufgeblasene Kugeln mit gegen das ältere Stadium verlängerter frontocaudaler Achse. Sie überragen dennoch das Epencephalon bereits um $\frac{1}{2}$ seiner Länge. Ihre laterale Ansicht ist auch schon um $\frac{1}{3}$ größer als im ältern Embryonalstadium, auf den gleichen Rückenmarksquerschnitt berechnet. Die Netzsubstanzschicht und die innere Molekularschicht sind kaum entwickelt. Ein weites kantiges Lumen ist der Ausdruck einer frühern mehrteiligen Mittelhirnhöhle. In der laterocaudalen Ventrikeldecke jedes Lobus ragt als hügelige Erhöhung der Wand das Corpus posterior ins Lumen.

Schon im Bereich des Mittelhirns erhebt sich der Opticus als dicker, bandartiger Wulst über die Gehirnoberfläche. Gleich dem 2. Hirnnerven bei *Chamaeleo* überzieht er in geschlossenem Zug die Thalamusoberfläche und bildet ein stark vorstehendes Chiasma.

Sehr stark weicht die Größe des Zwischenhirns ab. Seine laterale Ansicht ist, auf den gleichen Querschnitt berechnet, doppelt so groß wie im schon beschriebenen ältern Embryonalstadium. Der Hauptunterschied fällt auf die Decke des 3. Ventrikels. Sie allein besitzt die 3fache Seitenfläche des gleichen Organs im ältern Stadium. Dennoch werden die mittlern caudalen Teile des Thalamus wiederum durch die Lobi optici bedeckt. Die Vorderhirnhemisphären überlagern nur die frontoventralen Thalamusgebiete. Der Epithalamus jedoch liegt (auch von der Seite gesehen) frei zutage. Das Parietalorgan ist relativ doppelt so groß wie im spätern Embryonalstadium, wächst folglich im spätern Embryonalleben nur sehr wenig. Es liegt noch auf der hintern Hälfte des Zirbelpolsters, direkt vor dem Pinealorgan. Erst durch das schon erwähnte Aufhissen des sphenethmoidalen Schädelteils kommen die beiden Epiphysengebilde ins Bereich des Vorderhirns. Diese Zusammenhänge sollen im Kapitel über die Decke des 3. Ventrikels noch weiter erörtert werden. Der Hypothalamus ist noch wenig entwickelt. Nur die Tuberausackung ist in kleinem Format differenziert. Der mamillare Teil und Recessus infundibularis sind erst in der Anlage, wie im Kapitel über den Trichter und Hypophysis noch speziell erwähnt wird. Die Hypophyse ist, in der lateralen Ansicht relativ berechnet, $2\frac{1}{2}$ mal kleiner als im ältern Embryonalstadium, absolut berechnet, gerade

gleichgroß. Sie verändert sich folglich im spätembryonalen Leben bezüglich ihrer Größe gar nicht. Eigentlich ist die laterale Ansicht im ältern Stadium etwas kleiner als im jüngern, weil die ehemalige RATKE'sche Tasche, sobald sie in Beziehung zum Unterhirn tritt, sich abflacht und von oben gesehen verbreitert. Im jüngern Stadium ist sie aber noch ganz selbständig, wie später noch beschrieben werden soll.

Die Vorderhirnhemisphäre ist verhältnismäßig gleichgroß wie am ältern Embryo, auch ungefähr in denselben Formen. Ihre laterale Ansicht vergrößert sich demgemäß in der spätembryonalen Zeit proportional mit dem Rückenmarksquerschnitt. Die Ventrikel sind noch weit, namentlich im occipitalen und frontalen Hemisphärengebiet. Erst die mediale und mediodorsale Rindenplatte ist entwickelt. Frontal ist das Seitenhorn des Ventrikels noch gar nicht vorhanden, das Striatum noch nicht abgegliedert und von der Rindenschicht erst Pyramidenschicht und Molekularschicht in ihrer Anlage differenziert. Der Polus occipitalis ist noch nicht angelegt. Der Tractus olfactorius ist nicht viel länger als der Bulbus mit einer weiten Höhlung versehen. Die Anschwellung des Bulbus ist kaum merklich. Alle Schichten, die OSAWA beschreibt, sind, wenn auch ganz dünn, ausgebildet; nur die Glomeruli sind noch nicht entwickelt. Der Bulbus ist etwa um $\frac{1}{4}$ kleiner als an der spätembryonalen Form von gleichem Rückenmarksquerschnitt.

Als Facit ergibt sich aus der Vergleichung der 2 embryonalen Gehirnformen: Auf das Medianschnittstadium III folgt eine Periode, in welcher das Vorderhirn zwar sich proportional mit dem Rückenmark vergrößert, der Lobus olfactorius jedoch stärker zunimmt und der Tractus sich sehr in die Länge dehnt. Wenig Umgestaltung, relative Verkleinerung erfährt das Zwischenhirn mit seinen Gebilden. Wenig vergrößert sich auch das Cerebellum. Das Mittelhirn erhält ebenfalls geringen Massenzuwachs, doch mindestens relativ doppelt so großen wie in der postembryonalen Zeit.

Dem Medianschnittstadium III muß vorausgehen eine Periode stärkster Entwicklung des Zwischenhirns und seiner Adnexa. Ebenfalls stark nehmen während dieser Zeit zu: das Cerebellum und mit ihm in Zusammenhang die Oblongata, namentlich ihre frontale Hälfte. Stärker noch als in der dem Stadium III folgenden Periode muß die Massenzunahme des Mittelhirns sein. Verhältnismäßig wenig dagegen nimmt, wie die Betrachtung später zeigen wird, das Vorderhirn an Masse zu, noch weniger der Lobus olfactorius, entsprechend

der starken Zunahme in dem darauf folgenden Stadium. Der Tractus dagegen wird relativ mehr gestreckt.

Betrachten wir zu den eben beschriebenen Gehirnproportionen des Medianschnittstadiums III die dazugehörige relative Kopfmasse eines 57.7 mm langen Tierchens.

Wie schon die Abnahme der Differenz der Strecken Schnauzenspitze—Foramen occipitale bei den 3 ältern Embryonen, vom größern zum kleinern fortschreitend, vermuten ließ, hat die Kopfgröße im Verhältnis zur Körpergröße abgenommen. Die relative Größe des Kopfs ist sogar ähnlich derjenigen des Erwachsenen. Die relative Kopflänge ist dieselbe. Ihr entspricht auch die weniger intensive Beugung der Gehirnachse. Die Mundspalte jedoch ist verhältnismäßig größer. Würde sie in gleichem Verhältnis stehen zur Kopfgröße wie z. B. am Embryo von 71 mm Länge, so müßte sie nur 8,5% betragen. So aber ist sie 9,4% der Gesamtlänge. Die caudale Schädelpartie ist infolgedessen relativ wiederum kleiner. Die otische Region spielt also noch nicht dieselbe Rolle am Kopfaufbau wie am ältern Embryonalstadium. Die Schnauze ist noch mehr zugespitzt, die relativen Abstände der Nasenlöcher untereinander und von der Mundspalte sind viel kleiner. Die ganze Nasenpartie ist bedeutend kleiner, entsprechend der oben erwähnten geringen Ausgestaltung der olfactorischen Gebiete im Gehirn. Das beweisen auch die verhältnismäßig kleinen Abstände: Schnauzenspitze—Nasenöffnung, Schnauzenspitze—Augenöffnung. In Zusammenhang damit steht ja auch der bloß halb so lange Tractus olfactorius, der um $\frac{1}{3}$ kleinere Lobus ohne Glomeruli. Das ventralwärts gerichtete Auswachsen der nasalen Schädelteile hat in diesem Stadium noch nicht Platz gegriffen, beginnt aber einzusetzen. Die Wölbung des Schädels dagegen ist noch vollkommener, die Abstände Schnauzenspitze—Parietalauge und Schnauzenspitze—Kopfkamm sind wiederum relativ größer. Freilich beruht ihre Größe auch auf dem Umstand, daß das Zwischenhirn so groß entwickelt ist, namentlich in sagittaler Richtung und zugleich das Parietalorgan noch hinter der Mitte der frontocaudalen Zwischenhirnlänge steht. Der Kopfkamm beginnt auch relativ weniger caudal vom Parietalorgan.

Daß die Strecke Schnauzenspitze—Augenöffnung relativ kürzer geworden ist, beruht aber auch auf der fortdauernd größer werdenden Masse des optischen Sinnesorgans. Wächst ja sogar die Differenz der relativen Abstände der Corneae. Die Höhe Mundspalte—Auge ist deshalb sehr viel kleiner. Die relative Länge der Augenöffnung

ist größer, der innere Abstand der beiden Augen, die Distanz der medialsten Sclerapunkte ist während der ganzen Embryonalzeit in bezug auf die Länge des Tiers sozusagen konstant.

Untersuchen wir die Veränderungen einer noch frühern Embryonalperiode. Als Ausgangspunkt diene das Stadium des Medianschnitts IV, entsprechend dem Stadium Q von DENDY (104). Die Körperachse und mit ihr die Achse der Oblongata stehen senkrecht zur Kopfachse. Mit derselben Vergleichsmethode ergibt sich, daß das Cerebellum in seiner lateralen Ansicht um $\frac{1}{3}$ kleiner ist als am Medianschnittstadium III. Die Grenze der Körnerschicht gegen die transitorische superficielle Körnerschicht wird nur durch eine Lage großer Zellen, der Anlage der PURKINJE-Schicht und wenigen Fäserchen der beginnenden Molekularschicht bezeichnet. Die Ventrolateralpartien des Cerebellums sind in den 4. Ventrikel hineingelagert und caudalwärts gedrängt. Sie schieben auch die paarigen Plexus der Rautengrube caudalwärts und lateralwärts auseinander. Der ventromediane Teil des Cerebellums ist noch nicht gebildet, da die Decussationen noch nicht entwickelt sind. Dicht vor dem Cerebellum erhebt sich die Platte des Velum medullare anticum zu einer dorsalen Falte. Davor steht die senkrecht gestellte Platte des caudalen Mittelhirndachs. Median bildet sie ein spaltförmiges Lumen, das lateral von 2 Hohlräumen flankiert wird. Sie drängen sich mit ihren dünnen Wandungen caudal zwischen die Lobi optici. In ihrer hintern Wand entstehen die Corpora posteriora, die im Medianschnittstadium III den Hohlraum so weit ausfüllen, als er nach dem Ventralwärtsbiegen der caudalen Platte noch übrig geblieben ist. Der mediane Hohlraum ist im Stadium III noch erhalten, die caudalen Wände der lateralen Teile haben sich bereits gesenkt und teilweise, das noch übrige Lumen ausfüllend, zu den Corpora posteriora verdickt.

Die laterale Ansicht der Lobi optici ist in diesem Stadium $2\frac{1}{2}$ mal größer als im darauf folgenden des Medianschnitts III. Ihre sagittale Achse ist um $\frac{1}{3}$ größer als die dorsoventrale, sodaß sie eigentlich als längliche, dorsalwärts konvexe Wülste, freilich frontal mit laterodorsalwärts gerichteten Ausladungen ausgebildet sind. Aus dem Medianschnitt ist ersichtlich, daß ihre mediane Verbindung ebenfalls hoch gewölbt ist. Die Schichten der Mittelhirnwände sind erst in der Anlage begriffen. Das Keimepithel hat bereits die Anlage der radiär geordneten Nervenzellen differenziert. Die Netzsubstanzschicht ist ebenfalls entwickelt und durch eine

ganz dünne Lage kurzer konzentrischer Markfasern von den radiären Zellen abgesondert. Auch eine dünne Opticusschicht ist vorhanden. Vom Keimepithel noch nicht abgesondert ist das innere Marklager. Teile der frontalen Oblongata und des caudalen Zwischenhirns sind infolge der starken Sattelbeuge und relativ geringen Oblongatabiegung ins Mittelhirn hinaufgepreßt worden.

Die laterale Ansicht des Zwischenhirns ist nur um wenig größer als am Gehirn des Medianschnitts III bei gleichem Rückenmarksquerschnitt. Die Ganglia habenulae sowie die Commissurae superior et posterior sind mit hinaufgeschoben. Auch die Thalamusganglien mit der Commissura mollis und den Recessus zwischen den Kernen des Thalamus und des Mittelhirns oder des Vorderhirns sind dorsalwärts verlagert. Verhältnismäßig sehr lang und spaltförmig ist indes der Trichter. Seine caudalwand ist beinahe doppelt so lang wie im darauffolgenden Stadium. Die Hypophyse beträgt in ihrer lateralen Ansicht bloß die Hälfte der sagittalen Ausdehnung des Organs im Stadium III von gleichem Rückenmarksquerschnitt.

Da die Masse der Lobi optici stark in sagittaler Richtung ausgedehnt ist und namentlich frontalwärts den dorsalen Teil des Gehirns beherrscht, so ist der Verlauf der Tractus optici an den Seitenflächen des Thalamus fast dorsoventralwärts gerichtet. Die Optici mit dem Chiasma und den Tractus optici bilden mit der Längsachse des Kopfs einen rechten Winkel. Infolge des auch dorsofrontalwärts verlegten Gewichts der Mittelhirnkörper ist die Richtung der Lamina terminalis ebenfalls eine zur Kopfachse senkrechte. — Das Zwischenhirndach ist verhältnismäßig noch klein, namentlich in dorsoventraler Richtung. Die laterale Ansicht des Parietalorgans ist aber bereits um ein Viertel größer als im spätern Stadium.

Die Masse des Vorderhirns ist in ihrer lateralen Ansicht ungefähr gleich groß wie im Medianschnittstadium III. Der Tractus olfactorius aber ist kaum differenziert, kaum halb so lang wie der Bulbus. Der größte Sagittalschnitt des Bulbus dagegen ist bereits $1\frac{1}{2}$ mal so groß wie im letztbeschriebenen Stadium III. Die Glomeruli sind natürlich noch nicht entwickelt, doch haben die Olfactoriusnerven bereits das Gehirn erreicht und bilden eine der frontalen Ausstülpung frontomedial aufsitzende Kappe von Nervenfasern. Was die Kopfproportionen dieses Stadiums betrifft, so hat das Verhältnis der Kopflänge zur Gesamtlänge, verglichen mit dem beschriebenen Stadium, eher noch etwas abgenommen. Dafür ist die dorsoventrale Ausdehnung relativ noch größer. Denn infolge der gewaltigen Augen

ist die Sphenethmoidalplatte dieses Stadiums unverhältnismäßig stark dorsalwärts ausgewachsen. So ist das prozentuale Maß für die Strecke Schnauzenspitze—Parietalauge noch höher gestiegen. Allerdings ist ihre Länge auch beeinflußt durch das noch kurzstielige Parietalauge. Die relative Länge der Mundspalte ist wiederum kleiner, ein Zeichen, daß die caudale Schädelregion noch mehr Gewicht besitzt. Die Schnauze ist noch kürzer und spitzer, entsprechend dem kurzen Tractus olfactorius. Doch sitzen die Lobi olfactorii bereits frontodorsal von den Augenkapseln. Alle Maße, die mit dem Auge in Beziehung stehen, weisen darauf hin, daß die Augen noch viel größer sind. Sie liegen verhältnismäßig weiter ventral. Die Längsachse der Augenöffnung ist schief frontoventralwärts gestellt.

Als Hauptergebnisse mögen aus der Beschreibung der gesamten Formentwicklung folgende Punkte hervorgehoben werden. Der Kopf ist zurzeit des Medianschnittstadiums IV verglichen mit den Proportionen des Erwachsenen noch unverhältnismäßig groß. Die Hälfte seiner Masse beansprucht das optische Sinnesorgan. In Einklang damit steht auch die Präponderanz der Lobi optici. Das Übergewicht des Kopfs nimmt allmählich ab. Zugleich beginnt eine langsame, doch stetige Abflachung, eine Verlängerung der dorsocaudalen Kopfachse. Der Winkel an der Sattelbeuge öffnet sich, zunächst vermittelt einer Biegung in der Mitte der Oblongata. Es ist dies die Zeit der relativ starken Vergrößerung des Cerebellums, verbunden mit einer Entwicklung der Tractus cerebello-nucleares. Der Scheitelpunkt der Biegung liegt wenig hinter dem Kerugebiet des Acustico-facialis, im Gebiet des Vagus. Die Masse der Augenkapseln wird im Verhältnis zur Kopfmasse beständig kleiner, doch so, daß die relative Verkleinerung gleichmäßig abnimmt. Die gleiche, sich allmählich verkleinernde Abnahme erfährt auch die Masse der Lobi optici.

Zwischen dem Medianschnittstadium III und II hält die Verminderung der relativen Kopfgröße still. Kopf und Rumpf wachsen in proportionalem Verhältnis weiter. Es ist dies der Moment bedeutender innerer Veränderungen. Sie bestehen zunächst hauptsächlich in der Ausbildung der otischen Schädelregion, speziell der Gehörkapsel. Wenig später als die otische Region beginnt auch die nasale Schädelpartie auszuwachsen, erst ventralwärts. Auf diesem Umstand beruht größtenteils die Rhynchocephalie. In Zusammenhang mit der an beiden Endpunkten der Kopfachse stattfindenden Massenvergrößerung entsteht eine Biegung der Gehirnachse. Der

Scheitelpunkt der Krümmung geht durch die Mitte des Zwischenhirns, analog der von His (50) beschriebenen Hakenkrümmung im menschlichen Embryo. Während die sich entwickelnde Deckknochenmasse das Chondrocranium einschalt, ihre starren Pfeiler und Brücken um den sich stetig umwandelnden Schädel legt, gleicht sich die Biegung der Gehirnachse im Zwischenhirn wieder aus. Die frontale Schädelpartie richtet sich dorsalwärts. Zugleich wächst auch die Nasenkapsel frontalwärts und nach oben aus. In Korrelation damit steht die Vergrößerung des Lobus olfactorius, die größte embryonale Streckung der Tractus olfactorii. Es ist, als ob erst mit der Bildung der Deckknochen das Streben nach der genetisch erworbenen, spezifischen Kopfform offenkundig würde, denn bis hierher besitzt die Schädelform der *Hatteria* wenig Typisches. Alle die Formverhältnisse und ihre Umwandlungen konnte ich auch an entsprechenden Stadien einer Serie *Calotes*-Embryonen genau verfolgen. Nur erfolgt dort das dorsalwärts gerichtete Aufrichten der nasoethmoidalen Schädelpartie nicht so vollständig. Auch bei *Lacerta ocellata*, *Varanus* und *Chelone* ist das Aufhissen der vordern Schädelregion weniger bedeutend als bei *Hatteria*.

Gegen das Ende der Embryonalzeit setzt die Verminderung der relativen Kopfgröße, das heißt das stärkere Wachstum des Rumpfs gegenüber dem Kopf wieder ein. Postembryonal findet die stärkste Streckung in der Längsachse statt. Wenig davon berührt wird das Gebiet des Zwischenhirns, sehr stark die Oblongata, die ihr dorsal in der Lage entsprechenden Gehirnteile und das Vorderhirn mit dem Olfactoriusgebiet. Die Oblongatabeuge wird beinahe ganz ausgestreckt, ebenso die Sattelbeuge auf einen rechten Winkel reduziert. Auch wird das ventrale Abbiegen der Nachhirnbasis beim Eintritt in die Schädelhöhle aufgehoben. Im frontalen Schädelgebiet erfolgt die Streckung am stärksten im Gebiet des Vorderhirns und der Augen. Zugleich ändert sich die Achse des Vorderhirns; sie senkt sich frontal leicht ventralwärts, weniger als bei *Varanus* oder *Lacerta*. Stark wächst auch die Nasenkapsel noch aus. Dem entspricht die bedeutende postembryonale Vergrößerung des Lobus olfactorius. Die Augen rücken frontalwärts, bedingen dadurch die starke Verlängerung der Tractus olfactorii, das Strecken und den parallelen Verlauf der Optici.

Das Gehirn, das während der Embryonalzeit, bis zur vollständigen Bildung der Deckknochen den Schädelraum allseitig ausfüllte, weil es seine Form mitbestimmte, verliert seine größere Wachstums-

geschwindigkeit postembryonal. Mit seiner Zunahme hält gleichen Schritt die Vergrößerung der dasselbe umgebenden Schädelteile. Die größere Härte der Schädelteile wird nur noch etwas kompensiert durch die anfänglich noch vorherrschende Masse der einzelnen Gehirnteile in bezug auf die zunächst liegenden Schädelteile. Nach HOWES u. SWINNERTON (118) legen sich die Schädelteile der Orbitalgegend, speziell die circumorbitalen Skeletteile zuerst an, also gerade in der Gegend der stärksten, postembryonalen Streckung in frontocaudaler Richtung. Postembryonal ist nur noch das Vorderhirn teilweise formbestimmend, zunächst vermöge seiner Masse und des in seinem Bereich weichen Schädelmaterials. Dann besitzt es auch von allen Gehirnteilen noch die größte Wachstumsgeschwindigkeit und füllt in seinem Gebiet den Schädelraum aus. Auch die Lippe des Cerebellums reicht bis an das Schädeldach. Sie vermag infolge ihrer ebenfalls starken Vergrößerung auch postembryonal der Schädelinnenwand die Spuren ihrer Formabdrücke zu erhalten. Die verhältnismäßig geringe Massenzunahme der Lobi optici bedingt ein Zurückbleiben der Gehirnmasse im Gebiet des Mittel- und Zwischenhirns. Eine weiche, lockere Wucherung der Pia füllt den übrigbleibenden Raum aus. Sie dringt namentlich zwischen die Lobi optici an das Pinealorgan über das Velum medullare anticum, dann lateral vom Mittelhirn frontalwärts. Sie bedeckt die Seitenflächen des Zwischenhirns, in dessen Gebiet die Schädelhöhle infolge der postembryonalen Streckung bedeutend an Raum gewinnt. Dieselbe Piafülle lagert auch rings um den Trichter, bildet in der Gegend des Oculomotorius, reichliche Capillaren bergend, eigentliche Gefäßknäuel. Weniger gefäßreich ist das krause Lager der zarten Haut unterhalb der Oblongata, über der Decke des 4. Ventrikels. Hier besteht, ebenfalls infolge postembryonaler Achsenstreckung und geringerer Massenzunahme der Oblongata, Raum für die lockere Wucherung.

IV. Beschreibung einzelner Hirnregionen.

1. Die Decke des 3. Ventrikels.

(Fig. G.)

Die Decke des 3. Ventrikels ist bei *Hatteria* prinzipiell wie bei allen Vertebraten gebaut, zeigt aber in ihrer reichen und für die

Reptilien typischen Differenzierung Anklänge an die verschiedensten Vertebratengruppen.

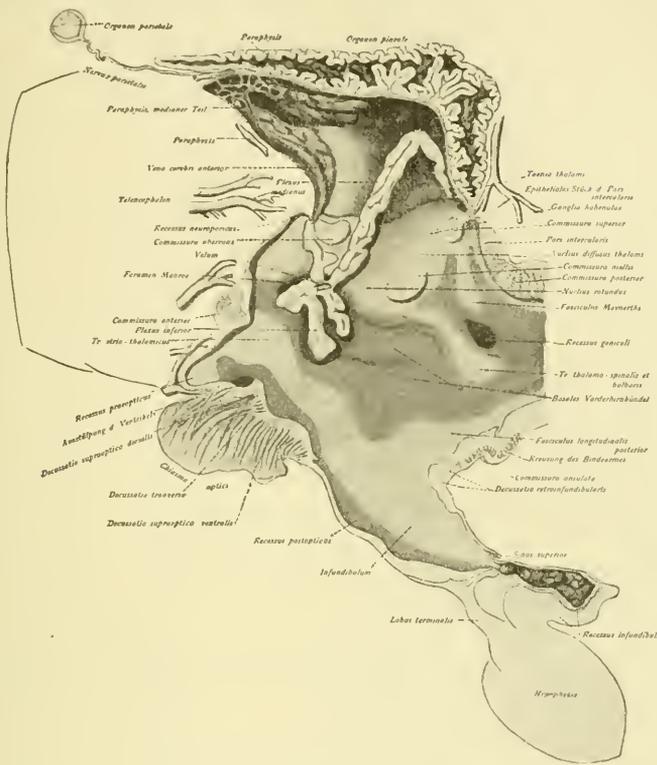


Fig. G. Inneres des 3. Ventrikels.

A. Beim erwachsenen Tier.

Wohl bestehen schon zahlreiche Beiträge über die einzelnen Bestandteile der Zwischenhirndecke der erwachsenen *Hatteria*, namentlich von SPENCER, doch sind die Gebilde noch nie im Zusammenhang behandelt worden.

Der obere Teil des 3. Ventrikels wird durch einen weit aufgeblasenen, dorsalen Sack dargestellt, dessen Seitenwände in Falten getrieben sind. Die Falten und Furchen verlaufen auch teilweise quer über die Decke. Frontal erreicht der Sack die höchste Höhe der Hemisphären, wird gewöhnlich caudal etwas niedriger, überragt jedoch immerhin noch die Mittelhirnkörper bedeutend. Nur an einem Exemplar war die caudale Partie so hochragend wie der orale Teil.

Dorsal besitzt das sackförmige Gebilde oder das Zirbelpolster seine größte Ausweitung und schließt tellerförmig ab, durch eine oral-caudal verlaufende Furche median etwas eingedrückt. Ventralwärts verengert sich der Hohlraum kegelförmig. Seine Ränder verschmelzen seitlich mit der dorsalen Randzone der Ganglia habenulae und des vordern Thalamusgebiets. Ventrocaudal wird das Zirbelpolster durch die Commissura superior abgeschlossen, ventrofrontal durch die Commissura aberrans. Die Höhe dieses sackartigen, rein epitheliösen Gebildes beträgt ein Drittel der ganzen dorsoventralen Ausdehnung des 3. Ventrikels und kommt ungefähr der Länge der Lamina terminalis gleich. Seine Frontalwand ist entsprechend dem Platze zwischen den beiden Hemisphären ganz schmal und eingekeilt zwischen die Venae cerebri anteriores. Die beiden Gefäße drücken den Raum auf eine feine Spalte zusammen. Ihre Stämme reichen bis dicht frontal von der Commissura aberrans hinunter. Ihre Verästelungen bilden die reichlich entfalteten Plexus.

Dicht frontal von der Commissura aberrans erhebt sich die Paraphysis median als dünner Sförmig gebogener Schlauch. Seine Kommunikation mit dem 3. Ventrikel ist auf eine ganz enge Verbindungsstelle vor der Commissura aberrans eingeschnürt. An einem Exemplar war die Commissura so dicht an die frontale Zwischenhirnwand gedrückt, daß die Verbindung der beiden Hirnräume unterbrochen war. Ein Verwachsen der Epithelwände an der Kommunikationsstelle findet jedoch nie statt. Die Paraphyse erhebt sich zu derselben Höhe wie das Zirbelpolster, legt sich dann median als platter, im Sagittalschnitt hammerförmiger Körper rückwärts über das Zirbelpolster, dessen Wand vor sich herschiebend und einstülpend. Die frontale Wand der Paraphyse ist glatt. Nur ihr oberstes, eine frontale Spitze bildendes Ende ist seitlich in Falten und Krypten gelegt, die dann median zusammenstoßen, teilweise verwachsen. Auch der mediane, zwischen den Venae cerebri anteriores gelegene Teil der caudalen Paraphysenwand ist bis auf die Höhe, wo die Paraphyse sich rückwärts wendet, ohne Falten. Lateral von den Venae cerebri anteriores jedoch treiben die Wände ein System von krausenartigen Falten jederseits in den Ventrikel hinein, sodaß die Falten stets vom Ventrikelepithel überzogen bleiben. Unterhalb der dorsalen, hammerförmigen, caudalwärts gerichteten Umbiegung bleibt dieses untere, laterale Falten-system zurück. Der mediane Stamm der Paraphyse weitet sich allmählich auf sein doppeltes und 3faches Volumen. Auch die Seitenwände falten sich, senden septenartige Wülste ins

Lumen hinein, die vielfach ineinandergreifen und verwachsen. Der dorsale, hammerförmige Fortsatz treibt jederseits einen Schweif von Wülsten und Falten in die obere Seitenwände des Zirbelpolsters hinein, immer die Ventrikelwand vor sich herschiebend. Dieses schweifartige Faltengebilde verläuft parallel mit der dorsalen Wand des 3. Ventrikels, schmiegt sich seiner Biegung an.

Die Wandungen der Paraphyse bestehen aus schwach kubischem, einschichtigem Epithel, wie die Wand des Zirbelpolsters. Auch tritt zwischen die Falten mit den vielen Blutgefäßen zartes Bindegewebe mit kleinen, dunklen Spindelzellen. Nie fand ich Pigment, wie *STUDNICKA* (141) beschreibt. An der Umbiegungsstelle des Zirbelpolsters in die caudale Paraphysenwand erhebt sich das Epithel zu doppelter Höhe. Es wird stark kubisch und deutet damit den prävelaren Teil des Zwischenhirndachs an.

Die Commissura aberrans hat sich von der Wand abgegliedert und liegt als rundlich, dorsal eingefurchter Wulst frei im Ventrikel, allerdings dicht caudal von der Umbiegungsstelle Zirbelpolster—Paraphyse. Die Umbiegungsstelle ist zu einer schmalen, quergestellten Plexusplatte ausgebildet. Ihre reich vascularisierten Schlingen ziehen zum Foramen Monroi hinunter, senden in die Ventrikel der Hemisphären reich verzweigte Systeme von Schlingen, die später noch beschrieben werden. Als medianer Zweig zieht hierauf die Plexusfalte zwischen Commissura aberrans und den zur Commissura mollis verschmelzenden Thalamusganglien hindurch. Dieser Plexus medianus (*BURCKHARDT* 77, 79, 58) strebt hoch hinauf caudalwärts, erreicht fast das Zirbelpolster und biegt vor dessen caudaler Wand ventral in den Winkel zwischen caudaler Zirbelpolsterwand und Commissura hinein. Vom Foramen Monroi weg zweigen paarige Schlingen ventralwärts ab, mitten zwischen die Thalamusganglien hinunter als Plexus inferiores (*BURCKHARDT* 79). Sie ruhen jederseits in einer flachen Grube, gebildet durch die Tractus striomamillares und den Fornix einerseits, andererseits durch die Thalamusganglien. Innerhalb der Grube liegt auch ein kleiner, ovaler Recessus zwischen den vordern Thalamuskernen und dem Nucleus rotundus. Die ventrale Rundung des Recessus wird durch die zum Nucleus rotundus strebenden Fasern des basalen Vorderhirnbündels gebildet. Die Recessuswände sind gefaltet und von höherem Epithel ausgekleidet.

Die Plexus hemisphaerium.

Die quergestellte Plexusplatte des Velums bildet in der Höhe der Foramina Monroi median eine frontale Spitze gegen den Recessus neuroporicus zu. Lateral entsendet sie jederseits in das Foramen einen Plexuszweig, der sich im Ventrikel der Hemisphäre entfaltet. Frontalwärts gliedert sich vom einzelnen Hemisphärenplexus eine schmale Zunge ab, die in der medialen Ventrikelspalte in der Höhe der Fissura arcuata septi nach vorn zieht. Die Hauptmasse der Plexusfalten aber legt sich schaufelförmig gebogen über das Striatum. Sie erstreckt sich zu einem Drittel frontal vom Foramen Monroi, zu zwei Dritteln caudal davon.

Die vordern zwei Drittel sind durch einen längsverlaufenden Einschnitt in einen dorsomedialen und einen dorsolateralen Abschnitt gespalten. Jede der Abteilungen ist am Rand unregelmäßig gelappt und gekerbt, sodaß die Lappen sich teilweise überlagern. Im weiten caudalen Ventrikelhorn legt sich die Platte der Gefäßschlingen in 3 wellenartige Falten. Caudomedial greift ein Teil der Plexuslamelle tief ventralwärts ins Unterhorn, ganz nahe an die Stelle des pialen Ventrikelabschlusses. Unterhalb des Foramen Monroi zerfällt er in 3 Lappen. Im Weingeistpräparat ist der ganze Plexus ein zartes durchsichtiges Gebilde, das sich von der darunterliegenden Striatummasse nur durch einen leichten Glanz abhebt. Es besteht auch, makroskopisch betrachtet, aus feinen Ausstülpungen und blattartigen Fortsätzen, sodaß die Oberfläche leicht gewellt und fein gekraust erscheint.

Von der Verschiedenheit der Plexus hemisphaerium bei andern Reptilien geben folgende Beschreibungen ein Bild:

Der Plexus hemisphaerium bei *Lacerta* ist entsprechend dem kleinern Ventrikel des Vorderhirns auch weniger stark ausgebildet. Er erstreckt sich bei *Lacerta vivipara* z. B. nur dorsal über das Striatum und caudolateral wenig ventralwärts. Etwa in der Mitte, auf dem Striatum, besitzt er eine frontale Spitze, die wenig weiter frontalwärts reicht als das Foramen Monroi. Bei *Lacerta ocellata* ist der Ventrikel weiter als bei *Lacerta vivipara* und dementsprechend auch der Plexus, namentlich laterocaudal, besser ausgebildet, weiter ventralwärts greifend.

Auch bei *Chamaeleo* ist der Plexus hemisphaerium nur schwach und nur caudalwärts entwickelt. Während er sich bei *Hatteria* unter $\frac{2}{5}$ der Hemisphärenlänge erstreckt, caudal unter der ganzen

Breite, caudolateral und caudomedian weit ventralwärts, reicht er bei *Chamaeleo* nur unter das caudale Sechstel der Hemisphärenlänge, nur über den medialen Teil des Striatums. *Chamaeleo* eigen ist auch der Ursprung der Plexus hemisphaerium, nicht latero-caudal von der Paraphyse wie bei *Hatteria*, sondern laterofrontal. Die Foramina Monroi sind bei *Chamaeleo* auf der gleichen Höhe wie die schwache Commissura aberrans, sodaß im Sagittalschnitt der Abgang des Plexus hemisphaerium frontal zur Paraphyse stattfindet und nicht caudal wie bei *Hatteria*.

Bei *Stellio vulgaris* ist trotz relativ weitem Ventrikel der Plexus gering entwickelt. Aus dem Foramen Monroi zieht eine schmale Zunge dorsofrontalwärts. Etwa in der Mitte der Hemisphärenlänge verbreitert sich die Zunge spatelförmig zu 4facher Breite und endet etwas länger als breit mit kleinen, teilweise übereinandergeschobenen Fransen. Auch bei *Stellio* entstehen die Plexus hemisphaerium am laterofrontalen Paraphysenrand. Die Ursprungsverhältnisse der Plexus hemisphaerium bei *Chamaeleo* und bei *Stellio* würden sich demzufolge mehr den Befunden an Amphibien nähern (BURCKHARDT, 58).

Am stärksten entwickelt sind die Plexus hemisphaerium bei den Cheloniern. Schon STIEDA (18) beschreibt sie als Plexus chorioides mit den Plexus des Zwischenhirns bei *Testudo*. Seiner Bearbeitung möchte ich Folgendes beifügen. *Testudo* besitzt auch eine enorm entwickelte Paraphyse, welche das Zirbelpolster von beiden Seiten in seiner ganzen Höhe einfaltet, sodaß der frontale Teil des Lumens ganz mit Falten erfüllt ist. Durch das relativ weite und wenig lange Foramen Monroi erstrecken sich starke Plexusäste in die Hemisphärenventrikel. Eine dicke Platte füllt die ganze mediale Ventrikelspalte dorsoventralwärts aus und reicht frontalwärts bis zu 3 Vierteln der Hemisphärenlänge. Sie überdeckt auch caudal mit einer Zunge das Striatum lateralwärts. *Testudo* besitzt caudoventral vom Foramen Monroi an der medialen Hemisphärenwand ein großes, ovales Fenster, welches nur durch Epithel abgeschlossen ist. An diese epitheliale Stelle dringen Gefäße vom Chiasma her herauf und falten das Epithel krausenartig in den Ventrikel hinein, das Unterhorn mit einer dünnen Plexuslamelle auskleidend, welche sich lateral und ventral vor den eigentlichen, aus dem Foramen Monroi stammenden Plexus befinden.

Die Verhältnisse von *Emys* nähern sich mehr den Befunden an *Hatteria*. Die betreffende Stelle der medialen Hemisphärenwand ist kleiner und nur pialer Natur. Sie besteht aus zweischichtigem Pflaster-

epithel (vgl. STERZI 129), nicht wie bei *Testudo* aus niedrigem, einreihigem Cylinderepithel. So stammen die Plexus hemisphaerium nur aus dem Foramen Moroi. Sekundär gesellen sich keine weiteren, direkt durch die mediale Wand des Unterhirns dringende Bestandteile hinzu wie bei *Testudo*. Doch bestehen die Plexus gerade wie bei *Testudo* aus einer, die mediale Ventrikelspalte erfüllenden, dicken Platte. Sie reicht ebenfalls frontal bis auf 3 Vierteile der Hemisphärenlänge.

Am mannigfaltigsten von allen Arten sind die Plexus hemisphaerium von *Chelone mydas* entwickelt. Nach Abzweigung eines freilich sehr kleinen, wie bei *Hatteria* dorsocaudalwärts gebogenen Plexus medianus und relativ etwas größerer Plexus inferiores schiebt sich ein dicker Plexuszweig durchs Foramen Monroi. Innerhalb der Hemisphären legt sich eine Platte dorsalwärts über das Striatum. Die ganze mediane Ventrikelspalte bis zur einschnürenden Rinne, welche die Hemisphären von den Lobi olfactorii trennt, erfüllt ein fächerartig ausgespanntes System von Gefäßschlingen. Gleich den Verstärkungsstrahlen eines Fächers gliedern sich einer Mittelschicht lateral und medial Strahlen von sekundären Gefäßschlingen an, welche die Endfalten der ersten Schicht stützen und in die einzelnen Buchten des teilweise zerklüfteten Striatums hineinlegen.

Im ganzen nähern sich die Plexus hemisphaerium von *Hatteria* in ihrer reichen Entfaltung mehr den Verhältnissen bei Cheloniern als denjenigen bei Sauriern. Doch ist ihre Form insofern wieder von der Plexusform der Schildkröten ganz verschieden, als auch die Ventrikelverhältnisse ganz andere sind (vgl. S. 85).

Der Ursprung der Plexus hemisphaerium an den laterocaudalen oder an den laterofrontalen Rändern des Paraphyseneingangs scheint kein genetisch wichtiges Merkmal zu sein. Die Unterschiede lassen sich wachstumsphysiologisch sehr leicht deuten. Sie hängen auch, wie die Form des Zirbelpolsters, zusammen mit den Beugen der Gehirnachse und den Massenverhältnissen der Hemisphären und der Lobi optici.

An die frontale Wand der Paraphyse schließt in dorsal konvexem Bogen die dünne und kurze Lamina supraneuroporica an.

Wie schon erwähnt, bildet das Zirbelpolster dorsal von der Commissura superior einen schmalen, caudalwärts gerichteten Recessus. Die Commissura superior der hufeisenartig ineinander geschobenen Habenularganglien bildet einen rundlichen, weit in den Ventrikel

vorspringenden Wulst. Doch nur der ventrale Teil des Wulsts wird durch die eigentlichen Commissurfasern gebildet. Die dorsale Partie der lateral rasch in die Gangliennasse einstrahlenden Kreuzung besteht aus den aneinandergelassen medialen Ganglien.

Caudal von der Commissura superior, nur durch ein schmales, fast rein epitheliales Band von ihr getrennt, liegt der Eingang in den Zirbelschlauch, in das Pinealorgan *Студничка*'s. Die Kommunikation des Organs mit dem 3. Ventrikel ist jedoch in erwachsenem Zustand nicht mehr erhalten. Das Pinealorgan sitzt an einem kurzen Gliastrang, dem Tractus pinealis, nur minim vom Gehirndach entfernt. (An 2 Exemplaren ist der Tractus pinealis länger, die Entfernung Gehirn—Pinealorgan deshalb auch größer.)

Das gegen das Mittelhirn abschließende kurze Schaltstück ist jedoch nicht mit der frontalen Begrenzung des Zirbeingangs verwachsen, nur dicht darauf gedrückt. Die Kerne der Pia stoßen direkt auf das Ventrikel epithel. Von der Commissura superior ziehen durch die schmale Verbindungsbrücke die den Ganglia habenulae eigentümlichen, großen Ganglienzellen bis an den frühern Eingang in das Pinealorgan. Etwas links von der dünnsten Stelle zwischen Schaltstück und Commissura superior ist die Verbindung Gehirn—Tractus pinealis. An jener Stelle ist eine kleine Ansammlung von Ganglienzellen bemerkbar. Wenige ziehen mit dem Tractus pinealis in das Pinealorgan. Die meisten verlieren sich innerhalb des Tractus.

Das Pinealorgan ist ein großer Schlauch, der an der caudalen Wand des Zirbelpolsters emporsteigt, sich über das ganze Zirbelpolster, über die Paraphyse und den caudalen Drittel des Vorderhirns legt. Bei seinem Beginn, oberhalb der beiden Commissuren, ist er trichterartig verengert, weitet sich jedoch bald zu einem breiten, in oral-caudaler Richtung flachgedrückten Gebilde. Dorsal an der Biegungsstelle nach vorn ist das Lumen wider Erwarten am weitesten. In seiner horizontalen Lage über dem Zirbelpolster wird er allmählich wieder flacher. Der Querdurchmesser des Pinealorgans jedoch nimmt zu bis senkrecht über dem caudalen Ende der Paraphyse. Frontal davon verengert sich das Gebilde. Es endet blind als stark dorsoventral zusammengedrückter dreieckiger Lappen mit frontal ausgezogener Spitze. Eine feine Bindegewebshülle zieht vom Tractus pinealis aus über das ganze Pinealorgan und setzt sich als bindegewebiger Strang bis zum Parietalauge fort. Die Wände des Pinealorgans sind vielfach gefaltet. Durch weit vorspringende

Septen und Falten ist das Lumen in Krypten eingeteilt. Bei einem Tier war der Hohlraum durch die Falten und Krypten auf ein Minimum reduziert. Ein anderes Extrem war ein stark aufgeblasenes Pinealorgan mit wenigen Falten, teilweise sogar glatten Wänden. Die ventralen Wände sind immer stärker gefaltet als die dorsalen, oft auch etwas dicker. Immer springen an der caudodorsalen Umbiegungsstelle von der ventralen Wand 2—3 große, die ganze Breite durchmessende Falten hinüber gegen die Dorsalwand vor. Ihnen entsprechen an der Dorsalwand wenige flache Falten. Außen sitzen in den Falten große Venenstämmchen oft zu kleinen Geflechten versponnen.

Die eigentliche Wand des Pinealorgans besteht aus brachypilösen Neurogliazellen mit kleinen, stark gefärbten Kernen. Flaschenförmige Epithelzellen, deren Kerne alle gegen das Lumen des Organs angeordnet sind, sitzen dazwischen. Unter diesen Epithelzellen, meist dicht dahinter, liegen in nervösem, feinstreifigem Fasergeflecht große Ganglienzellen mit blassen, kugligen und elliptischen Kernen. Ihnen eigen ist die Nervenfasern mit dem typisch, konischen Ansatzglied. Die Epithelzellen enden gegen den Hohlraum mit feinen stäbchenförmigen Fortsätzen, an denen oft in großen Klumpen ein feinkörniges Coagulum klebt. Ebenso wie in den Zellen der Wand ist im Innern des Organs vielfach ein wolkiges Secret abgeschieden. Kleine, stark gefärbte Zellkerne sitzen darin, ohne daß man die Struktur von Zellen erkennen könnte. Auch wenige blasse und großkernige Zellfragmente lagern innerhalb der Secretwolken. An andern Orten sind Häufchen von Blutzellen, ohne daß eine Gefäßmembran zu erkennen wäre, mit Secret vermischt. Wenige dunkle pigmentartige Ballen finden sich im Innern. Sie waren nur auf einzelnen Schnitten zu sehen. Dagegen liegen an mehreren Stellen riesengroße, sphärische Elemente, deren Grundton schwach gelblich ist. Ihr Inhalt besteht, soweit das Mikroskop erkennen läßt, aus kleinen rundlich polyedrischen Teilen, die dunkel gekörnt sind.

Zwischen der Paraphyse und dem Pinealorgan hindurch windet sich der aus dem Parietalauge kommende Nervus parietalis. Er schlängelt sich der Decke des 3. Ventrikels entlang, teilweise in den Falten des Pinealorgans verborgen, und endigt im medialen, rechtsseitigen Ganglion habenulae. Den Eintritt in das Ganglion konnte ich nur an einer Schnittserie deutlich beobachten. Doch zieht nicht der ganze Nervus parietalis ins Habenularganglion hinunter. Der ins Ganglion einmündende Teil des Nervs war etwas

dünnere als ein weiter oben sichtbares Stück. Auf 2 andern Schnittserien bog ein Teil des Nervs direkt in das Pinealorgan hinein. Die *Limitans externa* des Organs war unterbrochen. Mit Blutgefäßen zog das Faserbüschelchen aufgelöst in den ventralsten Teil der pinealen Zellwand hinein. An jener Stelle fanden sich in der äußern Wand des Pinealorgans wenige jener großen blaßgelblichen, sphärischen Elemente, wie ich sie für das Innere des Organs beschrieb.

Der Nervus parietalis, der bis dahin nur für die Embryonen bekannt war, ist prinzipiell zusammengesetzt wie der Opticus; nur sind die langen, spindelförmigen Kerne vorwiegend, indes die rundlichen und blaßgefärbten mehr zurücktreten. Er ist von einer dünnen Membran umgeben, die mit der Hülle des Pinealorgans zusammenhängt. Außer Bereich des Pinealorgans, zwischen seiner frontalen Spitze und dem Parietalauge, ist die Hülle sehr dick, bis $\frac{1}{4}$ des Nervendurchmessers. Eine kurze Strecke weit kann der Nerv wie bei *Iguana* in 2 Teile gespalten sein. Jeder der Teile ist mit einer besondern Hülle versehen, doch sind sie fest aneinander gelagert. Immer zieht er in welligem Verlauf von dem frontalen Ende des Pinealorgans über das caudale Drittel der Vorderhirnhemisphären direkt in das Parietalauge.

Das Parietalorgan (Parietalauge) liegt, wie B. SPENCER (40) beschreibt, in einer bindegewebigen Kapsel innerhalb des Foramen parietale, doch unterhalb der Mitte des Foramenlumens. Seine Achse ist etwas weniger nach vorn geneigt als in SPENCER'S Zeichnung, differiert jedoch mit der Achse des Foramens um etwa 30°. Es besitzt die Form eines Kelchs, der durch die Linse verschlossen wird. Der Nerv durchdringt die Bindegewebskapsel. Blutgefäße aus einem darunter liegenden Sinus begleiten ihn.

An der Retina konnte ich die verschiedenen Schichten, die SPENCER beschreibt, ebenfalls beobachten. Beizufügen ist nur Folgendes: Zwischen den mit Pigment stark überfüllten Stäbchenzellen sind auch sphärische, nicht pigmentierte Elemente zu sehen. Hinter der 3fachen Reihe sphärischer Elemente, in SPENCER'S Molekularschicht, ist das Pigment nicht in Ballen angeordnet, sondern fein zerteilt; in der dem Nervenaustritt benachbarten, ventralen Zirkumferenz des Kelchs. In der äußersten Retinaschicht ist es gleichfalls fein gekörnt, doch dichter eingelagert. Die Elemente der 4. Schicht SPENCER'S sind in diesem Präparat riesig große Zellkerne, die weniger deutlich in eine Schicht geordnet sind. Die spindelförmigen und

konischen Elemente liegen alternierend in einer Reihe und bilden die äußerste Retinaschicht.

Sie senden Nervenfasern zu den sphärischen Elementen und direkt in den Parietalnerv. Zwischen den beiden Schichten sphärischer Elemente und der äußersten Retinaschicht liegt ein feines Fasergeflecht, die Molekularschicht SPENCER'S, aus welcher die Fasern in den Parietalnerv ziehen. Sie bilden die Hauptmasse der Fasern, die den Nerv zusammensetzen. Bei seiner Austrittsstelle sammeln sich die sphärischen Elemente der 3. und 4. Reihe dichter. Einige der spindelförmigen und konischen Zellen treten außerhalb die äußere Retinaschicht und verdicken die Nervenaustrittsstelle.

Mit der Retina kontinuierlich durch kurze Zellen verbunden ist die bikonvexe Linse. Sie ist vorn fast flach, hinten etwas stärker gewölbt und besteht aus langen Cylinderzellen, die ohne Zwischenräume aneinandergereiht sind. Die Kerne sind teils länglich spindelförmig, teils rundlich, größer oder kleiner, in verschiedener Höhe angeordnet. Im Innern des Parietalauges, namentlich an der Linse anklebend, dann aber auch der Retina entlang lagert ein dichtes, feinkörniges Coagulum. Es enthält zerstreut einzelne wenige, rundliche Kerne. In geringer Anzahl sind auch die für das Innere des Pinealorgans beschriebenen, riesigen, blaßgelblichen Elemente zu sehen.

Doch nicht immer sind Pinealorgan und Parietalauge in derselben typischen Weise ausgebildet. An einem Exemplar war die frontale Spitze des Pinealorgans schwach kolbig verdickt, mit stark gefalteten Wänden, analog einer rudimentären Endblase, wie sie STUDNICKA für Selachier erwähnt. Dicht davor lag das in allen Teilen normale Parietalauge, jedoch nur teilweise in einem dorsal durch eine schmale Knochenschicht verschlossenen Foramen parietale. Die Längsachse ist von vorn unten nach hinten oben gerichtet, so daß das Parietalauge caudalwärts schaut, seine Richtung mit einem Winkel von ca. 45° von der zur Schädeldecke Senkrechten abgelenkt ist. Der Parietalnerv verläßt das Auge nicht an dessen Basis, sondern an seiner laterocaudalwärts gerichteten Wand.

Eine 3. Modifikation zeigte ein auf den ersten Augenschein normal endigendes Pinealorgan mit einem dichten Plexus von Blutgefäßen umgeben. Das Foramen parietale ist sehr groß und von mehr oder weniger kugligen bis polyedrischen großen Bindegewebsballen ausgefüllt. Auch der ventrale Eingang zum Parietalauge ist durch einen großen Bindegewebspflock verwehrt. Ventrocaudal wird

das Foramen durch eine etwa $\frac{4}{10}$ mm dicke Knorpelplatte des Supraoccipitale abgeschlossen. Dieser derbknorpelige, frontomediane Fortsatz des Occipitale superius ist noch ein Rest des so weit frontalwärts sich erstreckenden Supraoccipitalknorpels. Das am erwachsenen Schädel erhaltene Stück ist jedoch dünn und ganz schmal, im Mittel nur etwa $1\frac{1}{2}$ mm breit, frontal etwas verbreitert. Dicht unter diesem Knorpelfortsatz, ganz median, liegt das Pinealorgan. Seine Wände sind in dichte Falten gelegt. Frontal endet es mit einer rechtsseitigen Spitze. Links von der Medianlinie ist es etwas eingedrückt, sodaß ein mehr medianes und ein linksseitiges Bläschen entstehen, deren Lumina jedoch mit dem Hohlraum des Pinealorgans kommunizieren. Die frontale Wand des medianen Kryptums ist leicht erhöht und stark pigmentiert, ebenso die laterale Wand des linksseitigen Bläschens. Etwa $\frac{1}{2}$ mm vor diesem lateralen Bläschen, unter dem linken Caudalrand des Foramen parietale, liegt das kleine, nur $\frac{3}{10}$ mm im Querschnitt messende Parietalauge (vgl. S. 82). Seine Längsachse mißt $\frac{4}{10}$ mm und ist frontocaudalwärts gerichtet, sodaß das Auge ganz horizontal liegt. Zwischen Pinealorgan und Parietalauge liegt lockeres, zu feinen Maschen angeordnetes Bindegewebe. Es ist von wenigen Pigmenthäufchen durchsetzt und sendet dünne Lamellen zwischen die Bindegewebspflocke des Parietallochs hinein. Nerv und Retina des Parietalauges sind normal ausgebildet. Auch das dem Corpus vitreum entsprechende Coagulum fehlt nicht. Doch vor der unregelmäßig buckligen und höckerigen Linse, innerhalb des zur normalen Kapsel gehörigen Bindegewebs, lagert ein rundlicher, dicht bindegewebiger Kuchen. Sein Durchmesser ist etwas größer als der Linsendurchmesser, sodaß die Linse frontal vollständig überdeckt wird. Der Bindegewebspflock wuchert teilweise in die Linse hinein und wandelt ihre histologische Struktur vollkommen um. Der dem Bindegewebe benachbarte Linsenteil besteht aus einem Konglomerat von polyedrischen Zellen. Gegen den Hohlraum des Parietalorgans geht die Linse vielerorts ohne scharfe Grenze in das secretartige Coagulum über.

Bei einem 4. Modus der Ausbildung konnte ich gar kein Parietalauge finden. Und doch waren Parietalloch und seine bindegewebige Ausfüllung normal entwickelt. Etwas caudal vom Foramen parietale endigte das sehr spitz ausgezogene, caudal über dem Zirbelpolster sehr stark aufgeblasene Pinealorgan. Sein Lumen war nur durch wenige Falten eingeengt. Etwas caudal von der Spitze war die ventrale Wand verdünnt und retinaartig umgewandelt. Gegen das

Lumen standen über einer kleinen Fläche stark braun pigmentierte Stäbchenzellen. Dahinter waren in 2—3 Schichten die großen, sphärischen Elemente angeordnet. Die hochcyllindrischen Neurogliazellen, die sonst im Pinealorgan vertreten, sind im Bereich der pigmentierten Stäbchenzellen vollständig ausgeschaltet. Auch die feinkörnige, von zartem Fasergeflecht durchwobene Molekularschicht fehlt der pigmentierten Stelle nicht. Die äußerste Retinaschicht, diejenige der konischen und spindelförmigen Elemente, ist jedoch nur schwach angedeutet. An der innern Peripherie der Stäbchenzellen sind auch einige feine, protoplasmatische Ausläufer, wie sie an der Retina des Parietalalges zu beobachten sind, bemerkbar. Leider war die pigmentierte Stelle an ihrem caudoventralen Ende etwas lädiert, sodaß der Austritt resp. Ursprung der Parietalnerven nicht beobachtet werden konnte. Direkt hinter der Läsion tritt sofort ein wohlausgebildeter Nerv zutage, der ganz normal ventral vom Pinealorgan verläuft und ventral teilweise im Pinealorgan endet, größtenteils jedoch mit dem Tractus pinealis ins Habenularganglion einmündet. Ob der Nerv aus der pigmentierten Stelle Fasern bezieht oder nicht, ist leider der Beobachtung entzogen.

Statt dem Parietalalge sind im stellenweise lockern Bindegewebe des Foramens wirtelig angeordnete Pigmentzellen von Blutgefäßschlingen umgeben.

B. Embryonalentwicklung der Zwischenhirndecke.

Nach der mannigfaltigen und abwechslungsreichen Ausbildungsweise der Gebilde an der Zwischenhirndecke des Erwachsenen überrascht die gleichmäßige Entwicklung während der Embryonalstadien. Da DENDY (105) schon eine eingehende, jedoch hauptsächlich histologische Untersuchung gerade der Embryonalentwicklung der Zwischenhirndecke gewidmet hat, so erübrigt noch, die rein makroskopische Anatomie zu betrachten, deren Verhältnisse noch genügend Anlaß zu Untersuchungen bieten.

Der jüngste, dem Medianschnittstadium IV zugrunde gelegte Embryo entspricht wohl DENDY'S Stadium Q. Pigment ist in Pineal- und Parietalorgan abgelagert, ganz fein zerteilt und ganz diffus angeordnet.

Das Zirbelpolster ist dorsal wenig erweitert, sodaß seine Form nahezu zylindrisch ist. Frontal sind kleine Querfältchen an der Dorsalwand bemerkbar, die jedoch in der Medianebene zurücktreten und sich auch lateral rasch verlieren. Die Seitenwände sowie die

Caudalwand und die Vorderwand sind ganz glatt. Am ventralen Ende der Vorderwand liegt die Commissura aberrans sive fornicis. Wie im Abschnitt über die Medianzonen erwähnt werden wird, ist die Commissur nicht von der Wand abgegliedert, frei im Ventrikel. Dorsal von ihr ist die Wand in eine kleine, aber scharfe, caudalwärts gerichtete Falte gelegt, die nach der Abgliederung der Commissur zurückgebildet wird. Das ventrale Ende der Wand schiebt sich frontalwärts über die Commissur und wächst ventralwärts aus. Es bildet die Anlage des Velum transversum.

Die Vorderwand des Zirbelpolsters ist breit, da der Epithalamus noch nicht zwischen die Hemisphären hinuntergepreßt ist. Vor der Commissura aberrans öffnet sich die Paraphysis in Form einer sagittalen Spalte direkt über und zwischen den Foramina Monroi. Der ventrale Teil des Paraphysenschlauchs besitzt ein viereckiges Lumen, sodaß die caudale Wand etwas schmaler ist. Auf der Höhe des Zirbelpolsters faltet er seine Seitenwände und sendet nach einer kleinen, zipfelförmigen, frontalen Ausbuchtung einen breiten, gefalteten Lappen caudalwärts über das Zirbelpolster (vgl. Median-schnittfigur IV). Über dem Zirbelpolster, zwischen den einzelnen Falten des Polsters und des Lappens liegen reichliche Gefäßknäuel, die kleine Blutsinus bilden. Schon in diesem Stadium greifen 2 größere Gefäße, die Venae cerebri anteriores, zwischen der Paraphyse und dem Zirbelpolster ventralwärts. Auch frontal von der Paraphyse liegen zwischen den beiden Hemisphären starke Gefäße. Über dem Zirbelpolster reichen die Blutgefäße caudal bis ans Parietalorgan. Zwischen den Blutcapillaren im lockern Bindegewebe, rings um das Parietalorgan, sitzen in großen Massen jene riesigen Zellbestandteile, die schon für das erwachsene Pinealorgan beschrieben wurden. Sie sind teils kuglig, teils ovoid oder birnförmig ausgezogen, bestehen immer aus einem Konglomerat von abgerundeten polyedrischen Gebilden, die leicht gelblich gefärbt und dunkel gekörnt, jedoch noch nicht pigmentiert sind.

Über die caudale Wand des Zirbelpolsters beugt sich das keulenförmige Pinealorgan leicht frontalwärts. Seine Kommunikation mit dem 3. Ventrikel ist nicht mehr erhalten. Kurz über dem Eingang werden die Wände dünner und treten zusammen, sodaß auf eine Strecke von ca. 50 μ die Epithelzellen zu einem Gliastrang zusammengepreßt sind, innerhalb dessen auch wenige schon entwickelte Nervenfasern verlaufen. In den noch glatten Wänden des Pinealorgans

sind bereits die Ganglienzellen entwickelt und besitzen schmale Ansatzkegel.

Die Ganglia habenulae sind mit der Commissura superior dorsalwärts geschoben, sodaß ein caudales Divertikel des Zirbelpolsters zwischen den Habenularganglien und dem Pinealorgan entsteht. Die verhältnismäßig schon stark entwickelte, obere und hintere Commissur sind sichtlich aufeinandergedreht. Das im Querschnitt rundliche Pinealorgan endet mit einer Spitze dicht hinter dem Parietalorgan, sodaß dessen caudale Wand eingedrückt wird. Bei allen Exemplaren dieses Stadiums war die Augenachse dorsalwärts gerichtet. Die Retina bildet einen ventral schwach ausgezogenen Becher. Sie ist bereits in alle, ihr eignen Schichten differenziert. Die Linse ist dorsal konkav, ventral konvex noch weniger entwickelt als in DENDY'S Stadium O. Ein homogenes Coagulum klebt ihrem Innenrand an.

Der ansehnliche, noch vollkommen nervöse Parietalnerv zieht zwischen Pinealorgan und Zirbelpolster ventralwärts. Er sammelt seine Fasern wie beim Erwachsenen an der Schicht der sphärischen Zellen und dem noch dünnen Fasergeflecht der Molekularschicht. Ohne Verbindung mit dem Pinealorgan, doch mit ihm bis zum Gliastrang vereint, zieht er durch das caudale Verbindungsstück zwischen Commissura superior und Eingang ins Pinealorgan in das linke Ganglion habenulae.

Das Stadium des Medianschnitts III würde ziemlich genau DENDY'S Stadium R entsprechen. Da der Autor eine eingehende topographische und histologische Beschreibung der entsprechenden Zwischenhirngebilde gibt und auch SCHAUNSLAND (127, tab. 8, fig. 73), allerdings etwas schematisch, die Einmündung des Parietalnerven in die Habenulargegend abbildet, so bleibt mir nur übrig, die Verbindung der Decke mit den übrigen Teilen des Zwischenhirns und die gegenseitigen Beziehungen der Dachgebilde zu schildern.

Die Form des Zirbelpolsters ist bereits höher zylindrisch. Auch die frontale Wand wird dorsalwärts schmaler, da die Vorderhirnhemisphären beginnen, die Zylinderform frontal einzupressen. Die dorsale Zirbelpolsterwand verjüngt sich frontalwärts. Sie ist noch immer nach oben konvex, wird jedoch caudal durch die Epiphysengebilde, frontal durch die sich vergrößernde Paraphysis eingedrückt. Das ganze Zirbelpolster ist in Zusammenhang mit dem teilweisen Ausstrecken der Gehirnbeugen zwischen die Hemisphären und die

Lobi optici hinunter gezogen worden. Dadurch ist das caudale Divertikel zwischen Commissura superior und Pinealorgan ausgezogen, die obere Commissur frontoventralwärts gedreht worden. Die Habenularganglien haben sich gesenkt. Im Zusammenhang mit der Entwicklung der olfactorischen Gebiete (vgl. S. 108 u. 109) hat ihre Masse stark zugenommen, sodaß sie das Lumen des Zirbelpolsters caudoventral zu einer sagittalen Spalte verengern. Sie sind jedoch noch nicht verklebt. Auch die Commissura posterior hat sich ventralwärts gedreht, und die mediane, frontale Falte des Mittelhirndachs (s. S. 208) ist niedriger geworden, sodaß ihre Biegung ausgeglichen ist.

Von der frontalen Wand des Zirbelpolsters hat sich die Commissura aberrans abgegliedert. Frontal von ihr ist das Velum in Gestalt der quergestellten Plexusplatte ventralwärts gewachsen und hat bereits die durch die MONROE'schen Öffnungen ziehenden Plexus hemisphärium abgegliedert. Eine Folge des Hinunterziehens des ventralen Zirbelpolsterrands ist frontal die fast horizontale Stellung der Lamina supraneuroporica. Durch die beiden Commissuren, aberrans und anterior, ist ihre Größe und Form sowie die Ausbildung des Recessus neuroporicus ziemlich konstant. Der Eingang in die Paraphysis ist auf eine ganz kleine Öffnung über der Verbindungslinie zwischen den Foramina Monroi reduziert. Ihr Lumen ist dreieckig. Ihre Seitenwände beginnen sich längs zu spalten. Der dorsocaudale Paraphysenlappen ist größer geworden. Er ist breiter als das Zirbelpolster, sodaß er sich auch über den frontalen Teil der Seitenwände hinunterlegt und sie in kleine Falten kraust.

Bereits beginnt das Pinealorgan seine Wände in 2—3 Längsfalten zu legen. An keinem Exemplar des Stadiums R konnte ich Pigmentablagerungen finden, während DENDY (105) solches konstatierte. Der Gliastrang hat sich schon infolge der mechanischen Bedingungen verlängert. Die Teilnahme des noch vollkommen nervösen Parietalnerven an der Commissura superior konnte ich ebenfalls nicht beobachten; der Nerv zog direkt ins linke Ganglion habenulae. Das Parietalauge ist teils birnförmig, teils rundlich, immer dorsoventral stark zusammengedrückt und wie das ganze Zwischenhirndach direkt unter dem Bindegewebe, das in 2—3 Schichten platter Zellen der Epidermis anliegt. Seine Stellung ist immer noch direkt vor dem Pinealorgan, doch ist nur die frontale Spitze dieses letztern Gebildes eingedrückt.

Im Stadium des Medianschnitts II, nach DENDY's Skala, beginnt das Zirbelpolster allmählich sich dorsal zu weiten und auf-

zublasen. Seine frontocaudale Achse aber wird, wie S. 105 im Abschnitt III, 3 schon erwähnt, durch das Aufkippen der nasoethmoidalen Schädelregion verkürzt. Zugleich wird der früher rundliche Zylinder durch die Hemisphären frontal eingengt. Durch die Lobi optici wird das caudale Gebiet der Zwischenhirndecke eingekeilt, so daß das Pinealorgan in Längsfalten gelegt wird und die caudale Wand des Zirbelpolsters nur gerade so breit ist wie das Pinealorgan. Infolgedessen wird der Horizontalschnitt des Epithalamus rhombisch. Er ändert sich postembryonal nur noch, indem das Rhomboid fronto-caudalwärts gestreckt wird. Dorsal ist das Zirbelpolster nicht mehr konvex, sondern durch das Pinealorgan eingedrückt.

Die Paraphyse behält ihr dreieckiges Lumen bei. Die Breite ihrer caudalen Wand ist durch die Venen fixiert. Die wenig gefalteten Seitenwände konvergieren frontalwärts. Durch den von vorn unten einwirkenden Druck wird der dorsale, caudalwärts gerichtete Lappen, der bei seiner Vergrößerung auf das Parietalorgan stoßen würde, in 2 laterale Lappen gespalten, die dann die dorsalen Gebiete der seitlichen Zirbelpolsterwände in krause Falten stoßen. Der Eingang in die Paraphyse ist immer noch deutlich zu sehen, besteht jedoch nur in einer feinen Öffnung dicht vor dem Velum und der Commissura aberrans. Das Velum besteht in dieser Periode bereits aus der quergestellten Platte, den Plexus hemisphaerium, den sich entwickelnden Plexus inferiores. Der Plexus medianus macht sich als kleines Spitzchen geltend. Erst in diesem Stadium haben sich die frontalen Thalamuskerné entwickelt und begrenzen mit den hufeisenförmigen, relativ kleinern Habenularganglien das Lumen des Epithalamus lateroventral.

Durch die Verkürzung der frontocaudalen Zwischenhirnachse und den frontalwärts sich entwickelnden Supraoccipitalknorpel wird das Parietalauge in den Bereich des Vorderhirns geschoben. Infolge der Knorpelentwicklung wird ferner der Parietalnerv gestreckt. Er umgibt sich erst jetzt mit einer Bindegewebsscheide, büßt aber ventrocaudalwärts seine Individualität insofern ein, als einige seiner Fasern sich am ventrofrontalen Umfang des Pinealorgans an dessen Wand einverleiben. Der Hauptteil der Fasern jedoch zieht wiederum ins linke Ganglion habenulae, ohne die Commissura superior zu passieren. Jedenfalls konnte ich den Durchtritt nicht sehen. Erst dorsal von der Insertionsstelle, am Pinealorgan, ist wie beim Erwachsenen der Nerv in die Bindegewebsscheide eingehüllt. Die Form des Parietalorgans ist birnförmig, weniger zusammengedrückt als

am Medianschnitt III. Das Pinealorgan ist von Blutgefäßen und kleinen Sinus reichlich umgeben. Die großen, lymphartigen Zellfragmente sind nun auch im Innern der beiden Epiphysengebilde zu treffen, nicht nur außerhalb im Bindegewebe. Der Gliastrang des Tractus pinealis ist noch nicht länger geworden. Er befindet sich dicht caudal von den Ganglia habenulae nur von Pia eingehüllt. Zwischen Tractus pinealis und Ganglia habenulae befindet sich kein Bindegewebe.

In folgenden Punkten, die zugleich als Ergebnis dieses Abschnitts hervorgehoben werden mögen, entfernt sich die Beschreibung der Zwischenhirndecke von bestehenden Literaturangaben.

Das Zirbelpolster bildet sich aus der einfachen, gewölbten Epitheldecke zuerst zu einem hochzylindrischen Gebilde, das ventral eingeschnürt wird, dorsal aber sich weitet bis zur Form eines umgekehrten Kegels. Durch das Pinealorgan wird es flachgedrückt, durch die Paraphyse seine Wand frontodorsal modifiziert.

Die Paraphyse besteht zunächst nur aus einem einfachen glattwandigen Epithelschlauch, treibt dann einen dorsalen, medianen Lappen, der sekundär, sowie er auf die Epiphysengebilde stößt, gespalten wird. Der Eingang zur Paraphyse wird geschlossen, doch nur durch Aneinanderlagerung der Epithelwände, nicht durch Verwachsung. Das Velum transversum besteht bei Embryonen aus dem Stadium O und P (nach DENDY) bloß aus einer kleinen, queren Epithelfalte zwischen Commissura aberrans und Paraphysis, entwickelt sich aber sukzessive zu der quergestellten Plexusplatte mit dem Plexus hemisphaerium et inferiores und dem ontogenetisch relativ jüngsten Teil, dem Plexus medianus. Derselbe fand sich nebenbei bemerkt bei den untersuchten Sauriern nicht, dagegen in bedeutend kleinem Maßstab bei den untersuchten Cheloniern.

Das Pinealorgan bildet sich erst postembryonal zu dem vielfach gefalteten Organ mit der riesigen Oberflächenvergrößerung um, wie sie uns erwachsene Gehirne zeigen. Es ist immer reich an Drüsen und Ganglienzellen. Letztere senden ihre Nervenfasern in den stets vorhandenen, mehr oder weniger langen, sekundären Stiel, den Tractus pinealis, der in der Hauptsache aus Gliazellen besteht und eine Hülle aus der weichen Hirnhaut besitzt. Sekundär kann das Pinealorgan auch eine Endblase im Sinne STUDNIČKA's (142) differenzieren, wie bei Selachiern oder bei *Varanus bengalensis* und *Pseudopus pallasi* unter den Reptilien. Pigment kann zu gewissen Zeiten der Entwicklung diffus im ganzen Organ zerstreut sein in

Form von feinen Körnchen, die wahrscheinlich wieder verschwinden. Beim ausgewachsenen Pinealorgan kommt das Pigment nur in großen Ballen sporadisch vor, an distalen Stellen lokalisiert und nur bei einzelnen Individuen.

Das Parietalauge ist im erwachsenen Zustand entweder birnförmig oder kuglig und während einer gewissen Embryonalperiode dorsoventral abgeflacht. Die Retina ist schon sehr früh in die am Erwachsenen typischen Lager differenziert. Eine Lymphspalte, an Stelle der Molekularschicht, wie sie DENDY für das Stadium R zeichnet, kommt nirgends vor. Noch am Erwachsenen läßt sich die zartfaserige Struktur der Molekularschicht deutlich erkennen. Stets sind die Stäbchenzellen stark pigmentiert und mit konischem Ansatzteil an der Limitans externa versehen. Die Linse ist entweder bikonvex mit starker ventraler Krümmung oder gleichmäßig konvex oder aber plankonvex, letzteres in den flachgedrückten Stadien. In den birnförmigen Augen besitzt sie die starke ventrale Konvexität. In ganz frühen Embryonalstadien kann sie konkav-konvex sein. Nie fand sie sich pigmentiert. Sie hängt immer kontinuierlich mit der Retina zusammen, außer in dem oben geschilderten bindegewebigen Degenerationszustand. Ihre Kerne sind meist zerstreut, selten in Reihen angeordnet. Das dem Corpus vitreum entsprechende Coagulum ist oft dünn homogen, oft netzförmig struiert, meist mit diffus zerstreuten Syncytien mit den mehrfach beschriebenen großen lymphartigen Elementen. Stets ist die Retina mittels eines Parietalnerven mit dem Gehirn in Zusammenhang. Der Nerv ist immer nervös, wenig Bindegewebe wächst dazwischen. Er kann distal gespalten sein; proximal sendet er spät und postembryonal immer wenige Fasern ins Pinealorgan, das Hauptkontingent aber ins linke Habenularganglion. Entgegen DENDY verschmilzt die Supra commissur nie mit der Commissura posterior. Immer sind die beiden Gebilde durch den frontalen epithelialen Teil der Pars intercalaris und durch ein der Supra commissur caudal folgendes, ebenfalls epitheliales Stück getrennt.

Da die eigentümlichen Variationen in der Ausbildung des Parietalorgans nur am Erwachsenen zu beobachten waren und Anklänge weder an den untersuchten Embryonen noch in der Literatur gefunden werden konnten, so sind wahrscheinlich die Modifikationen nur auf spät- oder postembryonale Vorgänge zurückzuführen. Sie hängen jedenfalls zusammen mit der Ausbildung und teilweisen oder vollständigen Rückbildung des Supraoccipitalknorpels. Ein Parietal-

ange war an den Embryonalstadien immer vorhanden. So bleibt das Fehlen an einem erwachsenen Gehirn, wie ich es konstatieren mußte, eine vereinzeltete Tatsache.

Wahrscheinlich sind Pineal- und Parietalorgan nicht so streng voneinander zu scheiden, wie es nach den neuesten Arbeiten scheinen möchte. Ist ja der Parietalnerv sowohl mit den Gauglia habenulae als auch mit dem Pinealorgan verbunden. Der Tractus pinealis bezieht seine Gliafasern und die wenigen Ganglienzellen aus dem Gebiet der Commissura posterior und dem Verbindungsstück zur Commissura superior. Auch bei Säugetieren und Teleosteen ist nach STUDNÍČKA der Tractus pinealis mit der Commissura habenularis verbunden. Der Umstand, daß bei verschiedenen andern Species Teile des einen Gebildes vikariierend für das andere Gebilde eintreten können, weist auf eine funktionelle Abhängigkeit. Für den paarigen Ursprung der beiden Gebilde, wie ihn DENDY befürwortet, spricht der Befund von SAUERBECK (141) an der mißbildeten *Hatteria*, bei welcher paarige, gleichmäßig ausgebildete Epiphysen entwickelt waren.

2. Trichtergergend und Hypophyse.

A. Am erwachsenen Tier.

Wie schon erwähnt, ist das Infundibulum äußerlich in dorsalen und ventralen Teil gesondert. Innerlich jedoch ist die Trennung nicht durchgeführt. Ein einziger, sagittal stark kompresser Hohlraum entspricht dem ganzen zylindrischen Gebilde. Direkt über dem Opticus sowie an der Basis ist das Lumen des Trichters etwas ausgeweitet. Auch die Mamillarbucht bedingt caudal ein kaum merkliches Ausweichen der Seitenwände. Ventrocaudal erscheint der 3. Ventrikel schwach ausgezogen durch den Übergang in den Recessus infundibuli. Dieser ist ein aufgeblasener und vielfach umgewandelter Teil des Infundibulums, hängt aber mit ihm nur vermittels eines ganz dünnen und kurzen Isthmus zusammen (vgl. Fig. B). Eine kleine Spalte vermittelt den Zusammenhang der beiden Lumina (vgl. Fig. F). Der Recessus infundibularis ist von beträchtlicher Größe, wohl ausgebildet und beherrscht, im Bindegewebe eingebettet, die caudale Hälfte des Eingangs in die Hypophysenhöhle. Caudal stößt er an das Operculum der Sattelgrube und lagert auf der eigentlichen Hypophyse, median mit ihr innig verbunden. Der Recessus infundibuli bildet den dorsalen Teil des gesamten Hirnanhangs und

kann nach dem Vorgehen von G. RETZIUS (88) Neurohypophysis benannt werden. Der ventrale Teil, die eigentliche Drüse, die aus der RATHKE'schen Tasche entstanden ist, würde dann Orohypophysis heißen.

Die Längsachse der Orohypophyse ist schräg von hinten unten nach vorn oben gerichtet, sodaß das frontale Ende des ovoiden Körpers die Höhe der Cornua posteriora des Präsphenoïds erreicht. Mit einem medianen Fortsatz, dem Lobus terminalis, greift sie an die anteroventrale Zirkumferenz des Trichters. Die ventrocaudal liegende Spitze der Drüse erstreckt sich bis senkrecht unter den Austritt der Oculomotoriuswurzeln und die Commissura posterior.

Die Carotiden dringen durch doppelt Sförmig gewundene Kanäle des Basisphenoïds in mehrfachen Schlingen in das Hypophysencavum ein und vereinigen sich unter dem Dorsum ehippii. Im Bereich dieser Vereinigung wird die drüsige Hypophyse eingeschnitten. Nach der Kommunikation zieht jederseits an der Grenze zwischen Oro- und Neurohypophyse ein Ast der Arterie dorsofrontalwärts. Dicht lateral und oral von der Pars terminalis hypophyseos tritt er in die Gehirnhöhle hinein. Ein Verbindungszweig mit der zweigabeligen Basilaris umgreift den Oculomotorius, eine 2. Portion zieht frontalwärts zum Chiasma. Oberhalb der Kommunikation der beiden Carotiden liegt ein großer Venensinus, das dorsocaudale Gebiet der Hypophysenhöhle ganz erfüllend. Er ist durch die Musculi pterygoidei interni und die Processus alares des Basisphenoïds flankiert und grenzt dorsalwärts an das vollständig verknöcherte Operculum der Sattelgrube. Zähes Bindegewebe mit spärlichem, fein verteiltem Pigment bildet die Ausfüllmasse der von der Dura ausgekleideten Höhle. Sie ist ziemlich prismatisch, wird frontal durch das dicke, knorpelige Präsphenoïd, ventral durch die gänzlich ossifizierte Basis- und Parasphenoïde abgeschlossen.

Nach der äußern Topographie des Trichtergebiets betrachten wir den Bau des Infundibulum (vgl. Fig. F). Das Chiasma ragt als großer Wulst teilweise in den 3. Ventrikel hinein. Die medialen Tractus optici und die Züge der Decussatio transversa treten stark hervor und verleihen dem Kreuzungswulst ein Relief. Sie grenzen das Infundibulum frontal, teilweise auch dorsal vom übrigen Lumen des 3. Ventrikels ab. Die Züge des basalen Vorderhirnbündels sind an der Innenwand ebenfalls sichtbar und bilden weiterhin die dorsale und dorsocaudale Grenze der Trichterhöhle.

Hinter dem Chiasma senkt sich die Wand des Infundibulum

als dünne beinahe rein epitheliale Lamelle in gleichmäßiger doppelter Biegung zum Sinus infundibuli. Diese Bucht bildet äußerlich die anteroventrale Zirkumferenz des Trichters. Innerlich entspricht ihr eine schwache Ausweitung des sagittal kompressen Trichterlumens. Caudal vom Sinus infundibuli biegt die nunmehr verdickte Bodenwand leicht dorsalwärts um, wird allmählich wieder dünner, sodaß sie beim Übergang in den Recessus infundibuli beinahe epithelial ist. Die caudale Wand des Trichters beginnt beim Recessus als ganz epitheliale Lamelle. Sie biegt zunächst in eine kleine, scharfe, caudalwärts gerichtete Falte ein, vergleichbar dem Sinus superior von v. KUPFFER (71). An den Seitenwänden verläuft die Faltenspur ventralwärts. Nach der Falte verdickt sich die Hinterwand ganz schwach, indem sich den kubischen Epithelzellen wenig Fasern anlagern. Sie ist im Horizontalschnitt halbmondförmig gebogen und zieht dorsofrontalwärts. Zunächst gliedert sich ein schwacher Recessus mamillaris ab. Die Platte der Hinterwand verdickt sich noch mehr und stellt sich fast in die Dorsoventralrichtung ein. Sie birgt in sich die relativ schwache Decussatio retroinfundibularis und kleine Kerngebiete. Diese bestehen aus großen Ganglienzellen, die ihre Achsencylinder über die Medianlinie caudalwärts ins hintere Längsbündel senden. EDINGER (63) beschreibt bei *Taranus* in den frontalsten Ebenen des Haubenwulsts nahe der Medianebene den Nucleus hypothalamicus. Median davon liege ein langgestreckter, (aber) kleinzelliger Kern, der seine Fasern ins dorsale Längsbündel entsendet. HERRICK (69) beschrieb bei *Aspidonectes* den Nidulus fornicis inferior, doch konnte ich die Lagebeziehungen dieses Kerns nicht verfolgen, da die Angaben zu ungenügend sind. Pilosa bildet das Stützgerüst des dorsalen Teils der hintern Trichterwand, Brachypilosa, zum Teil reine Epitheliosa ist im Gebiet des Recessus mamillaris und der Lamina postoptica vorherrschend. Der Sinus infundibuli ist brachypilös mit hohem, cylindrischem Ventrikel epithel ausgekleidet. Seine Epithelzellen sind flaschenförmig mit schmal elliptischen Kernen. Dahinter sitzen in Reihen angeordnet große, schwach gefärbte Ganglienzellen. Nach außen schließt eine feinfaserige Schicht von Nervensubstanz ab. Das hochcylindrische Epithel greift vom Sinus infundibuli aus auch caudalwärts bis zum Eingang in den Recessus infundibuli über. Die Seitenwände des Trichters sind relativ stark verdickt und macropilös. Tubera cinerea und Corpora mamillaria bilden eine frontal und dorsal gleichmäßig dicke Wand, die Tubera frontal und ventral lagernd, die Mamillaria caudo-

dorsal. An einem Exemplar war auf halber Höhe der Seitenwände auf eine kurze Strecke eine schwache Grenzfurche zwischen den beiden Verdickungen sichtbar und mit cylindrischem Epithel ausgekleidet.

Der *Recessus infundibuli* ist zur Neurohypophyse umgewandelt. Er besteht aus einem dorsalen Hohlraum, dessen Wände teilweise noch Ganglienzellen in feiner Fasersubstanz aufweisen, und aus einer vollständig in Drüsensubstanz umgewandelten Partie, welche den noch nervösen Teil zu beiden Seiten caudal und auch ventral umgibt. Der Aufbau des ganzen Gebildes wird am ehesten aus Querschnitten klar. Der *Recessus* besteht in seiner ganzen oralcaudalwärts gerichteten Länge aus einem doppelten, ventral ineinander gebogenen System von Faltungen. Dazu kommen noch einfache Falten und Einstülpungen der dorsalen Wand, namentlich im caudalen Gebiet. Die äußern Wände bestehen aus brachypilösen, dicht gedrängten Epithelzellen, mit spärlichen großen Ganglienzellen und dünnem, feinstreifigem Faserbelag. Die innern dagegen sind ganz drüsig umgewandelt, in Schläuche und Zellenstränge von verschiedenem Kaliber zerteilt. Je weiter peripher sie liegen, um so dünner werden sie. In der unmittelbaren Nähe des nervösen Teils des *Recessus* bestehen sie aus mehrfach geschichtetem Cylinderepithel mit viel Protoplasma und relativ größerem Lumen. Die Kerne sind groß, blaß, rundlich und elliptisch. In den periphersten Teilen des *Recessus infundibuli* gesellen sich in den stärker gewundenen Schläuchen zu den großen Kernformen auch kleine, stark gefärbte, elliptische. Nur in die äußersten Bezirke der Neurohypophyse dringen ventral kleine Blutgefäße ein.

Zwischen die gegeneinander eingeklappten Teile der Neurohypophyse drängen sich ventral die Drüsenschläuche und Zellenstränge der *Orohypophysis* mit ihren vielen Gefäßen und dünnen Bindegewebsmembranen. Die Verteilung der kleinen ovalen Bindegewebskerne läßt genau die oft mäandrisch verschlungenen Grenzen zwischen Drüsensträngen nervöser Abkunft und solchen der *Orohypophyse* erkennen. Auch sind die aus nervöser Substanz umgewandelten Zellenstränge stets dicker als die Zellenstränge der ursprünglichen Drüse.

Das ehemalige *RATHKE'sche* Organ besteht zunächst aus einem ovoiden Drüsenkörper mit caudoventralwärts gerichteter Spitze und größter Ausladung unter dem mittlern Infundibulargebiet. Der ventrale, mehr nach vorn gelagerte Teil der Drüse besteht aus wesentlich dunkler gefärbtern Zellensträngen mit verhältnismäßig wenig Capillaren. Entsprechend der geringen Blutgefäßverteilung ist auch

weniger Bindegewebe eingedrungen. Zwischen den kleinen Bindegewebskernen der dünnen Häutchen, welche die einzelnen Stränge einhüllen, liegen dunkle, beinahe polyedrische Zellen von mäßiger Größe. Ihre Zellkerne sind groß, kuglig bis elliptisch, mit sehr viel Protoplasmahülle. Wenige Kernformen sind stark elliptisch, 3—4mal so lang wie breit, mit wenigem, durchsichtigem Protoplasma umgeben. Über dieser Partie dickerer Zellenstränge, die caudale Spitze des Drüsenkörpers ganz beherrschend, lagert die sehr gefäßreiche obere Drüsenhälfte mit dünnern Epithelsträngen. Frontodorsal ist sie von dem untern Teil durch einen dicken Venenstamm und damit eindringendem Bindegewebe getrennt. Caudal gehen die beiden Gebiete ohne bestimmte Grenze ineinander über. Während im anteroventralen Drüsenteil die Zellenstränge ohne bestimmte Richtung durcheinander geknäelt sind, herrscht im dorsalen Gebiet die Längsrichtung vor. Im dorsocaudalen Teil biegen die Stränge nach der ventralen Partie um und verlieren damit auch ihren mehr oder weniger gestreckten Verlauf. Je weiter caudal, um so mehr Gefäßschlingen zwischen den einzelnen Epithelsträngen. In den periphersten caudalen Gebieten sind oft weite Sinus eingeschlossen. Neben wenigen Zellen mit elliptischen Kernen sind die großen, kugligen und blaßkernigen, protoplasmareichen Elemente im dorsalen Drüsenteil vorherrschend. In beiden Drüsenteilen sind die Zellgrenzen noch sichtbar. Selten ist nur ihre Verbindung mit der Membrana propria des ganzen Zellenstrangs erhalten, sodaß die Stränge aus Syncytien bestehen würden. Daß Drüsengewebe ohne Zellgrenzen vorkommt, deutet auf einen Degenerationszustand der Drüse. Doch läßt sich daraus kaum Funktionslosigkeit ableiten. Kommen ja doch bei Wirbellosen dieselben degenerierten Drüsenzellen häufig vor und können sowohl nur temporär als auch konstant ein Secret abscheiden (BLOCHMANN, 67). Sehr wahrscheinlich repräsentieren die beiden Teile der Orohypophyse nur verschiedene Funktionsstadien.

Frontal entspringt am dorsalen Teil der Orohypophyse als medianer Fortsatz des Lobus terminalis mit wenigen Epithelsträngen und vielen dicken Gefäßschlingen. In seinem Ursprungsgebiet birgt er einen kleinen Blutsinus. Er verbreitert sich nach dorsofrontalwärts gerichtetem Verlauf an der Außenwand des Sinus infundibuli. Seine Gefäßschlingen ranken sich namentlich frontalwärts. Im Bereich der größten Tuberausladung greifen die Drüsenschlingen lateralwärts und verschmelzen mit einer kleinen Ansammlung von Ganglienzellen am lateroventralen Tuberrand. Die Fasern dieses ventralen

Tuberganglions konnte ich nicht weiter verfolgen. Sie scheinen sich in den benachbarten dorsolateral gelegenen Tubergebieten zu verlieren. — An einem Exemplar ist die Insertionsstelle des Lobus terminalis am Gehirn caudalwärts verschoben, sodaß sein Verlauf leicht caudalwärts gebogen erscheint. Die Zellenstränge erreichen das Infundibulum erst dicht vor dem Übergang in den Recessus. Die Gefäße ranken sich dann doch teilweise bis zum Sinus infundibuli an das Ganglion ventralis tuberi. Wo der Lobus terminalis an die Gehirnwand stößt, erhebt sich innerlich das Epithel zu 2- und 3facher Höhe. Der Boden faltet sich und die ganze Wandung erscheint aufgeblasen. Dafür ist aber im Sinus infundibuli das Epithel weniger stark differenziert. Im Bereich des Sinus infundibuli und des Lobus terminalis liegen große Pigmentballen innerhalb der Pia und sogar wenige im Bindegewebe außerhalb derselben.

B. Embryonalentwicklung.

Bei *Hatteria* entsteht die RATHKE'sche Tasche als hohle Ausstülpung der Mundschleimhaut schon sehr früh. DENDY (105) beschreibt die Anlage bei einem Embryo von ungefähr 4 Tagen. Die Rachenhaut ist längst durchgebrochen. Dorsal von der ersten Ausbuchtung liegt der noch weite Querkanal, welcher die beiderseitigen Kopfdarmhöhlen verbindet. Das kleinste Stadium, das mir zur Verfügung stand, hatte eine Länge von 15 mm Schnauzenspitze—Schwanzwurzel, über den Rücken gemessen. Da DENDY von diesem Stadium keine nähere Beschreibung gibt, überhaupt die Entwicklung der Hypophyse nicht weiter berücksichtigt, so möge hier der Befund dargestellt werden. Das Stadium würde in der Skala DENDY's zwischen den Stadien P und Q liegen. Es ist bedeutend weiter vorgeschritten als der älteste Embryo von *Seps chalcydicos*, dessen Hypophysenanlage U. R. ROSSI (133) zeichnet, besitzt aber nach DENDY's Zeichnung eines Embryos aus dem Stadium N bedeutend einfachere Vorstufen. Durch die weite Fontanelle der knorplig angelegten Schädelbasis, zwischen den vorn noch getrennten Schenkeln der Trabekel, zieht von der Mundhöhle aus der hohle, pigmentlose Hypophysenstiel. Zuerst biegt er leicht nach vorn, dann stärker caudalwärts aus. Oberhalb der Schädelbasis wendet er sich ebenfalls stark frontalwärts und bildet mit der obern Wand eine nach vorn gerichtete mediane Knospe. Von der Mundhöhle bis zu dieser Wurzel ist die Weite des Stiels gleichmäßig (siehe

Fig. H). Nur die Mündung in die Rachenhöhle ist verengert und vermittels eines kleinen caudalen Blindsacks nach vorn gerichtet.

Etwa in der Höhe der Schädelbasis entsendet der Hypophysengang eine kleinere fingerförmige, ebenfalls mediane Ausstülpung caudalwärts, dorsal von ihr eine zweite, weit größere und mehrfach gefaltete Knospe. Ihre dorsale Wand ist die Fortsetzung der obern Wand der Frontalknospe. Die große caudale Knospe erstreckt sich auch seitwärts. Mit einer paarigen Ausbuchtung umgreift sie den Stiel von hinten nach vorn, sodaß sie in der dorsalen Ansicht 3lappig ist. Jederseits zieht die Carotis interna, die seitlichen Ausbuchtungen knapp streifend, vorbei zur Sattelbeuge, um die 2gabelige Basilaris aufzunehmen. Die vordere und die lateralen Wände des Stiels bestehen aus doppel-schichtigem, kubischem Pflasterepithel, dessen Zellwände teilweise gut erhalten sind. Beim Übergang in die dorsale Wand werden die Zellen hochcylindrisch und sind in mehreren Reihen angeordnet. Sowohl die ganze dorsale Wand als auch die beiden caudalen Knospen sind aus diesem hohen, mehrreihigen Cyli-derepithel geschichtet. Erst in der Höhe der Schädelbasis unterhalb der ventralen Knospe wird auch die caudale Wandung des Stiels wieder kubisch. Auch in der Mundhöhle, in einem Umkreis rings um die Mündung des Gangs ist das Epithel noch 2schichtig. Wahrscheinlich repräsentieren die aus kubischem Epithel gebildeten Teile der Wand die eigentliche RATHKE'sche Tasche, die Ausbuchtung der Mundschleimhaut. Die aus Cyli-derepithel gebildeten Partien der Knospen, die dorsale und der obere Teil der hintern Wand des Organs sind die der Orohypophyse als Drüse zukommenden Neubildungen. Es fragt sich nun, wie weit die RATHKE'sche Tasche am Aufbau der definitiven Drüse teilnimmt; doch läßt sich dies am besten beim folgenden Stadium ausführen. Die Grenzen des cyli-drischen Drüsenepithels sind schon in diesem Stadium nur noch schwach erhalten. Große kuglige und schwach elliptische Kerne liegen in den Zellen. Von unten und von den Seiten dringt zartes Bindegewebe zwischen die einzelnen Knospen. Über die dorsalen Knospenteile spinnt sich die Pia als einschichtige Zellenlage zwischen Gehirn und Drüse.

Da die Form und Stellung der Hypophyse von dem Verhältnis des Infundibulums zur Hypophyse abhängt, so haben wir die Ent-



Fig. H).

Medianschnitt des
Knospenstadiums der
Hypophyse. 55 : 1.

wicklung der Proportionen zwischen der Länge des Kopfs: Schnauzenspitze—Occiput und seiner Höhe, gemessen durch Hypophysenfontanelle und Zwischenhirndach, ins Auge zu fassen. Im einzelnen sei auf die Ausführungen im Abschnitt: „Entwicklung der embryonalen Hirnform und der Kopfproportionen“ verwiesen.

Das Verhältnis der Länge zur Höhe des Kopfs beträgt bei dem eben beschriebenen Stadium 56,8%. Dabei ist die Sattelbeuge sehr stark. In Zusammenhang damit ist der Trichter auf die Drüsenanlage hinuntergedrückt. Der Boden des Zwischenhirns senkt sich hinter dem Chiasma in einen scharfen Recessus postopticus ein. Er bildet zuerst eine kleine Querfalte, die jedoch median ausgeglichen ist, zieht dann beinahe horizontal über die Drüsenanlage der Hypophysis weg bis zum mittlern Schädelbalken, der aus lockerm Bindegewebe aufgebaut ist. Die hintere Wand des Unterhirns biegt in etwas mehr als einem rechten Winkel dorsalwärts um und wird in der Höhe des Chiasmata in eine jederseits tief gegen das Infundibulum einspringende Querfalte gelegt. Sie ist median schwach entwickelt, stärker seitlich, fließt aber bald mit den Wänden des Infundibulums zusammen und bedingt so eine symmetrische, seitliche Ausladung des Trichterraums. Diese Ausbuchtungen laufen dorsal in eine tiefe Rinne aus, die zwischen den Thalamusganglien und dem Fasersystem der Commissura superior mündet. Sonst ist das Trichterlumen bereits seitlich stark kompreß, eine kleine Ausweitung des Recessus postopticus abgerechnet. Der Boden des Infundibulums und der Recessus mamillaris bestehen nur aus Epitheliosa mit vielen Neuroblasten im Hintergrund der einzelnen Zellen. Das obere Gebiet der caudalen Zwischenhirnwand ist brachypilös, dicht mit Neuroblasten vollgedrängt. Verhältnismäßig wenige der nervösen Elemente sind in diesem Bereich bereits zu Ganglienzellen umgewandelt. Ihre Ausläufer bilden ein dünnes Fasergeflecht, welches den oberen Teil der hintern Wand bedeckt. Auch die Seitenwände sind brachypilös. Rings um den Ventrikel liegen hinter Neuroblasten die Ganglienzellen in Reihen, deren Dichte nach außen rapid abnimmt. Der Trichter besteht auf diesem Stadium hauptsächlich aus den Tubera cinerea. Die caudalen Partien des Unterhirns, die Corpora mamillaria, sind noch nicht differenziert.

Bei einem 2. Stadium von 19,8 mm Länge entsprechend dem Medianschnitt IV zieht von der Mundhöhle aus ein kleines blindendiges Kanälchen ins Bindegewebe hinein. Seine Lage zwischen den beiden Carotiden, etwas frontal von einer gedachten Ver-

bindungslinie zwischen denselben, verrät den ursprünglichen Hypophysenstiel. Die Teile der RATHKE'schen Tasche, welche die untere Wand der ventralen Knospe bildeten, sowie der dorsale Teil des Stiels wurden mit in die Drüse einbezogen. Der Stiel atrophierte in der Mitte seiner Länge, auf der Höhe der Trabekel. W. MÜLLER (11) fand ein ähnliches Verhalten bei Selachiern. Die Wände der einzelnen Knospen haben sich stärker gefaltet und zu Schläuchen zusammengelegt. Der obere Teil des Hypophysenstiels hat infolge seines einseitig kubischen Epithels ein weiteres Lumen bewahrt als die übrigen Schläuche. Vielleicht bildet er das Analogon zur vorhofartigen Erweiterung, die GAUPP (51) für den Hypophyseneingang von *Lacerta*- und *Anguis*-Embryonen beschreibt. Die seitlichen Ausbuchtungen der caudalen Knospe sind nach oben gewachsen und sagittal stark zusammengedrückt, sodaß nicht nur ihr Lumen verschwunden, sondern auch die Wände zum Teil reduziert sind. Diese wohl mit den Seitenknospen GAUPP's (51) identischen Gebilde sind durch die Carotis interna eingebuchtet. Sie liegen median von der Arterie und werden von ihr an die übrigen Teile der Drüse angepreßt. Sobald die Arterien im Bereich des Infundibulums divergieren, folgen ihnen auch die Lobi laterales der Drüse. Sie erreichen beinahe das Infundibulum, sind mit den übrigen Drüsenteilen aber in Zusammenhang. Ihre Stellung zu den Carotiden und zur knorpligen Schädelbasis stimmt vollkommen mit den Angaben von U. ROSSY (125) für die Selachier überein.

Das Verhältnis der Höhe des Kopfs zu seiner Länge beträgt über 70%, hat also beinahe um 15% zugenommen. Infolge der Achsenverkürzung, begleitet von einem dorsalwärts gerichteten Auswachsen der Sphenethmoidalplatte, wird das Chiasmagebiet mit den Tractus und Nervi optici in toto gehoben. Damit in Zusammenhang steht die Abweichung der Lageverhältnisse zwischen Infundibulum und drüsiger Hypophysis. Der Boden des Zwischenhirns hat sich namentlich caudal von der Drüse entfernt. Auch die Form des Unterhirns ist wesentlich verändert.

Im Chiasma hat sich bereits das Gebiet der Decussatio transversa von den übrigen Teilen der Kreuzung gesondert. Der Recessus postopticus ist auf dem Medianschnitt als rechtwinklige Knickung der Zwischenhirnbasis ausgeprägt. Gleichmäßig dünn senkt sich hierauf der Boden des Unterhirns schwach, um nach $\frac{2}{3}$ seiner Länge in sanfter Biegung, dem sogenannten Sinus infundibuli, dorsalwärts gewandt, in der 1. Anlage des Recessus infundi-

buli zu enden. Eine kuglige Erhöhung von Epithelzellen an der Außenwand, eine leichte Einsenkung der Innenseite zeigt uns den Ort des spätern *Processus infundibuli* (siehe Fig. L). Der *Recessus mamillaris* erscheint auf dem Medianschnitt als schwache, noch rein epitheliale Bucht. Die Hinterwand des Trichters ist immer noch ohne besondere Differenzierungen mit dorsoventral verlaufenden Falten. Die Faltungen glaubte ich anfänglich auf die Einwirkung der konservierenden Agentien zurückführen zu müssen. Denn schwerlich konnte sich ein Druck der Augenkapseln in der Hypophysenregion noch in transversaler Richtung geltend machen. Doch sind auch die beiden Schenkel der caudalen quergestellten Falte, die auf dem vorhergehenden Stadium senkrecht zur sagittalen Spalte des Hauptlumens standen, das Analogon des *Recessus geniculi* von HIS (50, 65) nach hinten abgebogen. So müssen demnach die in diesem Stadium so stark dominierenden Bulbi sowohl von vorn als auch von der Seite drücken. Die Epithelauskleidung ist dieselbe wie am vorhergehenden Stadium. Weniger Neuroblasten sitzen in den Seitenwänden des Ventrikels. In ihren caudalen Gebieten sowie an der Hinterwand sind dagegen noch zahlreichere zu erkennen. Die schönsten Entwicklungsstadien der auswachsenden Nervenfasern mit dunklem Ansatzkegel, wie sie HIS (132) für einen 4wöchentlichen menschlichen Embryo beschreibt, sind zu beobachten.

Ein weiteres Entwicklungsstadium in der Ausbildung der *Orohypophysis*, entsprechend dem Medianschnittstadium III, zeigt ein Embryo von 28,4 mm Schnauzenspitze—Schwanzwurzel. Die Drüse hat sich zu einem rundlich ovoiden Körper ausgebildet. Ihre Spitze reicht nach vorn oben. Von hinten und seitlich wird sie durch die Carotiden leicht eingedrückt. Die Knospen sind zu schlanken Schläuchen ausgewachsen, sodaß die Fontanelle beinahe ganz ausgefüllt wird. Das Bindegewebe, auf welchem die Drüse ruht, ist bis auf eine schmale, nach der Mundhöhle abschließende Schicht reduziert. Der Beginn des Hypophysenkanals ist noch durch eine leichte Einbuchtung der Mundschleimhaut markiert. Ein kleiner Bindegewebsstrang bezeichnet die Spur des frühern Stiels. Ventral und lateral zerfällt die Drüse äußerlich in einen breiten, quergestellten, hintern Abschnitt, vom vordern Teil jederseits durch einen starken Bindegewebskeil, der die *Carotis interna* birgt, getrennt. Der frontale Abschnitt, die frühere frontale Knospe, ist in eine symmetrische Drüsenpartie ausgewachsen. Der hintere, mehr dorsale Abschnitt bildet eine einfache Lage von Zellensträngen, deren Ränder

etwas gehoben sind. Die Seitenknospen sind immer noch in Verbindung mit der übrigen Drüse. Das verbindende Stück ist wohl ausgebildet und stärker gefärbt. Die distalen Partien der *Lobi laterales* lagern median und dicht vor den Carotiden, während sie früher in einer Linie mit den Gefäßen standen.

Die Vascularisation der Drüse ist bereits organisiert und wird durch Aste zweier Venen besorgt, die mit der Jugularis in Verbindung stehen. Zahlreiche anastomosierende Capillaren führen das Blut hinzu. Eine sinusartig erweiterte Querverbindung hinter der Drüse kommuniziert caudal mit den Venen im Gebiet der *Basilaris*, deren Adventitia zum Teil aus dem mittlern Schädelbalken besteht. Ästchen, welche die hintern Drüsenteile umspinnen, ziehen dorthin. Auch mit den *Venensinus* der *Orbitae* steht das Gefäßsystem der Drüse wie bei *Lacerta*-Embryonen in Verbindung. Die Sattelbeuge hat sich merklich ausgestreckt, doch ist der Zwischenraum: Infundibularteil—Drüsenteil noch nicht kleiner geworden. Der Boden des Zwischenhirns zieht vom *Recessus postopticus* weg parallel zur Schädelbasis. Nur der hinterste Teil, die Anlage des *Recessus infundibuli*, beginnt als dorsoventral abgeplattetes, hohles Spitzchen der *Orohypophysis* entgegenzuwachsen (s. Fig. Lb).

Bei einer Größe von 34 mm Schnauzenspitze—Schwanzwurzel beträgt das Verhältnis der Höhe des Kopfs zu seiner Länge nur noch 48% (s. Medianschnitt III, Fig. P). Die Gehirnachse ist relativ stark in die Länge gezogen. Der Infundibularteil wird durch das Ausstrecken der Sattelbeuge in die Sattelgrube hinuntergedrückt und erreicht die Drüse. Jetzt aber beginnt der *Recessus infundibuli* sich umzuwandeln. Er bläht sich dorsoventral auf, sodaß das Lumen im Querschnitt zunächst die Form einer auf der Spitze stehenden Raute annimmt (vgl. Fig. J). Bald faltet sich die obere Hälfte jeder Seitenwand 2- und 3mal, die untere Hälfte wird eingebuchtet, sodaß die äußersten, gefalteten Wandpartien überhängen und allmählich die ventralen, eingebuchteten Partien zwischen sich fassen. Eine von der dorsalen Wand schwach einspringende Falte trennt den *Recessus infundibuli* vom übrigen Infundibularteil. Die Wandteile im Bereich des *Recessus* bestehen aus dünnem Geflecht von Nervenfasern und werden durch dichtes, 2reihiges Epithel ausgekleidet. Die dem *Recessus* zugekehrte Faltenseite besitzt auch



Fig. J.

Querschnitt des
Recessus infundibuli
im 1. Umwandlungs-
stadium. 57:1.

das dem Recessus zukommende, dichte Epithel, während der dorsale Teil der Falte sowie der Recessus mamillaris einstufige Epitheliosa ist. Zwischen Recessus infundibuli und Recessus mamillaris befindet sich eine kleine, scharfgeschnittene, kantenartige Falte, die erste Anlage des Sinus superior von v. KUPFFER (71). Dorsalwärts über dem Recessus mamillaris folgt die durch das Kreuzen der Tuberkel schwach verdickte, hintere Wandpartie des Zwischenhirns. Der Recessus postopticus ist auf diesem Stadium sehr scharf. Ja, der durch das Chiasma sich vorwölbende Wulst bildet mit dem zum Infundibulum sich absenkenden Boden des Unterhirns weniger als einen rechten Winkel. Auf $\frac{2}{3}$ der Länge: Recessus postopticus—Eingang in den Recessus infundibuli buchtet sich der Boden des Zwischenhirns ventralwärts und seitlich aus, eine querverlaufende, breite Rinne bildend. Sie erscheint auf dem Medianschnitt als Sinus infundibuli, ist jedoch nicht so scharf ausgeprägt wie der Recessus postopticus. Im Bereich dieser Rinne erhebt sich das Epithel polsterartig zu doppelter und 3facher Höhe. Im Zellenhintergrund sitzen große, blasse Ganglienzellen. Auch die Schicht der Nervenfasern wird dicker und nimmt an der Polsterbildung teil.

Auf einem folgenden Stadium (s. Fig. Lc) hat die Länge Schwanzenspitze—Occiput nur um 3 mm zugenommen, die Höhe des Neuralschädels 7 mm, sodaß das Verhältnis der Höhe des Kopfs auf seine Länge sich um 7% vergrößert.

Wie im Abschnitt über embryonale Hirnformen und die Entwicklung der Kopfproportionen dargetan wurde, entsprechen diesem Stadium starke Massenvergrößerungen im Gebiet des nasalen und des otischen Schädels. Da die vorn und hinten am Schädel dominierenden Massen ein Zusammendrücken der mittlern Teile, namentlich der basalen, bewirken, so können sich die mittlern Kopfpartien während dieses Stadiums nur in dorsoventraler Richtung entwickeln. Dieser Umstand beeinflußt natürlich auch die Form des Unterhirns und der Hypophyse.

Die Hypophysenfontanelle ist noch nicht geschlossen. Indes erstreckt sich eine starke, bindegewebige Lamelle vom ventralen Perichondrium des Basisphenoids aus nach vorn als Ansatz des Processus superior anterior. Auch das Dorsum ephippii besteht schon als Bindegewebsschicht. Der Knorpel des Präphenoids ragt dicht an den vordersten Teil der Hypophyse. Sein ventrales Perichondrium zieht in Gestalt einer zähen Bindegewebshaut, nur in der Mitte noch eine kleine Öffnung übrig lassend, unter der Drüse hin. Das

Loch besitzt jederseits eine Ausweitung, in welcher sich die Carotis interna durch das Bindegewebe hindurchdrängt. Die beiden Schenkel der Sattelbenge: hintere Zwischenhirnwand und vordere Hälfte der Oblongata, bilden einen sehr spitzen Winkel, ja sie laufen beinahe parallel. Die hintere Zwischenhirnwand wird stark nach vorn geneigt. Ihre unterste Partie mit dem Recessus infundibuli wird dabei so dicht auf die Orohypophysis gepreßt, daß die Oberfläche der Drüse ein genaues Negativ zur Unterseite des Zwischenhirnbodens liefert. Der Druck, verbunden mit der Schrägstellung, bewirkt eine Streckung der caudalen Zwischenhirnwand. Die Faltungen sind verschwunden, und der Recessus mamillaris, der am vorhergehenden Stadium so scharf gezeichnet war, ist zu einer flachen Wölbung ausgezogen worden. Der Recessus infundibuli hat sich vergrößert. Dorsalwärts ist er durch eine kleine, scharfe Falte, in die von außen Gefäßschlingen eindringen, vom übrigen Trichtergebiet getrennt. Seine ventrale Wand geht ohne Faltenbildung in sanftem Bogen in die Bodenwand des Zwischenhirns über. Die Einfaltung der Seitenwände ist weiter vorgeschritten und geht allmählich in ein kompliziertes Falten-system über. Das den Sinus infundibularis bildende Polster hat sowohl an Ausdehnung als an Höhe zugenommen. Die vordere Hälfte des Zwischenhirnbodens steigt schräg nach oben und bildet mit dem Chiasma nur einen flachen Winkel, sodaß der Recessus postopticus auf dem Medianschnitt als schwache Bucht kaum zu erkennen ist. Infolge der bessern Entwicklung der Tractus optici und der Decussatio transversa ist der Chiasmawulst stark erhöht, sodaß der Recessus praeopticus gut gezeichnet ist. Die Mamillargegend hat bedeutend zugenommen, und ihr Verhältnis zum übrigen Hypothalamus nähert sich demjenigen im erwachsenen Gehirn. Die im vorhergehenden Stadium nach hinten abgebogenen, ganz caudal gelegenen, seitlichen Lumina des Trichters sind frontalwärts gerückt und auf eine tiefe Rinne reduziert. — Die Orohypophysis liegt schräg nach vorn aufwärts in der Sattelgrube, durch die Carotis interna bedeutend eingeschnürt. Mit der Carotis zieht ein Teil stark vascularisierten Drüsenepithels an die Basis des Zwischenhirns, an der Außenfläche des Sinus infundibuli inserierend und viele Capillaren in die Gehirns-substanz hineinsendend in die Nähe des Ganglion ventralis tuberi. Große, blasse, elliptische und kuglige Kerne liegen in den Zellen der Stränge, die von einer äußerst feinen Membran umgeben sind. Dieser frontale Fortsatz der Drüse liegt in einer Aussackung der Pia, während der übrige Hauptteil der

Drüse außerhalb der Pia liegt und nur von der Dura eingehüllt wird. Der Hauptteil besteht aus denselben Strängen, indes sitzen zwischen den blassen Kernen noch kleine, stark gefärbte, kuglige bis dreieckige Formen. Auch haben die Stränge selber etwas kleineres Kaliber als die wenigen, die an die Zwischenhirnbasis ziehen.

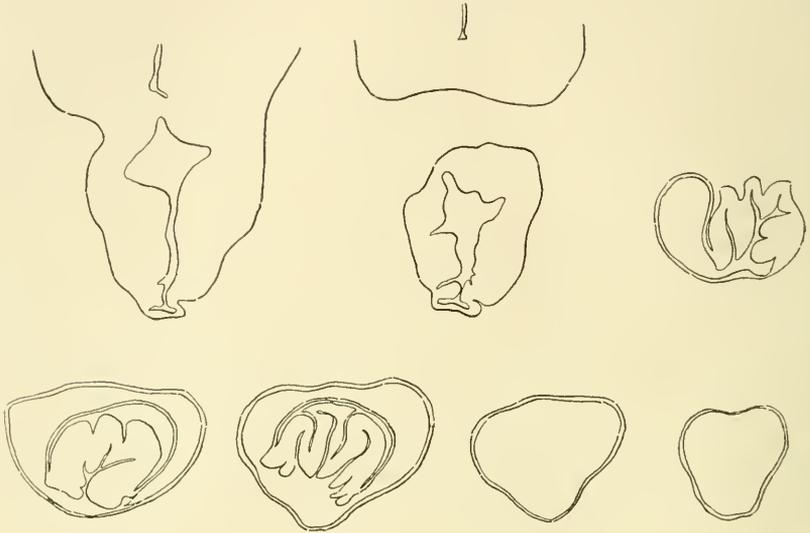


Fig. K.

Umwandlung des Recessus infundibuli zur Neurohypophyse. ca. 40:1.
Schnittserie von vorn nach hinten, jeder 10. Schnitt.

Eine weitere Entwicklungsstufe, welche dem Medianchnitt II entsprechen würde (s. Fig. O), zeigen Tierchen von ca. 12 mm Schnauzenspitze—Occiputlänge. Die Gehirnnachse hat sich wiederum gestreckt, und zwar in einem Maße, daß das Verhältnis der Höhe des Kopfs zu seiner Länge noch ca. 40% beträgt. Damit in Zusammenhang sind die Formen des Unterhirns und seiner Anhanggebilde wiederum verändert (s. Fig. Ld).

Die Hypophysenfontanelle ist bis auf eine kleine Strecke in der Medianlinie am frontalen Drüsenende geschlossen. Wo das Parasphenoid an der hintern Spitze des Präsphenoïds vorbeigleitet, hat die Ossifikation im Bindegewebsknochen noch nicht Platz gegriffen. Das Dorsum ephippii ist schon stark verknöchert und schließt, schräg nach oben vorn verlaufend, die Orohypophyse mit dem Recessus in-

fundibuli in das Cavum hypophyseos ein. Hinten im Winkel, zwischen Dorsum ephippii und Basisphenoid, liegt ein großer Sinus cavernosus. Die Arterie kommt wie beim Erwachsenen von außen hinten nach innen vorn in einem S-förmig gebogenen Kanal, in Schlingen gewunden, in die Schädelhöhle hinein, entsendet einen sinusartigen Verbindungsast auf die andere Seite und zieht seitwärts an der Hypophyse empor. Der Infundibularteil der Hypophyse liegt immer noch unmittelbar auf dem drüsigen Teil. Dieser lagert bedeutend flacher in der Sattelgrube. Sein größter Längsdurchmesser hat sich wagrecht eingestellt, sodaß die Spitze des Ovoids frontalwärts schaut,

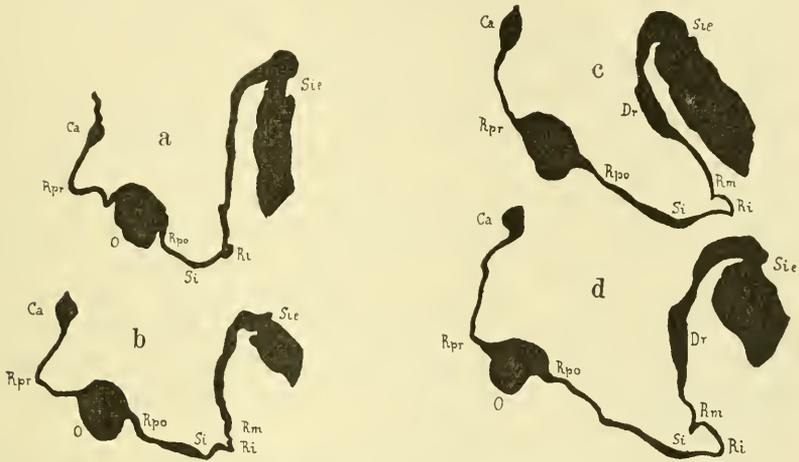


Fig. L.

Längsschnitte durch das Unterhirn der Embryonalstadien (median).

a Medianschnittstadium IV. b Medianschnittstadium III. d Medianschnitt II.
a 17:1, b, c, d 14:1.

Bezeichnungen s. Fig. O.

statt frontodorsalwärts, wie bis dahin. Die Lagerungsänderung der Drüse ging folglich in einer der Aufrichtung des ganzen Schnauzenteils entgegengesetzten Richtung vor sich. Sie schreitet postembryonal in demselben Sinn fort, sodaß die Längsachse der Drüse beim Erwachsenen von vorn oben nach hinten unten gerichtet ist. Auch am Hypothalamus ist der früher erwähnte Richtungs- ausgleich der Schädelachse nicht spurlos vorübergegangen. Die an die Drüse grenzende Partie des Trichters ist jedenfalls durch den Eintritt der Carotiden und ihre Verzweigung schon früher fixiert gewesen. Die Achse der frühern Knickung scheint ungefähr in der

Mitte der Zwischenhirnbasis zwischen Sinus infundibuli und Recessus postopticus zu liegen. Wenigstens läßt sich eine Querfalte, die an jener Stelle die Zwischenhirnbasis durchfurcht, als Resultat des Richtungsausgleichs deuten. Da der Opticusantritt wiederum einen Fixpunkt vorstellt, so ist die Entstehung der Falte beinahe unvermeidlich.

Der Ort der Faserkreuzungen im Chiasma, fast tafelförmig im vorhergehenden Stadium, ist nun kappenförmig gebogen, wie W. MÜLLER (11) auch bei Selachiern erwähnt. Er senkt sich etwas ventralwärts ein. Dadurch werden Recessus praeopticus und postopticus besonders scharf gezeichnet. Dicht über dem Chiasma, hinter dem Recessus praeopticus, stülpt sich der 3. Ventrikel, jederseits hufeisenartig über den Opticus sich legend, aus. Je ein Schenkel des Hufeisens greift dorsal, der andere ventral dem Opticus entlang. Der dorsale Ast erstreckt sich bis zu $\frac{1}{4}$ Opticuslänge und hat dreieckigen Querschnitt. An seiner Außenfläche verzweigt sich ein Ästchen der Ophthalmica. Die doppelten Aussackungen sind Überreste des frühern Augenblasenstiels und bestehen nur aus Epitheliosa. Dazwischen ist der basale Teil der Lamina infraneuroporica schwach verdickt und pilös. Der Sinus infundibuli ist nur noch eine ganz flache Bucht. Die Mamillarbucht ist caudalwärts durch eine tief einspringende Falte der Gehirnwand scharf gegen den Recessus infundibuli abgesetzt. Das Gebiet der retroinfundibularen Kreuzungen ist wiederum besser ausgebildet.

Die größte Differenz aber mit dem vorherigen Stadium weist der Processus infundibularis auf. Wie bereits erwähnt, ist er dorsal scharf abgegrenzt. Seine Einmündung in den 3. Ventrikel ist quer-oval. Die ventralen Teile der Seitenwände und die schmale Basis haben sich ganz eingestülpt, bilden eine sekundäre Blase, die seitlich zusammengedrückt ist und deren Wände symmetrisch in Falten und Krypten gelegt sind. (Vgl. Fig. K, welche den Umwandlungsmodus des Recessus infundibuli in Querschnitten, von vorn nach hinten fortschreitend, zeigt.) Die obern Partien der frühern Seitenwände blähen sich beiderseits stark auf. Im caudalen Recessusgebiet legen sie sich als einfache, kuglige Hülle um die sekundäre Blase, die in der obern Medianzone wiederum tellerförmig eingefaltet ist; weiter vorn legen sich die aufgebauchten Seitenwände als paarige Blasen dem medianen Einfaltungssystem zur Seite. Nahe der Einmündung in den 3. Ventrikel sind die obern Seitenwandteile noch normal und nur die untern gefaltet.

Die Epithelauskleidung des Hypothalamus verhält sich ähnlich wie in den vorhergehenden Stadien. Über der Opticuskreuzung und der Decussatio retroinfundibularis liegt auch in der Medianzone zylindrisches Epithel. Nur eine dünne Schicht Nervenfasern mit 2—3 Reihen großer Ganglienzellen verbindet die Ganglienmassen der Mamillaria, die noch nicht stark gesondert sind. Im hohen vielschichtigen Cylinderepithel des Sinus infundibuli sitzen mehrere Reihen großer, schwach gefärbter Ganglienzellen. Kleine, stark gefärbte Zellkerne mit einem dünnen, feinfaserigen, radiärgestreiften Polster überdecken die Ganglienzone nach außen. Ganz allmählich geht diese Wandstruktur in diejenige des Recessus infundibuli über. Die äußere, dünnwandige Blase des Recessusgebiets wird durch ein schwach erhöhtes Epithel mit kleinen, flaschenförmigen Kernen im Zellhintergrund ausgekleidet. Dazwischen sitzen spärliche, etwas größere, rundliche Ganglienzellen. Ein dünnes Fasergeflecht umsäumt diese Epithelzone nach außen. In den Seitenteilen und Krypten der innern, dickwandigen Blase ist das Epithel wieder höher mit reichlichen Ganglien- und Neurogliazellen und teilweise sehr dickem Überzug von Fasergeflecht.

Die Orohypophysis füllt mit ihren Drüsensträngen und Gefäßschlingen 2 Drittel der Länge und 1 Drittel der Höhe des Hypophysencavums aus. Da das Dorsum ephippii dorsal bis in die Mitte des Recessus mamillaris reicht, dort mit kolbiger Verdickung endigend, so ist der Türkensattel in diesem Stadium relativ groß, trichterförmig, mit ventrocaudal gerichteter Achse. Die Achse der Drüse jedoch ist, wie schon erwähnt, horizontal gestellt. Die obere Hälfte der Höhle wird durch den umgewandelten Recessus infundibularis eingenommen. Von der Drüse hat sich nun deutlich ein Lobus terminalis sive anterior abgesondert. An der frontalen Berührungsstelle Drüse—Recessus, wo die 2 Hauptäste der für die Drüse bestimmten Venen an sie herantreten und die beiden Carotiden eine laterofrontale Biegung bilden, entspringt er median als dünner Drüsenteil, reich an Gefäßschlingen. Die ihn einhüllende Pia ist leicht pigmentiert.

Greifen wir kurz die Hauptpunkte aus den Entwicklungsphasen der Hypophyse heraus. Das erste beobachtete Stadium ist das gestielte Knospenstadium. Eine klappige, dorsale und eine einfache, ventrocaudale Knospe sitzen an dem dünnen, hohen Stiel. Das Infundibulum ist noch ohne Recessus, ein einfacher Sack. In der Folge atrophiert der Stiel. Sein oberer Teil,

die mediane Partie der dorsalen Knospe sowie die ganze ventrale wandeln sich durch Einfaltung ihrer Wände zunächst in Drüenschläuche, später beinahe vollkommen in solide Zellenstränge um. Die lateralen Partien der obern Knospen bilden die Seitenknospen. Langsam tritt der Trichterteil mit dem Recessus infundibuli hinzu, dessen aktives Wachstum schon W. MÜLLER (11) und W. HIS (50) betont haben. Aus aktivem Wachstum, verbunden mit aktiver Formveränderung resultiert das doppelt und 3fach gefaltete System der Infundibulardrüse. Während einem bestimmten Stadium der Sattel- und Oblongatabeuge, unter dem Einfluß der Ausbildung von Nasen- und Ohrkapsel, am Ende der Periode der präponderierenden Wachstumsgeschwindigkeit der Gehirnmasse, erfolgt die Angliederung des Infundibularteils an den Drüsenteil der Hypophyse. Fortgesetztes Ausstrecken der Gehirnachse im Gebiet der Sattelbeuge preßt die beiden Organteile gegen und zum Teil ineinander. Erst nach dem Beginn der zweiten, definitiven Ausstreckungsperiode, am Ende der Embryonalzeit, beginnt das eigentliche Wachstum der Hypophyse verbunden mit einer vermehrten Vascularisation.

Mit in den Aufbau der Hypophyse einbezogen wird auch das den Sinus infundibuli bildende Polster. An seiner Außenfläche inseriert die Pars terminalis der Orohypophyse, wahrscheinlich die Epitheldifferenzierungen im Innern teilweise bedingend. Stets liegen an der Ursprungsstelle des Lobus terminalis aus der übrigen Drüsenmasse die Carotiden dicht laterocaudal, wenden sich aber sofort laterofrontalwärts, um in die Gehirnhöhle zu entrimmen. Nie habe ich an der Stelle direkte Vascularisation durch die Arterie finden können. Erst nach der Kommunikation mit der Basilaris sendet die Carotis ihre Zweige frontalwärts an den Gefäßplexus des Unterhirns.

C. Vergleich mit den Formen anderer erwachsener Reptilien.

Nach dieser ontogenetischen Entwicklungsreihe des Recessus infundibularis möge die Beschreibung einiger Befunde an andern erwachsenen Reptilien folgen.

Am einfachsten verhält sich bei den untersuchten Arten der Recessus infundibuli von *Testudo graeca*. Als ein stark dorsoventral abgeplatteter Sack, dessen Wände teilweise sogar aufeinanderliegen, lagert der nervöse Teil über der drüsigen Hypophysis. Durch eine Pialamelle, die teilweise von Gefäßen durchsetzt wird, ist er von seiner Unterlage geschieden. Caudal spaltet er sich nur kurz und

zu äußerst in 2 Lappen. Frontal legen sich jederseits 2—3 aufeinanderfolgende, aufgeblähte Ausbuchtungen teilweise über die Orohypophysis hinunter. Kurz vor der Einmündung ins Infundibulum schiebt sich die ventrale Wand des Recessus in 5—6 Längsfalten zusammen, die auch auf die breite caudale Partie des Zwischenhirnbodens übergreifen. Sie besteht aus einem dicken, feinfaserigen Nervenpolster von hohem Epithel besetzt. Kleine Zellkerne sind in das Polster eingestreut. Die dorsale Recessuswand dagegen ist glatt über die ventrale gespannt und besteht nur aus ganz schmalem Faserbesatz und einer Schicht Zylinderepithel. Der Eingang ins Infundibulum ist eine Querspalte. Gegen das Chiasma wird der Boden des Zwischenhirns schmal bis auf $\frac{1}{10}$ seiner caudalen Breite. Die Längsfalten verschwinden, zunächst an der innern Wand, dann aber auch äußerlich vollständig. In diese nach vorn auslaufenden Falten nun verzweigt sich die Pars terminalis der Orohypophysis. Sie besteht nur zu einem verschwindend kleinen Teil aus Drüsenepithel. Den Hauptbestandteil des wiederum T-förmig ansetzenden Lobus anterior bilden die reichverschlungenen Capillaren. Sie füllen die externen Falten am Gehirnboden ganz aus. Nur eine zarte, pigmentlose Bindegewebslamelle umgibt den innerhalb der Pia sitzenden Lobus. Seine caudale Fortsetzung wird durch den dorsalen Teil des Lobus medius der Orohypophysis gebildet. Er besteht bei *Testudo graeca* aus einem dorsoventral abgeplatteten Sack, der horizontal über die untere Partie der Drüse gelegt ist und lateral über sie herunterhängt. Dieses Gebilde hat jedenfalls BELA HALLER (100) den Anlaß zur Konzeption seines Begriffs Sammelschlauch gegeben; es sieht vielleicht auch auf rasch durchmusterten Sagittalschnitten ähnlich aus. Seine Wände bestehen aus 3—4reihigem Zylinderepithel mit flaschenförmigen Epithelzellen. Kleine, stark gefärbte Kerne mit wenig Protoplasma wechseln ab mit großen, blassen Kugelkernen und großem Protoplasmabesatz. Das Innere des Sacks, dessen dorsale Wand die ventrale beinahe berührt, ist von einem dichten Coagulum erfüllt. Die ventrale Partie der Drüse besteht aus mäandrisch verschlungenen Schläuchen mit kleinen und großen, oft ganz reduzierten Lumina. Ebenfalls mehrfach geschichtetes Zylinderepithel setzt die Wände der Schläuche zusammen. Doch treten die kleinen, schwach gefärbten Kernformen fast ganz zurück. Die Kerne sitzen im Zellhintergrund, der vordere Zellteil ist mit Plasma angefüllt. Reichliches, doch pigmentloses Bindegewebe hüllt die einzelnen Schläuche ein. Da der Plasmabesatz

dem dorsalen Sack fehlt, ist es möglich, daß die Anwesenheit von Plasma einen bestimmten Funktionszustand andeutet.

Ein weiteres Umwandlungsstadium des Recessus infundibuli bietet *Emys europaea*. Kurz nach seinem Eintritt in die Fontanelle unter dem bindegewebig verlängerten Dorsum ephippii besitzt der Recessus die Form eines breiten etwas abgeflachten Sacks. Ventral bildet er die direkte Fortsetzung des stark verbreiterten Trichterbodens. Zunächst wird er wenig caudalwärts in 6—8 senkrecht und parallel zueinander verlaufende Krypten eingeteilt. Die lateralsten Krypten bilden seitlich sekundäre Falten und Divertikel. Weiter caudal verzweigt sich auch das zweitäußerste Kryptenpaar. Die dendritischen Verästelungen der Lumina greifen immer mehr median, bis schließlich der ganze Recessus in lauter dünne, epitheliale, vielfach gewundene Ausstülpungen zerfällt. Sie nehmen vollständig den Charakter von Drüsenschläuchen an. Indessen liegen zwischen ihnen dünnere, bindegewebige Septa und fast keine Capillaren. Im Bereich der größern Krypten bestehen die Wände aus einfachem, hohem Cylinderepithel mit dunkelgefärbten, kleinen Nervenzellen in einer Schicht fein verflochtener Fasern. Die letzten und kleinsten Faltungen aber sind rein epithelial, aus 2—3schichtigem Epithel mit größern und kleinern, rundlichen Zellkernen und viel Protoplasma zusammengesetzt.

Bei den übrigen Teilen des Unterhirns fällt besonders die eigentümliche Stellung des Chiasmas auf. Der Ort der Faserkreuzungen bildet eine senkrechte Platte, die dorsal etwas caudalwärts geneigt ist. Der Recessus praeopticus bildet fast einen senkrechten Winkel, die Überreste des Augenblasenstiels sind in oral-caudaler Richtung breite, fast geschlossene Taschen. Der Recessus postopticus ist durch kreuzende Tuberfasern verwischt. Im Bereich des Sinus infundibuli ist die Lamina postoptica nur schwach verdickt. Der epitheliöse Sinus superior scheint in den Recessus infundibuli mit einbezogen zu sein. Beim Übergang des Recessus infundibuli in den Recessus mamillaris wird das Epithel stark erhöht und zweiseitig mit vielen dunklen Kernen ausgefüllt. Der Recessus mamillaris besitzt niedrigeres Epithel mit dünnem Faserbelag. Er ist gut ausgeprägt, da das Gebiet der Decussatio retroinfundibularis stark in den Ventrikel vorspringt. Das Lumen des Ventrikels im Unterhirn hat die Form eines 3seitigen Prismas mit dorsaler Kante. Überdies erscheinen die Wandteile lateral vom Recessus mamillaris stark aufgeblasen.

Die Orohypophyse ist ein dorsal plattgedrückter Körper, vorn und hinten etwas ausgespitzt, ventral mit schwacher Kante, 4mal so lang wie hoch. Seine Längsachse ist horizontal gerichtet und erstreckt sich frontal bis senkrecht unter den hintern Teil des Chiasmas caudal bis zur Oculomotoriuswurzel. Hinten bildet die Orohypophyse eine schwache Konkavität, um den Recessus infundibuli aufzunehmen. Sie besteht aus mäandrisch verschlungenen Drüsensträngen, deren histologische Struktur G. STERZI (129) des genauesten beschrieben hat. Dorsofrontal lagert ihr eine dünne Schicht längsverlaufender Drüsenschläuche auf, das Analogon des dorsalen Sacks bei *Testudo*. Von dieser Schicht entspringt im Bereich des Sinus infundibuli der Lobus terminalis mit kurzem Ansatzteil. Rasch verbreitert er sich am Infundibulum als dorsoventral flachgedrücktes Gebilde. Reusenartig senken sich die verzweigten Gefäßschlingen in die Substanz des Unterhirns in einen kleinen Haufen Ganglienzellen dicht neben der Medianlinie. Am ventralen Rand der Drüse entspringt, in dünnes Bindegewebe eingehüllt, ein einzelnverlaufender Drüsenstrang von einer Gefäßschlinge begleitet. Das mediane Gebilde endet in einer caudalen kleinen Knochenhöhle ohne weitere Differenzierung. — Die Drüse liegt ventral dem Basisphenoid auf. Wenig lockeres Bindegewebe füllt vorn und hinten das im ganzen prismatische Cavum aus. Die Carotis zieht ohne vorherige Kommunikation lateral von der Drüse an der Grenze zwischen Oro- und Neurohypophyse, frontodorsalwärts mit lateraler Biegung am Ursprung der Pars terminalis.

Schon STIEDA (60) und W. MÜLLER (11) beschreiben die Hypophyse der Schildkröte. Beider Autoren Angaben sollen für *Emys* und *Testudo* gelten. Da aber die Organe der beiden Tiere so verschieden gebaut sind, so ist die Beschreibung für keins der Tiere in toto richtig, sondern gilt bald für die eine Art, bald für die andere. STIEDA gibt Pigment in der Hypophyse an, doch konnte ich weder bei *Testudo* noch bei *Emys* solches finden, nicht einmal im Bindegewebe der Sattelgrube. Trotzdem er den Gegensatz zwischen Recessus infundibuli und der aus dorsaler und ventraler Partie zusammengesetzten Drüse betont, so hat er wohl die Strukturverhältnisse des Organs nicht ganz richtig dargestellt, denn seine quantitativen Größenverhältnisse der beiden Bestandteile stimmen nicht mit den von mir gefundenen überein. G. STERZI (129) hat die histologischen Verhältnisse der „parte media della ipofisi, che circonda il lobo nervoso“ so genau beschrieben, daß ich seine „parte

media“ sogleich als den zu Krypten umgewandelten Teil des Recessus infundibularis erkennen konnte. Auch stimmen die Lageverhältnisse ganz genau mit dem auf Querschnitten prächtig zutage tretenden Recessus. Die zwischen den einzelnen Epithelialwindungen auf Sagittalschnitten sichtbaren Inselchen feinsten Nervenfasern und die Anwesenheit von viel Protoplasma gaben STERZI die Veranlassung, große Tropfen hyaliner Substanz zu beschreiben. Auch zeichnet er im Medianschnitt von *Emys* eine Carotis, trotzdem keine Kommunikation stattfindet.

In dritter Linie möchte ich den Recessus infundibuli von *Lacerta ocellata* zum Vergleich beiziehen. Er läßt sich zwanglos an die Formen bei *Emys* anschließen. Die äußern Umrisse sind dieselben; bloß tritt bei *Lacerta* die Nervensubstanz als solche an Masse noch mehr zurück. Gleich hinter der Grenze zwischen Recessus und Infundibulum sind die Wände der Neurohypophyse stark gefaltet. Das Lumen ist in eine Unzahl kleiner Krypten abgeteilt, die gleich nach ihrer Bildung rein epithelial und zu einzelnen Schläuchen und Zellensträngen abgegliedert werden. Aus nervöser Substanz umgewandelte Epithelstränge bilden deshalb auch bei *Lacerta* den Hauptbestandteil des Recessus, welchen STERZI bei *Varanus avenarius* und *Lacerta viridis* wiederum als „parte media della ipofisi“ beschreibt. Bei *Emys* liegt die Grenze zwischen Drüsensträngen nervöser Abkunft und denen der Orohypophysis sozusagen in einer Fläche, doch bei *Lacerta ocellata* greifen die Drüenschläuche ineinander, sodaß die Grenze der beiden Gebilde schwer zu verfolgen ist.

Die Orohypophysis ist ein einheitlicher, dorsoventral flachgedrückter, ovoider Körper mit frontal und schwach dorsal gerichteter Spitze. Sie reicht caudal bis senkrecht unter den Oculomotoriuskern, frontal unter die halbe Länge der Lamina postoptica. Der Recessus infundibuli läßt nur die frontale Spitze der Orohypophysis unbedeckt, caudal hängt er sogar über sie hinunter. Ein Lobus terminalis fehlt gänzlich. Die Gefäße können deshalb auch nicht mit diesem Hypophysenteil ans Unterhirn ziehen, sondern kommen caudal aus dem Gebiet hinter dem Zwischenhirn und bilden nur einen kleinen Gefäßplexus. Auch die kleine Ansammlung von Ganglienzellen am lateroventralen Tuberrand fehlt vollständig. — Durch einen langen Knochenkanal kommt die Carotis interna in die Sella turcica, vor ihrem Eintritt einen Ast an den Gaumen abgebend. Ohne Kommunikation mit der Arterie der andern Seite zieht sie caudal und etwas

lateral von der Hypophysis in die Gehirnhöhle, um mit der median vom Oculomotorius verlaufenden Basilaris zu konfluieren. Eine kleine, relativ sehr kleine Ophthalmica folgt dem Oculomotorius. Die andern Äste verlieren sich am Zwischenhirn und an der Haube. Die Drüse liegt, von wenig schwach pigmentiertem Bindegewebe umgeben, in eine Muskelmasse eingebettet. Der Venensinus, der bei *Hatteria* die ganze, dorsocaudale Partie der Sattelgrube erfüllt, ist bei *Lacerta* in kleinere Abteilungen ventral und caudal von der Drüse zersprengt. Der hintere Teil der Sattelgrube ist nur durch einen dünnen Fortsatz des Basisphenoids von der Mundhöhle abgeschlossen. Die Lamina postoptica ist sehr dünn. Das Chiasma liegt beinahe ganz außerhalb des 3. Ventrikels. Nur die Decussationes transversa et supraoptica ventralis bilden im Lumen einen kleinen Wulst. Der Sinus infundibuli ist scharf gezeichnet, da sein caudaler Schenkel durch den Recessus infundibuli dorsalwärts gebogen wird. Im Bereich des Sinus infundibuli resultiert daraus eine kleine Ausweitung des sonst engen Trichterlumens. Das Epithel des Sinus dagegen ist wenig differenziert, die Verdickung der Faserlage sehr gering. Beim Umbiegen der Gehirnwand aus dem Recessus infundibuli in den schwach entwickelten Sinus dorsalis verdickt sich die Wand; das Epithel wird 2 und mehrreihig; in dem Faserbelag liegen große, blasse Ganglienzellen. Diese Differenzierung erinnert an *Emys*, nur ist sie bei *Lacerta* weiter fortgeschritten. Statt einer Gefäßschlinge wie bei *Emys*, liegt bei *Lacerta* ein beträchtlicher arterieller Blutsinus außerhalb der Gehirnwand. Der Recessus mamillaris ist beinahe rein epithelial, dünner als bei *Hatteria*. Das Gebiet der Decussatio retroinfundibularis springt weit in das Ventrikellumen vor, sodaß der frontale Teil der Haube horizontal zu liegen kommt. In den Seitenwänden des Hypothalamus stimmt *Lacerta* mit *Hatteria* überein.

Ganz analog, nur etwas extremer gebaut, ist die Hypophyse von *Chamaeleo*. Die Sattelgrube ist wenig tief, nach oben durch das stark bindegewebige Dorsum ephippii fast ganz verschlossen. Die durch Basis- und Parasphenoid gebildete Basis ist eine dicke, sparrige, ganz ossifizierte Knochenplatte. Lateral wird die Hypophyse vom Abducens und den Musculi pterygoidei interni flankiert. Sie ist oben gewölbt, unten flach dem Basisphenoid eng anliegend. Oral stößt sie direkt ans Präspnenoid, caudalwärts an den großen Sinus cavernosus. Das Organ wiederholt genau die Form des ihm zu Gebot stehenden Raums. Normal zu einer Gehirnnachse: Mitte Oblongata—Mitte Vorderhirn, reicht es frontal senkrecht unter die

vordere Hälfte des Mittelhirndachs, caudal unter den hintern Cerebellarrand. Seine Längsachse ist parallel dem frontalen Schenkel der Nachhirnbasis. Die Carotiden ziehen aus einem langen Knochenkanal unter die Sella tureica, kommunizieren zunächst, ziehen dann, die Orohypophysis flankierend, frontodorsalwärts und teilen sich in eine starke Ophthalmica und den Kommunikationsast mit der Basilaris. — Ventromedian, die hinterste Spitze ganz beherrschend, liegt die kompakte Orohypophysis mit ihren dicken Drüsenschläuchen im Cavum. Eine zarte Membran hüllt die einzelnen Zellenstränge ein. Sie liegen eng aneinander mit verhältnismäßig wenig Capillaren dazwischen. Ihr Lumen ist meist ganz reduziert, da die hohen Epithelzellen zusammenstoßen. Die einzelnen Zellwände sind fast immer ziemlich gut zu erkennen. Große elliptische Kerne, seltner runde Formen, sitzen in wenig Protoplasma gebettet zwei- oder dreireihig hintereinander. Oral stößt die Orohypophysis mit ihrer ganzen Vorderfläche an die Basis des Zwischenhirns. Vermittels einer stark bindegewebigen Schicht wuchert sie mit wenigen Drüsenschläuchen an die Außenfläche des Sinus infundibuli. Zapfenförmig, relativ wenig Capillaren bergend, greift sie in die Gehirnsubstanz ein. Dieses frontal der Drüse aufsitzende Gebilde ist der Lobus terminalis, hier nicht als freie Verbindungsbrücke zwischen Drüse und Sinus infundibuli ausgespannt, sondern hart zwischen beide Gebilde eingekeilt. Nur median ist er, von der Ventralseite betrachtet, etwas sichtbar. Weit aus den größten Teil der Hypophyse aber bildet der Recessus infundibularis. Er legt sich ganz über die Orohypophysis, nur ihre caudale Spitze unbedeckt lassend. Zu beiden Seiten hängt er wulstartig über sie hinunter (gerade wie W. MÜLLER vom Rochen erwähnt), sodaß auch in der Seitenansicht nur die caudale Spitze sichtbar ist. Median ist er tief in das Rachenhautderivat eingekeilt. Vom frontalen Ende des Dorsum ehippii biegt eine bindegewebige Spange zurück und nach unten bis auf die Orohypophysis, den Recessus infundibuli vom übrigen Cavum gegen den Sinus cavernosus abschließend. Von dieser Spange strahlen auch starke Bindegewebszüge zwischen die einzelnen Teile des Recessus parallel und horizontal nach vorn. Der Recessus infundibuli ist beinahe ganz in dicke Drüsenschläuche umgewandelt. Nur ein kleiner, ovaler Teil ist nervös geblieben. Jedoch ist das Lumen ebenfalls in viele Krypten eingeteilt und das mediane Bodengebiet längsgefaltet. Von diesem nervösen Teil aus strahlen zunächst fingerförmige Fortsätze caudalwärts, die bald hinter ihrem Entstehungspunkt rein epithelial

werden und zu Drüsenschläuchen auswachsen, deren Kaliber größer ist als dasjenige der darunter liegenden Zellstränge der Orophypophys. Eine dicke Membran mit kleinen, stark gefärbten Kernen begrenzt die einzelnen Schläuche. In den hohen Cylinderzellen liegen große, kuglige und elliptische, blasse Kerne, daneben kleinere, spindelförmige und dreieckige, stark tingierte Formen in viel Protoplasma, das wie wolkiges Secret aussieht, eingehüllt. Das noch nervöse Recessusgebiet, dicht hinter dem Infundibulum, ist ziemlich dünnwandig. Wenige große Ganglienzellen sitzen in einem Geflecht von Neuroglia und wenig Nervenfasern. Gegen das Umwandlungsgebiet hin werden die Ganglienzellen häufiger.

Schon der caudale Boden des Zwischenhirns ist gefaltet. Genau in der Medianebene ist er vom Chiasma bis zum Recessus infundibuli gleichmäßig dünn. Zu beiden Seiten aber wölbt er sich empor, bildet 2 stark längsgefurchte, zerklüftete Wülste. Sie sind faltenartig angeordnet und stoßen median beinahe zusammen. Hohe Epithelzellen, in deren Hintergrund Ganglienzellen sitzen, umsäumen überall die Konturen. Da das Chiasma ganz außerhalb des Ventrikels liegt, ist kein Recessus postopticus ausgebildet. Die präoptische Bucht dagegen ein flacher Winkel, welche durch die frontodorsalwärts gerichtete Lamina infraneuroporica nur schwach angedeutet ist. Der Recessus mamillaris bildet eine ziemlich tiefe Falte, in der Medianebene rein epitheliös, wie ihn W. MÜLLER für die Selachier schildert. Ganz niedriges Epithel überzieht auch das verdickte Decussationsgebiet, das einheitlich gebaut ist. Die Haube ist relativ dünn. Der Sulcus interencephalicus indes, dessen Form wesentlich durch die Stellung und Form der Oculomotoriuskerne bedingt ist, erscheint bei *Chamaeleo* tief und scharf ausgeschnitten. Beim Übergang des Hypothalamus in den Thalamus ist das Lumen des 3. Ventrikels eine sagittale Spalte. Ventralwärts wird es weiter, und der Boden des Ventrikels ist verbreitert wie bei *Testudo* und *Emys*. In der Mamillargegend finden sich große, laterale Ausbuchtungen in der dünnen Gehirnwand vor.

D. Schlußfolgerungen, die sich aus der vergleichenden Beschreibung ergeben.

An die eben beschriebenen Formen reihen sich die Verhältnisse der *Hatteria* an. Der Recessus infundibularis ist wohl bei der Brückenechse morphologisch am kompliziertesten gebaut. Seine

histologische Struktur stimmt mit Formen wie *Emys*, *Lacerta* und *Chamaeleo* vollkommen überein. Was die Differenzierung des Sinus infundibuli anbetrifft, nimmt *Hatteria* eine Mittelstellung ein. *Lacerta* hat kaum eine Andeutung. *Testudo* und *Emys* eine verhältnismäßig schwache Ausbildung des Infundibularpolsters. Bei *Hatteria* finden wir typische Entwicklung des Gebildes; *Chamaeleo* besitzt die reichste Entfaltung. Hand in Hand mit der Ausbildung des Sinusepithels geht die Differenzierung des Lobus terminalis der Hypophyse. Bei *Lacerta* ist an seiner Stelle ein reduzierter Gefäßplexus, ohne Zusammenhang mit der Drüse. *Testudo* besitzt einen kleinen, meist aus Gefäßen bestehenden Lobus; bei *Emys* ist er in toto ausgebildet, doch nur mit schwachem Ansatzteil. Der Lobus terminalis von *Hatteria* ist in stammförmigen Ursprungsteil und 2gabelig ausgebreitete Verzweigung gegliedert. Er besitzt den reichlichsten Anteil an Drüsensträngen, jedoch bei 3 Exemplaren verschieden stark. Bei *Chamaeleo* ist schon der Ansatzteil an der Drüse verdickt, der Lobus terminalis ein sagittal fächerförmig ausgebreitetes Gebilde, das mit verhältnismäßig großer Fläche an der Zwischenhirnbasis inseriert.

Wahrscheinlich ist diese Pars terminalis der Hypophyse das Endprodukt der Seitenknospen an den frühern Embryonalstadien. Jene Gebilde konnten verfolgt werden bis zur Zeit, wo sie median von der Carotis blattartig zusammengepresst, schwach frontalwärts schauend, an die übrige Drüse angedrückt waren. In einem folgenden Stadium war bereits der Lobus terminalis gebildet, mit Form und Eigenschaften des Organs am erwachsenen Tier. Es ist sehr wohl denkbar, daß die Lobi laterales, statt sich von der übrigen Drüsenanlage loszulösen, zunächst in lange, schlauch- oder zellenstrangartige Gebilde auswachsen, die sich dann median zusammenlegen und zum unpaaren Lobus terminalis werden. Der Venensinus, mitten im Ursprungsgebiet der Pars terminalis bei *Hatteria* (siehe S. 137), deutet auf einen paarigen Ursprung. Auch ist die Stellung der Carotiden zu merkwürdig, als daß sie nicht irgendwie mit der Bildung der Lobi laterales und später des Lobus terminalis im Zusammenhang stände. So haben *Hatteria* und *Chamaeleo* einen wohl entwickelten Lobus terminalis. Die Carotiden ziehen nach vorheriger Kommunikation hart an der Hypophyse vorbei, die Drüse auf ihrem ganzen Verlauf stark einschnürend, oral dorsalwärts. Bei beiden Tieren streifen sie dicht an der Ursprungsstelle des Lobus terminalis aus der übrigen Drüsenmasse vorbei. Bei *Emys* und *Testudo* ziehen die Arterien oraldorsalwärts ohne vorherige Kommunikation, weniger

dicht an der Drüse vorbei, ohne direkte Einschnürung zu bewirken. Im Ursprungsbereich des Lobus terminalis biegen sie bei *Emys* ziemlich stark median ein, um sich sogleich lateralwärts in die Gehirnhöhle zu wenden. Der Lobus terminalis ist noch immer gut, doch weniger scharf entwickelt. Der Anteil von drüsigen Zellensträngen wird geringer. Bei *Testudo* treten die Carotiden erst seitlich von der Drüse ins Cavum ein. Plötzliche mediane Annäherung unterbleibt gänzlich. Der Lobus terminalis besteht in der Hauptsache aus Gefäßschlingen. Der Anteil von Drüsengewebe ist sehr gering. Auch bei *Lacerta* unterbleibt die Kommunikation der Arterien. Doch statt lateral von der Drüse frontodorsalwärts zu ziehen, begeben sie sich caudal von der Drüse in die Gehirnhöhle und helfen den Blutsinus am caudalen Zwischenhirn bilden. Sekundär greifen sie am Unterhirn frontalwärts und bilden den kleinen, größtenteils arteriellen Gefäßplexus an der Außenfläche des Sinus infundibuli. — Der Lobus terminalis fehlt vollständig. An seiner Stelle liegt ein kleiner Strang Bindegewebe, dessen Fasern in der Richtung des Lobus terminalis orientiert sind, aber nur bis an die Pia reichen. Die bindegewebige Lamelle, die vom caudalen Fortsatz des Präspheoids zwischen Gehirn und Hypophyse bis zum Eintritt in den Recessus infundibuli greift, setzt im Umkreis jenes Bindegewebsstrangs aus. E. GAUPP (51) beschreibt bei 4,5 mm langen *Lacerta*-Embryonen die Bildung der Lateralknospen, dicht median von den Carotiden. Er konnte auch ein Loslösen von der übrigen Drüsenanlage beobachten, sowie die teilweise Reduktion der Gebilde. Mit dieser Beobachtung GAUPP's steht notwendig in Zusammenhang die Tatsache, daß der Lobus terminalis bei der erwachsenen *Lacerta* fehlt. Für die Embryonalentwicklung anderer Reptilien ist jedoch die Loslösung der Lobi laterales von der Hypophyse nicht beobachtet worden. Die oben geschilderten Verhältnisse des Lobus terminalis deuten vielmehr darauf hin, daß die Lobi laterales sich nicht loslösen, sondern, wie oben erwähnt, sich zum Lobus terminalis dieser Reptilien umbilden.

Für den Lobus terminalis ist auch sein Reichtum an Gefäßen charakteristisch. Dies ist um so auffällender, da er stets aus einer relativ gefäßarmen Drüsenpartie seinen Ursprung nimmt.

Je stärker der Recessus infundibularis ausgebildet und zur Infundibulardrüse umgewandelt ist, um so mehr tritt die Orohypophysis in ihrer relativen Größe zurück. Bei *Testudo* bildet sie noch die Hauptmasse der Hypophyse, bei *Hatteria* ist die Neurohypophyse so groß wie die übrige Drüse, bei *Chamaeleo* überwiegt sie bedeutend

an Masse. Die reichlichste Gefäßverteilung, verbunden mit den dünnsten Zellensträngen, fand ich in der Orohypophysis von *Hatteria*.

Bei *Testudo* und *Emys* war die Längsachse der Drüse horizontal gerichtet, bei *Lacerta* schaute eine frontale Spitze schwach dorsalwärts. Bei *Hatteria* war die Hauptrichtung schief von oben vorn caudoventralwärts. Noch etwas mehr caudalwärts gerichtet ist die Spitze bei *Chamaeleo vulgaris*. Nicht ohne Bedeutung für die Verschiedenartigkeit dieser Verhältnisse ist der Grad der einzelnen Achsenkrümmungen des Gehirns. So stimmen z. B. Stellung und Form der Hypophyse im letzten Embryonalstadium der *Hatteria* überraschend mit den Befunden an der erwachsenen *Lacerta vivipara* überein (vgl. S. 88).

E. Vergleichung mit den entsprechenden Verhältnissen bei Selachiern.

Der Lobus terminalis der Reptilien (Vorderlappen HALLER's, prolungamento anteriore del lobo inferiore STERZI's) ist, wie schon W. MÜLLER ableitete, das Homologon des Lobus terminalis der Selachier, sowohl seiner Lage nach, zwischen Unterhirn und oralem Umfang des Lobus medius der Orohypophyse, als auch vermöge seiner Beziehungen zu den innern Carotiden. Vermutlich ist er bei den Selachiern auch ähnlich entstanden wie bei den Reptilien. U. ROSSI (125) nämlich beobachtete an Embryonen von *Torpedo ocellata* von 17 mm, 26 mm, 52 mm ein stetes Wachstum der Lobi laterales. Bei Embryonen von 63 mm und mehr zeigte sich ein Stillstand im Wachstum. „Negli stadii ulteriori di sviluppo i lobi laterali hanno un accrescimento che non procede più . . . Però in una testa adulta i lobi laterali mancano per tutto.“ ROSSI konnte sogar eine teilweise Fusion der Gebilde, wie sie auch für Reptilien sehr wahrscheinlich ist (vgl. S. 158 ff.), beobachten. Nach einer solchen Ausbildung erscheint eine weitere Umwandlung der Lobi laterales zum Lobus terminalis wahrscheinlicher als ihre vollständige Reduktion.

Der übrige Drüsenteil, der Lobus medius [Hypophysenkörper HALLER's (100) und STADERINI's (115), parte inferiore STERZI's (129)], der bei einzelnen Arten, wie bei *Testudo* und *Emys*, reinlich in dorsalen und ventralen Teil geschieden, bei *Hatteria* teilweise, bei *Chamaeleo* ganz einheitlich aufgebaut ist, stimmt jedenfalls mit dem Lobus medius der Selachier überein. Seine Lage und Beziehungen zur Neurohypophyse sind bei beiden Tierklassen dieselben. — Ein Analogon zum Lobus posterior der Selachier, eingeschlossen in

caudale Knochenhöhlen, wie BURCKHARDT (142) und STERZI (129) beschreiben, konnte ich bei Reptilien nicht finden. Vielleicht ist der einzelne Strang mit der Gefäßschlinge bei *Emys* eine schwache Andeutung.

Was die Homologien des Unterhirns anbetrifft, so sind sie ebenfalls leicht erkennbar. Da ich das dem Saccus vasculosus der Selachier gleichwertige Gebilde im umgewandelten Processus infundibuli der Reptilien erblicke, so ist nur noch das übrige Trichtergebiet zu betrachten. W. MÜLLER (11) unterscheidet bei einem 17 cm langen *Mustelus*-Embryo 3 Abteilungen am Infundibulum. Außer dem Saccus vasculosus beschreibt er eine dorsale, vordere und eine mittlere, mehr caudal gelegene Partie. Beim Übergang des Bodens der vordern Abteilung in die mittlere inseriert der Lobus terminalis der Orohypophysis. Diese Stelle würde dem Sinus infundibuli bei den Reptilien entsprechen. An der mittlern Abteilung unterscheidet MÜLLER ebenfalls einen Sinus superior, dessen Rudiment bei Reptilien in dem kleinen Sinus superior sive dorsalis, dicht dorsal vom Eingang in den Recessus infundibuli, an der caudalen Zwischenhirnwand zu suchen ist. Den 2 Abteilungen würde also das ganze Infundibulum der Reptilien ohne Recessus infundibuli entsprechen.

Die beiden Gebiete sind also nicht streng voneinander geschieden wie bei den Selachiern, auch einfacher im histologischen Bau. Die komplizierte Struktur des Bodens und der Seitenwände, wie sie W. MÜLLER beschreibt, ist nur im Sinus infundibuli und seiner nächsten Umgebung differenziert.

Das Infundibulum der Reptilien ist somit viel einfacher aufgebaut als dasjenige der von W. MÜLLER beschriebenen Selachier. Auch der Saccus vasculosus ist bei Formen wie *Testudo* als Drüse angedeutet, beinahe noch auf dem Stadium des einfachen nervösen Hohlacks. Bei Formen wie *Hatteria* und *Chamaeleo* dagegen ist er sowohl morphologisch als auch in bezug auf seine feinere Struktur mindestens so different wie bei den genannten Selachiern.

3. Die Decke des 4. Ventrikels.

Das Tegmentum rhombencephali von *Hatteria* ist noch nicht beschrieben worden. Wohl erwähnt OSAWA (98), daß die Tela chorioidea superior (Decke des 3. Ventrikels) in die Tela chorioidea posterior (Decke des 4. Ventrikels) übergehe. Doch behauptet jede der

Epitheldecken ihre Individualität insofern, als die genaue Abgrenzung des Gebildes durch seine Anwachsstellen manifestiert wird.

A. Am erwachsenen Tier.

(Fig. M.)

Schon bei der Beschreibung der äußern Form des Gehirns (S. 77) wurde der feine Umschlagsrand der Rautenlippen erwähnt. Er beginnt zwischen den Hintersträngen an der Pia des Sulcus dorsalis, greift, leicht caudalwärts gebogen, sofort lateralwärts in der oben beschriebenen Weise. Vor dem Acusticusgebiet ist der Rand höher. In Form einer zunächst einwärts, lateralwärts gebogenen Falte, die frontalwärts langsam etwas höher wird, tritt er oberhalb des 1. Trigemushauptkerns an das Cerebellum über. An

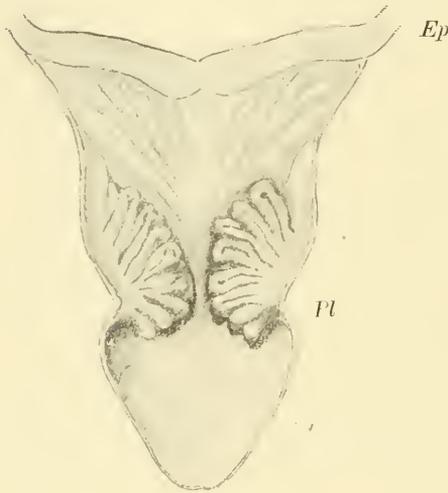


Fig. M.

Decke des 4. Ventrikels
von *Hatteria punctata*, von unten
gesehen. $7\frac{1}{2}:1$.

Vt Vesica terminalis.

Pl Plexus des 4. Ventrikels.

Ep Epencephalon.

den Seitenrändern des Epencephalons, wo die Körnerschicht frontalwärts vorquillt, zieht sich der Umschlagsrand wiederum in Form einer frontalwärts gerichteten, feinen Spalte auf der Grenze zwischen Molekularschicht und Körnerschicht hin, tritt dann aber oberhalb der halben Cerebellarhöhe auf die Molekularschicht über. An den laterodorsalen Cerebellumrändern richtet sich die Falte fast ganz auf. Am dorsalen Rand der Cerebellarlippe entsteht sie ganz frontal in der Molekularschicht und ist frontalwärts niedergedrückt (s. Medianschnitt I) (Fig. O).

Auf diesem Rand, der rings um die Rautengrube epithelial ausläuft, ruht die Decke des 4. Ventrikels. Ihr Epithel ist natürlich kontinuierlich mit den Epithelzellen des Rautengrubenrands verbunden. Die caudalen $\frac{2}{5}$ der Decke bilden eine hochgewölbte Endblase, die etwas breiter als lang ist. Sie ist meist durch eine quere Furche in 2 seitlich auslaufende Wülste geteilt, war jedoch an einem Exemplar prall gefüllt. Die Formänderung ist jedenfalls nur auf verschiedene Funktionsstadien zurückzuführen. Die Stelle der Wandung, welche die höchste Wölbung der aufgetriebenen Blase überspannt, ist in einem Umkreis von ca. $1\frac{1}{2}$ mm schwach verdickt. Mediocaudal spaltet sich von der Endblase ein medianes Piablatt ab, das sich als fein ausgezogenes dreieckiges Band über den Rest der Blase und das frontale Ende des Sulcus dorsalis des Rückenmarks legt und die Blase an dessen Pia befestigt. Jedenfalls steht das piale Band in Zusammenhang mit einer gewissen Erhebung der Endblase über das Niveau der Rautengrube. Zwischen Band und Blasenwand lagern feine Gefäßschlingen.

Frontal von der Blase erhebt sich der mediane Teil der Rautengrubendecke in wenige Falten gelegt langsam dorsalwärts, dann im Bogen auf die Spitze des Epencephalons. Die Lateralpartien der Decke erheben sich vor der Blase stärker dorsalwärts, um über die paarigen Plexus zu ziehen, deren caudale Enden in den frontalen Teil der Vesica terminalis hineinreichen. Die Länge der Plexus beträgt wiederum beinahe $\frac{2}{5}$ der ganzen Rautengrubenlänge. Sie entstehen am lateralen Rand der Rautengrube je 3,5 mm von der Medianlinie entfernt, etwas mehr als $\frac{1}{5}$ der Rautengrubenlänge hinter dem Cerebellum. Hier tritt die Vena cerebri posterior in die Gehirnwand hinein. Sie verursacht 6—8 hintereinander liegende parallele Falten, die sich unter die eigentliche Decke schieben und fast bis zur Medianlinie vorspringen. Die frontalen Falten sind die tiefsten. Sie füllen die ganze Höhe des Ventrikels aus, dessen Decke hier schon stark gegen den dorsalen Cerebellumrand ansteigt. Die vorderste Falte ist auf einer Seite gegen die Medianlinie in 3 sekundäre Falten geteilt; 2 weitere Falten spalten sich in 2 Teile; die caudalen dagegen sind einfach, weniger hoch als die frontalen und weniger weit gegen die Medianlinie vorspringend. Oft legt sich die caudalste Falte gegen die Medianlinie unter den davor liegenden Falten frontalwärts. Am lateralen Rand der Decke ruft die Abgliederung der Falten verbunden mit einem starken Venenzweig eine Längsfalte über dem Umschlagsrand hervor, die sich zwischen

Plexus und Gehirnwand einwärts schiebt. Jede der parallelen Falten zerfällt sekundär fächerartig in ein System von Fältchen und Ausstülpungen, die dem Plexus eine zarte, schimmernde Oberfläche verleihen.

Die Masse der Plexus, deren Zugwirkung jedenfalls ventromedianwärts gerichtet ist, verursacht am frontalen, vom Cerebellum sich absenkenden Fünftel der Rautengrubendecke schräge Falten des Epithels, die caudomedianwärts ziehen, sodaß die von jeder Seite kommenden Falten abwechslungsweise die Medianlinie überschreiten und sich hier verlieren. Diesen Falten liegen auch kleine Gefäße zugrunde. Sie lassen sich jedoch durch die bloße Zugwirkung der Plexus entstandene denten.

Vom frontalen Rand der Rautendecke spaltet sich, bevor sie ans Cerebellum ansetzt, ein Blatt ab, das frontal vom Cerebellum ventralwärts steigt und das Velum medullare anticum bedeckt. Ein zweites Blatt der Pia entsteht aus diesem Cerebellarblatt noch an dessen dorsalem Rand. Es zieht über die Lobi optici frontalwärts und verbindet sich mit der Piahülle des Pinealorgans. Zwischen die Lobi optici hinunter senkt sich ein tertiär abgespaltenes Blatt der Pia. Nur insofern hängen die Plexus des 3. und des 4. Ventrikels zusammen.

Die Decke besteht an den Rändern ringsum aus kubischen Epithelzellen, die rasch in Pflasterepithelzellen übergehen. Derjenige Teil der Decke jedoch, welcher durch die Gefäße zu Plexus umgewandelt ist, besteht wiederum aus kubischen Epithelzellen. Relativ mehr Piasubstanz ist in Form von pialem Bindegewebe in den Plexus des 4. Ventrikels verwoben worden als in die Struktur der Plexus hemisphaerium.

B. Embryonale Stadien.

Stadium des Medianschnitts IV. Das Cerebellum ist noch sehr klein (vgl. S. 110ff. und Medianschnitt IV Fig. R). Das Tegmentum rhombencephali setzt an dem frontodorsalen Cerebellarrand an, greift dann, immer die frontale Falte bildend, mit dem ventral in den Lateralpartien gut ausgebildeten Cerebellum auf die ebenfalls lateral stark entwickelten Ränder der Rautengrube über. Die Rautenlippe ist vor dem Acusticusaustritt in Form einer großen und breiten Falte ausgebildet, die relativ viel stärker entwickelt ist als am Erwachsenen. Hinter dem Acusticus ist die Falte wiederum ein kleiner Umschlagsrand. Dadurch, daß der Beginn des Rücken-

marks in die Oblongata hineingeschoben ist, wird der Plexus beiderseitig fächerartig in die durch das Hineinschieben entstandenen Buchten gedrängt. Der Fächer ist in bezug auf die Kopfachse frontodorsalwärts gestellt. Die vordern Falten desselben sind wie beim Erwachsenen die größten und schärfsten. Sie liegen zum Teil noch in der Rautengrube unter ihren lateralen Rand geschoben. Die caudalen Falten sind bedeutend kleiner, liegen ganz in den oben erwähnten Buchten. Sie besitzen auch teilweise schon bindegewebige Piamasse in ihrer Struktur, während die frontalen Falten nur aus den Gefäßschlingen und dem Epithelüberzug bestehen. Die Endblase ist über dem Beginn des Rückenmarks ausgespannt. Ihr Kulminationspunkt besitzt bereits die am Erwachsenen typische Verdickung des Pflasterepithels, jedoch in Form von kubischen Epithelzellen. Ein großer Blutsinus liegt über der frontalen Hälfte der Rautengrubendecke.

Stadium des Medianschnitts III. Der Plexus ist relativ etwas kleiner als im vorhergehenden Stadium. Die Anordnung der Falten am Erwachsenen ist insofern hier schon vorbereitet, als sie bereits hintereinandergereiht sind. Doch bildet die Faltenreihe mit dem frontal davon sich befindlichen Tegmentumteil, in Zusammenhang mit der hier noch starken Oblongatabeuge, eine große Hauptfalte, die auch auf die Medianlinie übergeht. So erscheinen die Plexus von unten gesehen als Querwulst, der in der Medianebene stark caudalwärts gebogen ist, auf jeder Seite beinahe bis ans Cerebellum frontalwärts geschweift, ein zweites Mal rückwärts biegt, um laterofrontalwärts gegen den Cerebellarrand auszulaufen. Die frontale Seite dieser Hauptfalte ist glattwandig, die caudale dagegen enthält die Plexus und ist fein gefältelt.

Die Umschlagsränder sind wie am vorhergehenden Stadium entwickelt. Die Endblase ist wiederum teilweise über die Medulla zurückgelegt, aber doch schon hoch aufgetrieben (vgl. Medianschnittfigur III). Die Sacci endolymphatici dieses Stadiums hat SCHAUINSLAND (114) erwähnt; ich habe seiner Beschreibung nichts beizufügen.

Stadium des Medianschnitts II. In Zusammenhang mit der wiederum stärkern Oblongatabeuge ist die Hauptfalte des vorhergehenden Stadiums namentlich median tiefer einspringend und schärfer zusammengepreßt. Die Plexus sind ventrofrontalwärts gedrängt, so daß sie zwischen dem Cerebellarrand und den laterocaudal davon sich auftürmenden Acusticusfeldern liegen, welche hier die Seitenwand der Rautengrube bilden. Die Anordnung der Falten ist die-

selbe wie am vorhergehenden Stadium; bloß ist die Hauptfalte lateral stärker frontalwärts gebogen. Die Plexus bestehen noch immer zum größten Teil aus Gefäßschlingen und epithelialem Überzug. Sternförmige Pigmentzellen liegen in diesem Stadium in dem Bindegewebe, welches die Rautendecke und die stark caudalwärts ausgezogenen Sacci endolymphatici überdecken. Unter, zum Teil auch zwischen diesen Sacci endolymphatici ruht die relativ große, die halbe Länge der Rautendecke beanspruchende Endblase. Die endolymphatischen Säcke durchbohren immer noch die dorsale Schädelwand, wie SCHAUINSLAND (114) für das vorhergehende Stadium erwähnte. Die Öffnung im Occipitalknorpel, bei dem Dach des Gehörorgans, ist vergleichbar mit der noch an erwachsenen Amphibien und Ascaloboten vorkommenden Loch zwischen Gehörorgan und Scheitelbein. Vgl. WIEDERSHEIM (19).

Die Decke des 4. Ventrikels ist wie diejenige des Zwischenhirns in bezug auf ihre einzelnen Teilgebilde schon sehr früh, im Stadium des Medianschnitts IV, vollkommen entwickelt. Doch ihr typisches Gepräge erreicht sie erst postembryonal. Wie die Entwicklung der Zwischenhirndecke vielfach mit der Änderung der Gehirnbeugen zusammenhängt, so auch die Ausbildung der Rautendecke. Auch diese erhält erst postembryonal die für *Hatteria* typischen Proportionen. Erst zu dieser Zeit wuchert das piale Bindegewebe in die einzelnen Plexusfalten, bilden sich dendritisch verzweigte Pigmentzellen im frontomedialen Gebiet der Decke. Die Endblase ist immer pigmentfrei.

Die Rautendecke der Reptilien ist sehr wenig beschrieben worden. STIEDA (60) erwähnt bei *Emys* die Tela chorioidea posterior, S. PH. GAGE (87) beschreibt einen schwach entwickelten Metaplexus bei *Amyda mutica*. An keinem der untersuchten Reptilien ist die Rautendecke so groß und der Plexus mit so viel bindegewebiger Substanz durchsetzt wie bei *Hatteria*.

Betrachten wir die Formenverhältnisse der Decke des 4. Ventrikels bei einigen andern Reptilien (Fig. N).

Bei *Lacerta ocellata* hängen die Plexus hoch über der Rautengrube in der gleichen Linie mit dem dorsalen Rand des Cerebellums. Ihre Stellung ist in Zusammenhang mit der sekundären Überwölbung der Rautengrube durch die Acusticuskerne dorsalwärts verschoben. Die in der Medianebene verschmolzenen Acusticusfelder reduzieren das Lumen des 4. Ventrikels auf einen engen, sagittal kompressen Kanal, sodaß die Endblase nur ganz klein und breitgedrückt aus-

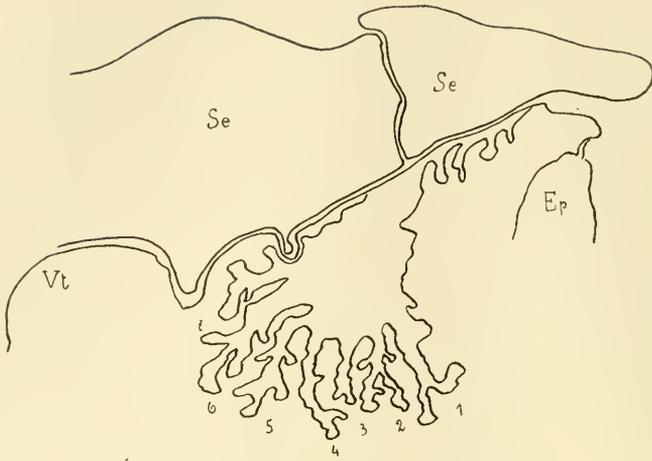
gebildet ist. Zudem ist der dorsale Teil des Cerebellums stark verdickt, caudalwärts gebogen. Die Plexus sind somit auf einen kleinen Raum beschränkt. Ihre Falten sind in der Sagittalebene nicht parallel angeordnet, sondern gehen fächerartig auseinander, sodaß der Fächer caudalwärts geöffnet ist. Eine kleinere Plexusfalte ragt dorsofrontalwärts, und verursacht eine quere Furche an der Ventralfläche der Sacci endolymphatici. Der Einfluß des Cerebellums, welches den Plexus in einen dorsofrontalen und einen caudoventralen Teil auseinanderdrängt, ist unverkennbar.

Lacerta vivipara, deren Oblongatabeuge relativ stark ist, dessen median verdicktes Cerebellum eine ausgesprochene caudale Konvexität besitzt, hat einen ähnlich gedrängt gebauten Plexus wie *Lacerta ocellata*. Die Endblase dagegen ist wohl ausgebildet (s. Fig. N).

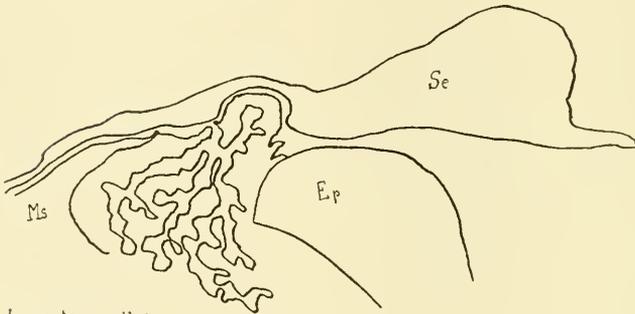
Die Plexus von *Emys* stehen *Hatteria* näher. Schon die Ausbildung der Rautengrubenränder und der Vesica terminalis ist ähnlich wie bei *Hatteria*. Auch die Oblongatabeuge ist verhältnismäßig schwach entwickelt. Doch gestattet auch hier das caudalwärts gebogene Cerebellum nicht Parallelstellung der Falten wie bei *Hatteria*. 2 oder 3 Falten strahlen von einem Punkt aus und gliedern sich in sekundäre Fältchen. Links und rechts von der Endblase lagern die großen Sacci endolymphatici.

Bei *Homalopsis buccata* ist der dorsale Teil des Cerebellums sehr verdickt und stark caudalwärts gebogen. Die enorm entwickelten Acusticus- und Vagusfelder bewirken eine seltsame Entwicklung der Rautengrubenränder, die sich stark gegen das Cerebellum vordrängen. In Zusammenhang damit sind die Plexusfalten in dorsocaudaler Richtung eingeeengt. Sie erstrecken sich weit ventralwärts. An einer Mittelfalte sitzen caudal und frontal die Seitenfalten mit ihren Verzweigungen, sodaß der Plexus im Sagittalschnitt racemischen Bau zeigt. Die große Vesica terminalis liegt über und zwischen den Vaguswülsten.

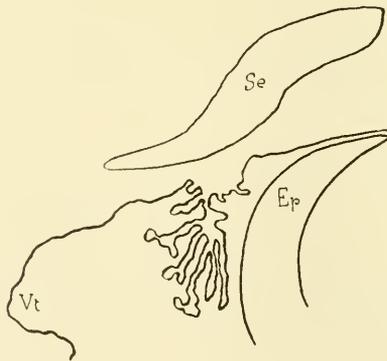
Bei *Chamaeleo* ist zugleich mit der starken Oblongatabeuge das Cerebellum mächtig entwickelt, sodaß die Plexus noch stärker zusammengedrängt sind (s. Fig. N). Ihre im Sagittalschnitt wirtelige Verzweigung zeigt deutlich die Spuren der Einwirkung von Cerebellum und Oblongatabeuge. Die Sacci endolymphatici lagern als dorsoventral zusammengedrückte Gebilde über der Rautengrube, durchbrechen oberhalb des Cerebellums die Dura und ziehen als kolbig erweiterte Gebilde über die Mittelhirnkörper frontalwärts. Sie enden im Bereich des caudalen Vorderhirns links und rechts vom Pinealorgan (s. Fig. U).



Hatteria punctata.

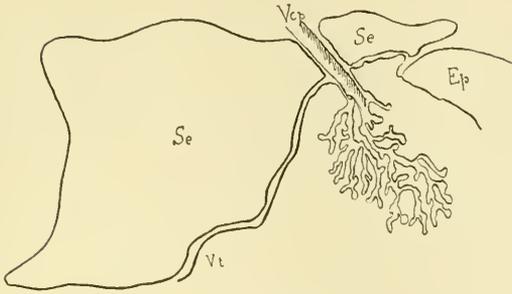


Lacerta ocellata.

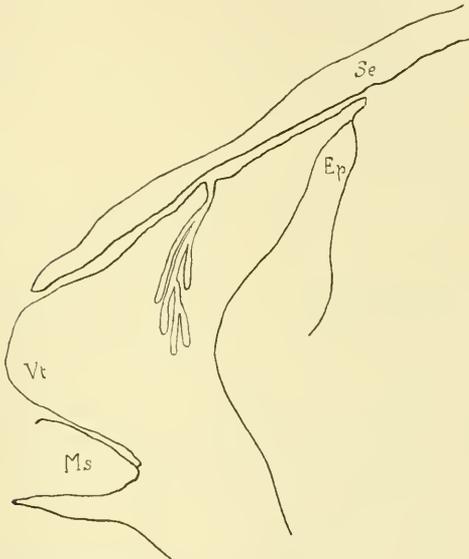


Lacerta vivipara.

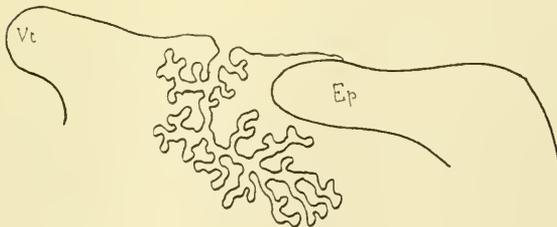
Fig. N.



Emys europaea



Chamaeleo vulgaris



Homalopsis buccata.

Fig. N.

Decke des 4. Ventrikels verschiedener Reptilien (Sagittalschnitte).
Se Saccus endolymphaticus. *Ep* Epencephalon. *Vt* Vesica terminalis.
Vcp Vena cerebri posterior. *Ms* Medulla spinalis.

Bei den einzelnen Vertretern der Reptilien treten ganz verschiedene Bedingungen mechanischer Art zusammen, um Form und Stellung der Plexus zu beeinflussen. Ihre Ausbildung ist in Zusammenhang mit der Entwicklung der Oblongatabeuge, mit der Entfaltung der Acusticus- und Vagusgebiete, mit der verschieden entwickelten Cerebellummasse, endlich mit der Form und Stellung des Cerebellums. Bei der untersuchten Schlange tritt der Einfluß der mächtigen Sacci endolymphatici deutlich zutage.

Jedenfalls ist bei *Hatteria* die postembryonale Einwucherung von Bindegewebe in die Plexusfalten in Zusammenhang mit der ebenfalls erst postembryonal stattfindenden Ausstreckung der Oblongatabeuge und der starken Massentwicklung des Cerebellums während dieser Periode, verbunden mit einer zur Gehirnachse sich senkrecht einstellenden Richtung desselben. Dadurch gewinnt die Rautendecke namentlich in frontocaudaler Achse Raum zur Entfaltung ihrer Gebilde.

4. Die wichtigsten Faserbahnen und Nervenursprünge (Taf. 3, Fig. 1.)

Da ich entsprechend dem Konservierungszustand des Materials bloß einfache Hämalaunfärbung anwenden konnte, umfaßt die Beschreibung der Faserbahnen nur die wichtigsten Verbindungen und kann keinen Anspruch auf Vollständigkeit im Sinne der Faserbahnforschung erheben. Doch gelang es auch mit Hämalaunsschnitten verhältnismäßig deutliche Bilder zu erzielen. Durch sekundenlanges Differenzieren der überfärbten Schnitte in 70% Alkohol mit 2—3% Salzsäure und darauf folgendes tüchtiges Auswaschen treten die Fasern sehr deutlich hervor.

Zur Orientierung und Benennung der Tractus benutzte ich L. EDINGER (63), A. MEYER (72), RABL-RÜCKHARD (20), BELLONCI (47) und P. RAMON Y CAYAL (95).

Vorderhirn: Aus dem Tractus olfactorius sammeln sich die Fasern größtenteils an der ventrocaudalen Spitze des Vorderhirns. Fächerförmig strahlt der bulbo-corticale Teil in den Polus frontalis und in die medianen Wandgebiete des Vorderhirns. Der Tractus bulboepistriaticus bleibt weit caudalwärts an der Basis des Vorderhirns, wird dann durch das basale Vorderhirnbündel lateralwärts gedrängt und löst sich dort in mehrere große Ganglienzellenhaufen auf. Das basale Vorderhirnbündel sammelt seine Fasern in der ganzen antero-caudalen Länge des Striatums. Die aus

dem frontalen Gebiet stammenden, dickern Fasern ziehen ganz ventral, etwas medial, den Tractus olfactorius beiseite schiebend. Die caudalen, etwas dünneren Fasern bilden einen dicken, rundlichen Strang, laterodorsal vom frontalen Faseranteil. Längs der ganzen Vorderhirnbasis bleibt die Stellung der beiden Teile gleich. Beim Übergang ins Zwischenhirn verschiebt sich der dorsale Teil medianwärts, um allmählich von unten her an die Thalamusganglien zu treten und in den Hypothalamus abzubiegen. Das nunmehr laterale, dickfaserige Bündel aus den frontalen Striatumgegenden dringt zwischen Nucleus rotundus und Genuculatum laterale durch, trifft auf die caudoventralsten Teile des Tractus opticus, die ventral ausweichen. RAMON Y CAJAL (95) beschreibt dasselbe Verhalten an *Chamaeleo*. Das Bündel zieht, immer weiter ventralwärts rückend, in die Basis des Mittelhirns. In den Ganglien des Tegmentum splittert es allmählich auf, kann aber bis an den Beginn der Nachhirnbasis verfolgt werden.

Mit dem Auftreten der Gehirnrinde sammeln sich ihre Fasern ventral- und medianwärts zum Fasciculus mesocephalicus, der den Hauptbestandteil der Fornixleiste, respektive des Septums bildet. Vom medialen Rindengebiet ist das Septum sowohl innerlich als äußerlich durch die Furche abgesetzt. Die querziehenden Faserstränge veranlassen eine Unterbrechung in der Gehirnsubstanz. Der größte Teil dieser Mantelfasern kreuzt in der Commissura anterior, ihren frontodorsalen Teil bildend. Ein kleinerer Faseranteil, meist aus dem occipitalen Rindengebiet, verläßt das Septum lateral und zieht, ohne die Medianlinie zu passieren, in die Gegend des Pedunculus, sich in seinem lateralen Gebiet verlierend. Es sind dies die „Fibras directas en el haz commissural ó calloso di CAJAL“. Das mittlere Kreuzungsgebiet der Commissura anterior beanspruchen dünne Fasern aus dem mittlern Gebiet des Basalganglions von CAJAL. Striatum anderer Autoren, vergleichbar der marklosen Commissura loborum MEYER's. Der Stumpf des Basalganglions ist, wie schon erwähnt, von einer eigenartigen Rindenformation überdeckt, die in 3 frontocaudalwärts ziehende Wälle angeordnet ist und lateral allmählich in regelmäßigem Bogen in die Formation des Palliums übergeht. Nur frontal, medioventral ist ein kleines Feld des Stammganglions unbedeckt. Zwischen dem medialen Rindengebiet und dem eigentlichen Körper des Ganglions sammeln sich die oben genannten feinen Fasern, um in die Commissura anterior zu ziehen. Das ventrocaudale Gebiet der vordern Commissur beherrschen Fasern

aus dem Olfactoriusgebiet. Ein medialer Teil der Olfactoriusfasern durchbricht das basale Vorderhirnbündel und kreuzt, begleitet von Fasern aus dem vordern Thalamusgebiet, hinter einem lateralen Anteil, welcher das basale Bündel umkreist und Zuzug aus dem lateralen Rindengebiet mitbringt. Ein Corpus callosum fehlt vollständig. Dicht vor der Commissura anterior ziehen die Callosumfasern, im Bereich der Commissur schwach verdickt, dorsoventralwärts, ohne die Medianlinie zu passieren. Die Fasern aus dem occipitalen Mantelgebiet verbinden sich in der dorsocaudal gelegenen Commissura fornicis DENDY (105), Commissura aberrans von E. SMITH (128). Sie liegen direkt hinter dem Eingang in die Paraphyse, deren Epithel seitlich auf den sich verbindenden Faserbahnen ruht. Innerhalb dieses Commissurengiets, unmittelbar ventral von den Kreuzungsarmen, liegt jederseits ein kleinzelliges Ganglion, dessen Zellausläufer mit der Commissur in Verbindung stehen.

Der Nucleus taeniae besteht aus einer kleinern Anschwellung am lateralen Umfang des in den Unterlappen sich erstreckenden Ventrikelhorns. Die Taenia thalami bezieht aber den Hauptteil ihrer beträchtlichen Fasermassen aus dem lateralen Gebiet des Unterhorns. Sie biegt erst caudalwärts, dann über das basale Vorderhirnbündel, teilweise dorsal von einem kleinen Haufen Ganglienzellen im frontolateralen Chiasmagebiet, teilweise ihn durchbrechend, dorsalwärts. Die Fasern umziehen das Foramen Monroi sowohl frontal als caudal. Die frontale Partie ist vermittels dem ventral von der Commissura aberrans liegenden Ganglion mit der Commissura aberrans in Verbindung; die caudalen Züge ziehen vereint mit den cortico-habenularen Fasern in das laterale Ganglion habenulae. Einen dünnen, doch wohl ausgeprägten Tractus septo-mesencephalicus konnte ich ebenfalls unterscheiden.

Die Verhältnisse der Faserbahnen im Zwischenhirn entsprechen ziemlich genau den von EDINGER und CAJAL beschriebenen Bahnen. Ein dünnfaseriges, aber ziemlich dickes und geschlossen auftretendes MEYNERT'sches Bündel zieht unter dem Ventrikel-epithel ventrocaudalwärts. Der Tractus habenulo-diencephalicus entspringt etwas frontal vom MEYNERT'schen Bündel, hauptsächlich aus dem lateralen Ganglion. Habenulo-tectale Fasern ziehen beiderseits von der Commissura posterior caudal- und dorsalwärts. Auch aus dem Kerngebiet des eigentlichen Thalamus wendet sich ein beträchtlicher Faserzug zum Tectum. Diese thalamo-tectalen Fasern nehmen ihren Ursprung an der ganzen medio-

dorsalen Peripherie des Nucleus rotundus und des sog. Nucleus diffusus EDINGER (63, 93). Letzterer besteht bei *Hatteria* aus Zellengruppen caudal und medial vom Nucleus rotundus und ist mit ihm sowie mit dem weitausgedehnten Höhlengrünkern mehrfach verbunden. Aus dem Nucleus rotundus sowie aus dem diffusen Thalamuskern überschreiten eine Anzahl Fasern die Medianlinie und bilden eine Commissura mollis. Auch bei *Hatteria* ist das Geniculatum laterale in mindestens 3 Gruppen zersprengt, 1 dorsale und frontale und 2 weiter caudal liegende schalenförmige Zellengruppen. Aus den caudalen Gebilden nimmt ein beträchtlicher dorsoventral verbreiteter Stilus corporis geniculati seinen Anfang. Der Tractus thalamo-spinalis et bulbaris ist ein dünnfasriges, laterales Bündel aus dem frontalen Geniculatum laterale und läßt sich bis in das Fasergewirr der Oblongata deutlich verfolgen.

Medial und etwas caudal vom frontalen Geniculatum liegt der kleine eiförmige Kern der Decussatio transversa. Der Zug durchbricht die ventralen Thalamuskern und das basale Vorderhirnbündel, gleitet medial von den Tractus optici in das Chiasmagebiet. Auch in ihrem ventralen Verlauf sind die Züge der Decussation zwar nicht mehr so geschlossen, aber doch immer sehr gut abgegrenzt bis in die caudalen Mittelhirngebiete zu sehen. Aus dem Kreuzungsgebiet schweifen einzelne wenige Fasern in die basalen Gebiete des Vorderhirns ab. Der mamillare Fornix ist relativ schwach entwickelt und besteht aus feinen Fasern. Er birgt in sich Zuzug aus der Taenia, respektive aus dem Ganglion habenulae. Dem Fornix angelagert ist ein kleines VICQ D'AZYR'sches Bündelchen, das aus dem Nucleus anterior thalami schwach frontolateralwärts biegt und das Foramen Monroi ventrocaudal begrenzt. Der Nucleus anterior ist vom eigentlichen Thalamuskern nicht scharf getrennt. Er lagert vielmehr seiner frontalen Peripherie kuppenförmig auf. Entsprechend den 2 schwachen Mamillarbündeln ist auch das Corpus mamillare selbst noch wenig lokalisiert. Die Fornixfasern splittern teils gekreuzt, teils ungekreuzt in seinen großen Ganglienzellen auf. Die Decussatio retroinfundibularis ist, verglichen mit andern Reptilien, gering entwickelt. Doch lassen sich in ihrem Gebiet neben den Fasern des Fornix und des VICQ D'AZYR'schen Bündels solche aus der Tuberschwung und aus den Mamillaria selbst gut abscheiden. Den hauptsächlichsten Faseranteil aber liefern caudale Bündel, namentlich dicke Fasern aus dem hintern Längsbündel. An die Decussatio retroinfundibularis schließt sich ein

frontocaudal ausgedehntes Kreuzungsfeld feiner Fasern aus dem zentralen Höhlengrau an, die sog. *Commissura ansulata*.

Mitten im Gebiet der retroinfundibularen Decussation, nahe dem Ventrikelepithel, liegt eine dorsoventral ausgezogene Platte großer blasser Ganglienzellen. Lateral ist die Platte verdickt und caudalwärts gebogen, sodaß der Horizontalschnitt eine halbmondförmige Kontur zeigt. Aus ihr ziehen Fasern mit Kreuzungsbündeln aus dem ventralen Decussationsgebiet ins dorsale Längsbündel. Auch EDINGER (63) beschreibt bei *Varanus* einen Kern in den frontalsten Ebenen des Haubenwulsts, nahe der Medianebene, und nennt ihn *Nucleus hypothalamicus*. Derselbe Autor erwähnt median davon einen langgestreckten, kleinzelligen Kern, der seine Fasern ins dorsale Längsbündel entsendet. Wahrscheinlich entspricht die halbmondförmige Platte diesen beiden Kernen.

Mamillo-pedunculare Fasern lassen sich an den Präparaten mit ziemlicher Sicherheit ebenfalls abcheiden. Das Ganglion ectomamillare [EDINGER (63)], Ganglion pedunculare BELLONCI (47) liegt scharf ausgeprägt in den lateralen Gruben der Oculomotorius-sprünge. Es besteht aus einem weißen Fasergeflecht mit nur großen Ganglienzellen und befindet sich in der Nähe von reichlich zuführenden Gefäßen. Es empfängt Fasern aus den Basalabschnitten des Mittelhirns und aus der Gegend der *Commissura posterior*, sendet die dickfaserige, basale *Opticus*wurzel in das caudoventrale Chiasmagebiet und indirekt auf dem Weg über die medialen *Opticus*-fasern, einen Teil ins dorsale Kreuzungsgebiet. Auch median sind die *Ectomamillaria* durch geringen Faseraustausch verbunden. Das Thalamusgebiet wird beherrscht durch die Fasermassen der *Tractus optici*. Vom Chiasma weg zieht der Hauptteil der Fasern an der Außenfläche des Zwischenhirns, seine verschiedenen Ganglien mit einer dicken Faserschicht bedeckend, empor und wendet sich gegen das Mittelhirndach. Ein geringerer Teil spaltet sich ab, sendet *Collateralen* an das 3teilige *Geniculatum*, an den diffusen Thalamuskern und die innern Zellengruppen, immer das basale Vorderhirnbündel dorsal umgreifend. Über dem Vorderhirnbündel lagern im caudalen Thalamusgebiet, in 2—3 Zügen übereinander, die *Partes optico-commissurales* von CAJAL. Caudalwärts emporsteigend werden sie immer mächtiger, da neue Bahnen aus dem lateralen Zug sich ihnen zugesellen. Vor dem Mittelhirn wird der laterale Zug durch die *Partes optico-commissurales* auseinandergedrängt. Ein kleiner, lateraler Teil hält sich seitwärts am *Lobus opticus* und

splittert caudalwärts ziehend gegen das Mittelhirndach auf. Doch fand ich ihn nicht so stark hervortretend, wie ihn die fig. 185 in WIEDERSHEIM (76) vermuten ließe. Ein dicker, medialer Zug zieht zwischen die Lobi optici, umgibt sie frontal und medial mit einem dicken Wall, der sich caudalwärts allmählich verjüngt. Auch die hineindrängenden Züge der Partes optico-commissurales verjüngen sich gegen das caudale Mittelhirn und ziehen nacheinander ins Tectum.

Den Zug der medialen Opticusfasern fand ich nirgends so wallartig prominent wie bei *Hatteria*. *Chamaeleo* und *Testudo* haben nur schwache Andeutungen davon, ebenso *Anguis*. Bei den übrigen untersuchten Reptilien ist der schwache Faserzug in die Masse der Lobi optici versenkt.

An der Grenze gegen das Mittelhirn liegt das große Fasersystem der Commissura posterior. Sie zerfällt in ein dickbündiges, strahlig auseinandergehendes, mittleres Faserbündel, in ein frontales Bündel, das fein zerteilt kreuzt, und in einen caudalen Commissurteil, der sich ohne Grenze in die Lamina commissuralis mesencephali fortsetzt. Von dem mittlern Faserbündel greifen die frontalen und caudalen Bündel am meisten lateralwärts aus und überkreuzen die dazwischen liegenden in der Längsebene. Das frontale Bündel bildet einen geschlossenen Zug in einen großzelligen, etwas diffusen Kern, der dem eigentlichen Kern des hintern Längsbündels frontal und dorsomedial aufsitzt; so auch die caudalen Bündel des mittlern Commissurenteils, die frontalwärts greifen. Der frontale Teil des mittlern Commissurenteils steht mit dem großzelligen Nucleus lentiformis in Verbindung, und die restierende, mittlere Partie verflucht sich mit den Fasern des hintern Längsbündels oder direkt in dessen Kern. Der caudale, der Lamina commissuralis benachbarte Teil der Commissura posterior zieht mit Fasern aus der Lamina caudalwärts in die Schleife und wahrscheinlich auch ins basale Vorderhirnbündel.

Der eigentliche Kern des hintern Längsbündels ist groß 3kantig und liegt dicht lateral vom Ventrikel, seine ganze Höhe begrenzend. Seine Fasern ziehen sofort ventralwärts zu beiden Seiten des Mittelhirnventrikels. Das Bündel faßt zunächst noch die ventralen Kernteile des Oculomotorius zwischen sich, dann aber liegt es hart am Ventrikel und schnürt, mit dem Fasciculus der andern Seite zusammentretend, einen basalen Raumteil desselben röhrenförmig ab (auf Medianschnittstadium I nicht eingezeichnet). Erst

am frontalen Eingang in die Rautengrube weichen die beiden Stränge wieder etwas auseinander, und die dazwischen liegende Spalte wird durch die Faserkreuzungen im Trigemini- und Acusticusgebiet ausgefüllt. Das hintere Längsbündel von *Hatteria* ist mit demjenigen anderer Reptilien verglichen sehr mächtig und dickfaserig. Namentlich in der Nähe sensibler Hirnkerne schwillt es an, sodaß es einen großen Teil des Querschnittsbilds in Oblongata und Rückenmark beansprucht.

Medial und dorsal vom Fasciculus longitudinalis, dicht caudal von dessen Kern, lagert, teilweise über das Bündel lateral hinunterdrängend, der Kern des Oculomotorius. Frontal sendet er nur medial vom Fasciculus seine Fasern ventralwärts in die Wurzel, sowohl zur gleichen als zur gekreuzten Seite. Die lateralen, vordern Fasern verbinden sich mit dem hintern Längsbündel. Die lateralen caudalen dagegen gelangen in den Wurzelstamm der andern Seite. Eine caudale Fortsetzung des Oculomotoriuskerns dehnt sich hauptsächlich ventral vom Fasciculus aus und ist mit der frontalen Kernmasse nur durch einen kleinen Isthmus verbunden. — Auf der Höhe des caudalen Endes des Corpus interpedunculare lagert dorsal auf dem Fasciculus der kleine, rundliche Trochleariskern. Die Trochleariswurzel steigt von der lateralen Peripherie des Kerns entspringend caudalwärts gebogen gegen den Ventrikel. Auf halber Höhe der Ventrikelplatte lagert sie sich ganz in den Ventrikel hinein, sodaß sie von Epithel vollständig überzogen und nur lateral mit dem übrigen Nervengewebe zusammenhängt. Sie zieht zunächst horizontal caudalwärts, dann nach oben und kreuzt am Dache des Ventrikels. Die frontale Kreuzungsstelle liegt am Ventrikel, ihr caudales Ende aber oben auf dem Velum medullare anticum. Der Kreuzungsort bildet eine gegen Ventrikel- und Gehirnoberfläche schräge Fläche. Dicht caudal vom Oculomotorius, seine hintersten Wurzelfasern teilweise noch durchbrechend, kreuzt das System des vordern Bindearms, dessen Fasern ich erst auf dieser Höhe auffinden konnte. Seine Ursprungsstätte, das Ganglion ruber segmenti, ist nicht mit Sicherheit abzugrenzen. Doch von der Decussation weg lassen sich die Bindearme sehr gut auf ihrem Weg ins Cerebellum verfolgen. Sie steigen langsam dorsalwärts und ziehen ziemlich lateral sich haltend in die Kleinhirnlamelle. — Die Schleifenfaserung ist sehr stark ausgebildet und beherrscht die ganze Basis des caudalen Mittelhirngebiets. Die Raphe ist demgemäß hoch. Ein Anzahl der tectalen Fasern gelangen in das relativ kleine und diffuse Ganglion laterale mesencephali, andere erreichen den weitausgedehnten Nucleus pro-

fundus. Durch die mächtige Schleifenfaserung wird das Ganglion interpedunculare in 2, respektive 3 übereinander lagernde Schichten geteilt und reicht weit in die Nachhirnbasis hinunter. Caudal tritt an seine Stelle, links und rechts von der Raphe, ein Ganglienzellhaufe, vergleichbar dem Nucleus der Raphe bei Vögeln und Säugtieren. Auch aus dem Nucleus praetectalis ziehen Züge mit der Schleife in die Basis des Nachhirns. — Scharf gezeichnet, aus dicken, markhaltigen Fasern bestehend, zieht die Mittelhirntrigeminusbahn caudalwärts, das ganze vordere Corpus posterius kappenförmig überdeckend. Zuzug aus dem tiefen Mark umgreift das vordere Corpus posterius ventralwärts. Der geschlossene Faserzug weicht an der Basis des Cerebellums lateralwärts aus und zieht um den seitlichen Cerebellarrand caudalwärts. Er stößt auf den Trigeminushauptkern und sendet Fasern in das dorsale Längsbündel. Ihr Ursprungsgebiet, der großzellige Dachkern, liegt in der hintern Hälfte des Mittelhirndachs eingekeilt. Nur die frontalen Spitzen sind symmetrisch, zur Medianlinie doppelt; die Hauptmasse des Kerns lagert in der Mitte.

In der caudalen Hälfte des Mittelhirndachs ist in die konzentrisch angeordnete Opticusschicht der zellenreiche Kern des vordern Corpus posterius eingelagert. Er hat die Form eines Dreikants mit sphärischen Flächen und frontal divergierenden Hauptachsen. Das Corpus posterius lagert bei *Hatteria* ganz ähnlich, wie es BELLONCI *Podarcis muralis* und HALLER für *Emys* beschreibt. Die caudalen Enden der Corpora sind durch dicke, intratectale Faserzüge verbunden. Ein weiterer Teil des Corpus posterius liegt caudal davon am lateralen Rand des Gehirns, dicht vor dem Cerebellum. Diese, ihrer Lage nach als Ganglion Isthmi zu bezeichnende Zellengruppe ist, zufolge ihrer Faserbeziehungen, ein caudal verschobenes Corpus posterius, ähnlich wie bei *Podarcis* und mehreren Amphibien. Bei *Hatteria* ist die caudale Partie von der frontalen durch einen dorsoventral gestellten frontalen Trigeminuskern geschieden. Beide Teile des Corpus posterius sind mit der Opticusregion durch die Decussatio transversa verbunden, der caudale Teil auch mit dem äußern, caudalen Genuculatum. Der dem Mittelhirndach zugehörige Teil sammelt seine Fasern aus der konzentrischen Markschiicht und der daran grenzenden Netzsubstanzschicht. Er ist nidös gebaut und entsendet aus seiner lateroventralen Peripherie einen starken Faserzug durch den Trigeminuskern in die Schleife, einen zweiten in das caudale Corpus posterius. Der Hauptteil seiner Fasern jedoch strömt

einem medial vom caudalen Corpus posterius liegenden Kern diffuser Ganglienzellen zu und von dort in die lateralen Oblongatagebiete, namentlich in die des Octavus. Der diffuse Ganglienkern wird auch vom Tractus cerebello-tegmentalis durchflochten und bezieht Fasern aus seinem lateralen Begleitganglion, dem stratös aufgebauten, caudalen Corpus posterius. Der Tractus tecto-cerebellaris zieht lateral über das caudale Corpus posterius hinweg. Aus der radiär angeordneten Netzsubstanzschicht des Lobus opticus eilen Züge feinen Kalibers teilweise in die Mittelhirntrigeminusbahn, meist aber das Corpus posterius durchflechtend ventralwärts in das Kreuzungsgebiet und können als intratectale Assoziationsbahnen angesehen werden.

Im Cerebellum sammeln sich die zarten Fasern der Decussatio veli zwischen den Körnerschichten und dem Ventrikel-epithel und ziehen ventralwärts, dicht hinter die Trochleariskreuzung. *Hatteria* besitzt noch kein einheitliches, cerebellares Marklager, wie die meisten andern Reptilien auch nicht. *Lacerta vivipara* besitzt im lateroventralen Gebiet höchstens kleine Andeutungen davon.

Auch die Molekularschicht quillt in den Mittelhirnventrikel vor bis unter die Decussatio veli. Lateral verbreitert sich das Bündel der Decussatio und zieht ventral abbiegend in den hintern lateralen Trigeminuskern, in die Ventralgebiete der Oblongata und frontalwärts, zunächst in die Haube. Zwischen PURKINJE-Schicht und Molekularschicht ziehen die starken Fasern des hintern Kleinhirnarms und der Tractus cerebello-nuclearis in dicken Bündeln ventralwärts. Ihre Kreuzungen schieben die Decussatio veli frontalwärts und ventralwärts. In großem, scharfem Bogen wenden sich hierauf die Züge, lateral von denjenigen der Decussation des Marksegels, caudalwärts. Ihre einzelnen Abteilungen lassen sich alle bis an den Bestimmungsort verfolgen. Zu Beginn der Nachhirnbasis, dicht unter dem caudalen Rand des Cerebellums, tritt der Abducens aus seinem laterodorsal vom Fasciculus longitudinalis posterior gelegenen Zellenhäufchen in 4—5 Wurzeln zur Basis und verläßt das Gehirn in 4 Bündelchen und zahlreichen einzelnen Fäserchen. Sie sammeln sich in eine $\frac{1}{10}$ mm dicke caudale Wurzel und ein feines frontales Bündel, das sich kurz vor Austritt aus der Schädelhöhle dem caudalen Teil zugesellt.

Unterhalb des Abducenskerns, teilweise lateral davon, liegt der motorische Trigeminuskern. Die Quintusfasern überschreiten größtenteils die Medianlinie. Die großen Ganglienzellen sitzen so

zahlreich links und rechts von dem in der Medianzone dichten Neurogliagerüst, daß sie von ihm gleichsam wie durch ein Sieb zurückgehalten werden. Viele Faserbündel ziehen ins dorsale Längsbündel und mit Fasern aus dem Längsbündel vereint in die Trigeminiwurzel, ihren caudoventralen Teil bildend. Die dorsalen Teile der Wurzel stammen aus dem Cerebellum und dem Mittelhirn. Aus der Radix descendens strömen der mittlern Wurzelfartie Fasern in mehreren Bündelchen zu. Innerhalb der Wurzel schieben sich die dorsocaudalen Fasern aus dem motorischen Kerngebiet frontalwärts und bilden die frontale, am meisten lateral entstehende motorische Wurzelfartie. Medial und ventral vom Trigemini-Kerngebiet liegt in mehreren Gruppen zersprengt der Facialiskern weit caudal reichend. Seine Fasern ziehen dorsalwärts gegen das hintere Längsbündel, kreuzen teilweise innerhalb des Längsbündels, teilweise ventral davon. Dann treten sie lateral- und dorsalwärts in die Acusticuswurzel, deren frontalen Teil sie bilden. Das sensorische, kleinzellige Wurzelfeld des Acusticus liegt lateral ganz ventral. In ihm endet der Tractus acustico-mesencephalicus, indem er, das dorsale Längsbündel durchflechtend, ventralwärts zieht. Aus diesem Kerngebiet ziehen Fasern in einem Bogen dorsolateralwärts in die Hauptwurzel, bilden auch ein kleines, ventrales Wurzelstämmchen, das kompakter gebaut ist und sich dem Hauptstamm ventral anlegt. In den frontalen Ursprungsgebieten des Hauptstamms liegt der großzellige Vestibulariskern, dessen Fasern größtenteils die frontale, etwas ventrale Wurzelfartie bilden. Am medialen Rand der Rautenlippen sammeln sich Fasern aus der Radix anterior zur absteigenden Acusticuswurzel. Sie ist ziemlich lang und verursacht teilweise das Vordrängen der Rautenlippenränder über die lateralen Gebiete des 4. Ventrikels. Die Neuroglia bildet ein dichtes Fasergeflecht, dessen Elemente die Radix descendens des Acusticus gegen die Rautenrinne begrenzen. Die Radix posterior, die sich dorsal über die Radix anterior nach vorn legt, sammelt ihre Fasern aus dem Tuberculum acusticum und dem dorsal davon liegenden Nucleus DEITERS. Die Fasern treten bis an den dorsalen Rand der lateralen Rautenlippe aus dem Zentralorgan. Dicht hinter dem Acusticus, um weniges mehr ventral, tritt in 3 feinen Würzelchen der Glossopharyngeus aus dem Gehirn. Seine Fasern entstammen einem kleinen Kerngebiet, ventral von der absteigenden Acusticuswurzel gelegen. Er ist ebenfalls deutlich mit dem hintern Längsbündel verbunden. Der Glossopharyngeuskern bildet nur die frontale Verlängerung des Vagus-

felds. Der motorische Teil des 10. Paares ist deutlich sichtbar. Mit den sensiblen Vagusfasern zieht auch eine Fasermasse, welche einem frontalen und dorsalen Kerngebiet im Acusticusfeld entspringt, einher. Vielleicht bildet sie den selbständigen frontalen Vagusweig, der mit dem Ramus lateralis der Amphibien zu vergleichen ist (s. S. 192). Sehr stark entwickelt sind im Vagusgebiet die *Fibrae arcuatae internae*. Ganz zerteilt liegen die Zellengruppen für den *Accessorius*. Der caudale Teil des motorischen Vagusgebiets liefert die frontale *Accessorius*wurzel. Auch aus dem frontalen Vagusgebiet entspringt dem Gebiet des verlängerten Seitenstrangs eine kleine Wurzel. Caudal von den Hypoglossuskernen liegt, lateral vom *Funiculus dorsalis*, eine Kerngruppe, die auf der Höhe dorsaler Spinalwurzeln 2 *Accessorius*würzelchen Fasern liefert. Laterodorsal vom *Fasciculus longitudinalis dorsalis* liegt langgestreckt der kleinzellige Hypoglossuskern. In vielen feinen Bündeln ziehen seine Fasern ohne merklichen Anteil am Längsbündel ventralwärts und verlassen in feinen Würzelchen die Basis der *Oblongata*, die frontalen etwas näher der Medianlinie austretend als die caudalen.

Weitere Details konnten mit der Hämalaunmethode nicht eruiert werden.

Aus diesen Befunden ergibt sich:

1. Bei *Hatteria* konnten alle für andere Reptilien bekannten Faserbahnen nachgewiesen werden.

2. Diese Faserbahnen stimmen im wesentlichen überein mit denjenigen von *Lacerta*.

3. Einige unbedeutende Abweichungen bestehen in folgenden Punkten:

a) Dem basalen Vorderhirnbündel weichen die *Opticus*fasern ventralwärts aus wie bei *Chamaeleo*.

b) Eine schwache *Commissura mollis* nähert *Hatteria* den Schildkröten.

c) Wenige Fasern der *Decussatio transversa* schweifen aus dem optischen Kreuzungsgebiet frontalwärts ins *Striatum* ab. Dieses Bündel ist EDINGER zufolge bisher nur für die Vögel bekannt.

d) Die medialen *Opticus*fasern bilden nirgends als bei *Hatteria* den wallartigen Wulst an der medialen Fläche der *Lobi optici*.

e) Relativ stark ist das hintere Längsbündel entwickelt, und damit in Zusammenhang ist die *Commissura posterior* sehr differenziert.

f) Abweichend von *Lacerta* und amphibienartig sind auch die Verhältnisse des Corpus posterius bei *Hatteria*.

g) Eine Andeutung des Nucleus der Raphe ist vorhanden, der nach EDINGER erst bei Vögeln und Säugetieren auftritt.

4. Die Faserbahnen der *Hatteria* liefern weitaus mehr Merkmale der Übereinstimmung mit *Lacerta* als der Verschiedenheit.

5. Die Hirnnerven, insbesondere ihr intracranieller Verlauf, am erwachsenen und spätembryonalen Tier.

(Taf. 3, Fig. 1 u. 2.)

Da der intracranielle Verlauf der Hirnnerven von OSAWA (98) meist nicht berücksichtigt worden ist und sich auch einige Differenzen bei der Vergleichung der Angaben des Autors über den peripheren Teil der Cranialnerven ergaben, so seien hier die Verhältnisse innerhalb der Schädelhöhle mit den Abweichungen außerhalb des Schädels zusammengestellt.

Olfactorius: In 10–12 dickern Bündeln sammeln sich die Riechfasern und durchdringen die hintere Nasenkapselwand. Ihre Durchtrittsstellen bilden in der knorpligen Wand einen länglich runden, durchbohrten Ring. Innerhalb der Schädelhöhle zerfahren die Fila olfactoria sofort einzeln in 6–8 Teilbündel, die sich allseitig an den Lobus olfactorius verteilen, ihn in ein Fasernetz einspinnen. Innerhalb dieses Fasergewirrs liegt die aus 3–4 Lagen bestehende Schicht der Glomeruli.

Auch beim Embryo sammeln sich aus den Epithelien der Riechschleimhaut die Fila olfactoria in 20–25 Bündeln und treten durch die teils membranöse, teils knorplige Wand an den dicht dahinter liegenden Bulbus olfactorius. Sie überdecken die Gehirnausstülpung mit einer ca. $\frac{1}{10}$ mm dicken Schicht Glomeruli.

Bei *Hatteria* wird die Riechschleimhaut allein vom Olfactorius innerviert. Der Trigemini sendet 3 Nervenzweige in die Nasenkapsel, die jedoch alle dorsal von der Riechschleimhaut frontalwärts ziehen und die Nasenkapsel verlassen, um dorsal an die Haut oder ventralwärts in die Zahnpapillen zu gelangen. Dieser Befund weicht von der Beschreibung der entsprechenden Verhältnisse, die OSAWA (98) bei *Hatteria* und J. G. FISCHER (7) bei Sauriern gibt, ab.

Das 2. Hirnnervenpaar betritt die Schädelhöhle schwach verdickt, in eine dichte Duralhülle eingewickelt. Innerhalb der Schädelhöhle ist der Opticus stark seitlich kompreß. Mehrere Längs-

rinnen furchen namentlich die lateralen Oberflächen. Die beiden Nerven ziehen beinahe parallel gegen die untere Vorderfläche des Zwischenhirns ins Chiasma. Die Opticuskreuzungen bilden eine auch äußerlich vorstehende Verdickung. Auf der lateralen Dorsalfläche der Optici dicht vor dem Chiasma sieht man jederseits 2 flache, dreieckige Erhebungen als Ausdruck einer Ausbuchtung des 3. Ventrikels über den Opticus (s. auch Fig. G).

Die Erhebung ist beim embryonalen Gehirn viel stärker sichtbar, bildet eine wesentliche Verdickung im Ansatzgebiet der Nerven am Chiasma. Die Längsfurchung ist auch beim Embryo deutlich sichtbar, doch weniger ausgesprochen als beim Erwachsenen. Der embryonale Opticus ist weniger kompreß, beim Eintritt in die Schädelhöhle fast flachgedrückt. Sein Verlauf innerhalb des Craniums ist viel kürzer, und die beiden Nerven treten unter einem stumpfen Winkel an das Gehirn heran. Das Chiasma ragt infolgedessen viel stärker hervor.

Eigentümlich ist die histologische Struktur des Opticus bei Embryonen des Medianschnittstadiums II und III. Die Zellkerne sind durch die Opticusfasern in bestimmte Reihen gedrängt, sodaß in der Richtung der Nerven und seiner Fasern Linien von Ganglienzellen und von quergestellten, spindelförmigen Elementen mit Faserbündeln abwechseln. Bei der erwachsenen *Hatteria* ist diese geometrische Anordnung wieder etwas verwischt. Auch der Opticus von *Chamaeleo* ist ähnlich aufgebaut, nur sind die Zellenreihen oft unterbrochen und in einzelne Nester auseinandergedrängt.

Der Oculomotorius entsteht als einfache Wurzel aus der frontalen Grenze der Nachhirnbasis ca. $\frac{4}{10}$ mm von der Mediaulinie entfernt. Seine Kerne helfen die hintere Begrenzung des Sulcus interencephalicus bilden. Die Fasern verlassen das Gehirn an der Spitze der Sattelbeuge. Eine dorsale Wurzel ist nicht zu finden. Der drehrunde Nerv zieht zunächst frontalwärts, dann laterofrontal durch eine Öffnung des im Umkreis membranösen Craniums in die Orbita. Innerhalb der Öffnung wird er dorsoventral flachgedrückt. Auch spaltet sich von seiner dorsalen Oberfläche der Zweig für den Rectus superior ab. Außerhalb des Craniums wird er nochmals rund. Er verbreitert sich jedoch bald wiederum und gleitet unter einem Trigeminalganglion durch lateralwärts. Inzwischen gibt er ein dünnes Nervenreis an den Rectus inferior ab. M. WEBER (21) beschreibt dieses Zweiglein auch für die Lacertilier, doch als 3. Ramus des Oculomotorius. Ein feiner Nervenzweig tritt direkt aus dem

Ganglion an die bindegewebige Hülle des Zweigs pro recto superiore. Der aus dem Ganglion austretende Nervenstamm entsendet einen feinen Zweig zum Oculomotoriusstamm. 2, 3 Ganglienzellen entsprechen dem Abgang des dünnen Zweiges aus dem Trigemiusast. Hierauf spaltet sich der Oculomotorius. Sein Ramus muscularis geht frontalwärts. Der Ciliarast ist der mächtigere und greift lateralwärts aus, begleitet vom oben erwähnten Trigemiusast. Das ca. $1\frac{1}{2}$ mm lange und halb so breite Ciliarganglion wird vom Ciliarast des Oculomotorius gebildet, ohne daß der dicht medial und dorsal davon liegende Trigemiusast irgend einen weitem Anteil daran hätte, genau so wie OSAWA (98) beschreibt. Im caudalen Gebiet umhüllen die Ganglienzellen den Nervenstamm mit einer dünnen Schicht, der frontale Teil der Zellen jedoch bildet eine dorsale Vorwölbung.

Beim embryonalen Schädel sind die Verhältnisse etwas anders. Kaum hat sich der Ciliarast vom Stamm des Oculomotorius abgegliedert, so erweitert er sich bereits zum länglichen Ciliarganglion. Der Trigemiusast liegt dem Oculomotorius lateral und ventral an. Er strebt ventral vom Ganglion medianwärts und sendet ein feines Nervenstämmchen von der Seite her in das caudale Drittel des Ciliarganglions. Die Verhältnisse an der embryonalen *Hatteria* decken sich folglich mit den Befunden, die J. G. FISCHER (7) für die meisten Saurier beschreibt. Sie würden auch einen Beweis bilden für die Ansicht SCHWALBE'S (14), welcher das Ciliarganglion dem Stamm des Oculomotorius zuzählt. Das Ciliarganglion des Embryos ist verhältnismäßig viel größer als dasjenige des erwachsenen Tiers. Es ist dem Nervenstamm diffus eingelagert, der heraustretende Ramus ciliaris ist jedoch schlanker. Er zeigt Neigung zu Plexusbildungen, indem kleine Stämmchen ihn verlassen und wieder eintreten, gerade wie es WEBER (21) für *Lacerta* beschreibt. Auch FISCHER (7) erwähnt einfache Teilung bei *Varanus niloticus*. Das Ganglion sitzt beim Embryo direkt am Stamm des Oculomotorius, am Ursprung seines Ramus ciliaris, beim Erwachsenen dagegen lateralwärts und frontalwärts geschoben, im Verlauf des Ramus ciliaris III.

Der Trochlearis entspringt als seitlich kompresser Nerv auf dem Velum medullare anticum. In sanftem, rückwärtsgeschwungenem Bogen umzieht er die Basis der Lobi optici und erreicht in straffem, frontalwärts, schwach nach unten gerichtetem Verlauf die Schädelfwand, lateral und frontal vom Austritt des Oculomotorius. In einem langen, lateral ausbiegenden Duralsack wird er dorsoventral flach-

gedrückt und gibt ein feines Zweiglein an die Dura. Sobald der Nerv den Durakanal verlassen hat, sendet er ein 2. Zweiglein an die Hülle des Ramus pro recto superiore oculomotorii und kommuniziert mit dem Zweiglein aus dem Trigeminalganglion.

Embryonal gestaltet sich der intercranielle Verlauf des Trochlearis ganz gleich, nur weniger straff. Der Nerv schmiegt sich sogar der lateralen Schädelwand an. Beim Embryo ist auch der Duralsack verhältnismäßig länger als beim Erwachsenen.

Die vereinigten Trigeminiwurzeln messen im Querschnitt $1\frac{1}{10}$ auf $\frac{8}{10}$ mm, der dorsocaudale und frontale Teil $\frac{4}{10}$ auf $\frac{5}{10}$ mm. Er biegt nach dem Abzweigen von der Gesamtwurzel frontalwärts. Innerhalb des gemeinsamen Foramens verläuft er in einem eignen Knochenhalbkanal frontolateralwärts und tritt mit dem Ganglion Gasseri nicht in Berührung. Nach Abtrennung dieser Portion, des Ramus ophthalmicus, gleiten die übrigen Wurzelpartien lateralwärts über den Sattel des Prooticums und verdicken sich. In den zum Ganglion Gasseri vereinigten Complex treten, ohne eigentlichen Anteil an der Ganglionbildung zu nehmen, auch die 3 caudoventralen, motorischen Trigeminiwurzeln aus dem medianen Gebiet des Trigeminskerns. Sie verlaufen ventral vom Ganglion teils von einer Lage Ganglienzellen scheidenartig eingehüllt. Sie bilden mit einer ca. gleichstarken Portion sensibler, aus dem Ganglion ausstrahlender Fasern den 3. Trigeminiast, der somit gemischter Natur ist. *Hatteria* kommt somit entgegen dem Verhalten bei Sauriern und abweichend von der Beschreibung G. OSAWA'S eine Portio minor trigemini zu. In bezug auf diesen Punkt verhält sich *Sphenodon* ähnlich wie die Krokodile und nach E. CORDS (131) die Vögel. Noch innerhalb des Ganglions tritt aus dieser Portion für den 3. Ast ein kleiner 4. Ast, den auch J. G. FISCHER bei den übrigen Sauriern beschreibt, frontalwärts. G. OSAWA konnte diesen Zweig nicht finden. Der Ramus mandibularis trigemini verläßt das Ganglion an seinem dicksten Ende. Der 2. Ast tritt frontal vom 3. Ast hinaus und nimmt bald nachher einen kleinen Verbindungsast des Facialis auf. Er bildet die Hauptmasse des kappenartig über die andern Teile gelegten Ganglions. Ins Gehirn tritt er, die dorsalen und dorsofrontalen Teile der Wurzel bildend. Die Hauptsache des GASSER'Schen Ganglions ist in laterocaudaler Richtung und mißt 2,3 mm. Die beiden Querachsen betragen etwa die Hälfte der Längsachse.

Der extracranielle Verlauf des Ophthalmicus gestaltet sich

folgendermaßen: Der Nerv zieht nach einer lateralen Ausbuchtung frontalwärts, gegen die Medianlinie. Er überkreuzt den Abducens und schwillt zu einem kolbigen Ganglion an, das sich direkt hinter dem Oculomotoriusaustritt an die Schädelwand anlehnt. Die Ganglienzellen lagern mantelförmig um den Nervenstamm herum. Aus dem laterofrontalen Ende des Ganglions biegt der Ramus nasalis lateralwärts ab. Er entsendet nach kurzem Verlauf frontalwärts den Zweig durch die Nasenkapsel, der parallel mit dem Trochlearis verläuft und mit ihm den Opticus überkreuzt, sowie lateralwärts den Ramus ciliaris, der sich über das Ganglion ciliare oculomotorii legt. Vor der Trennung in die beiden Äste anastomosiert der Ramus nasalis, wie schon erwähnt, durch das feine Nervenzweiglein mit dem Ramus ciliaris III. An der lateralen Peripherie des keulenartigen Ganglions des Ophthalmicus entsteht ein beträchtlicher Muskelast, der Ramus frontalis. An die lateroventrale Umgrenzung schlängelt sich ein dünner Nerv, der sicherlich Facialisfasern mit sich führt und mit dem Ganglion in dessen mittlern Gebiet verschmilzt. Frontalwärts kommuniziert der dünne Nerv vermittels des schon geschilderten Zweigleins mit dem Trochlearis. Caudalwärts gabelt er sich in 2 zarte Zweiglein, wovon das 1. mit dem Facialis kommuniziert und in den hintern Facialisast tritt, das 2. ins Ganglion geniculi zieht.

G. OSAWA (98) erwähnt das Ganglion des Ophthalmicus nirgends. JOHANNES MÜLLER (4) erwähnt bei Schlangen und Eidechsen ein von dem übrigen Ganglion getrenntes Ganglion in der Schädelhöhle. J. G. FISCHER beschreibt bei *Salvator merianae* ein außerhalb des Schädels gelagertes Ganglion des 1. Trigeminusasts, doch ist seine Lage bedeutend weniger frontal als bei *Hatteria*. Eine ähnlich vorgeschobene Lage wie diejenige der *Hatteria* besitzt das kleine Ganglion des Ophthalmicus von *Chamaeleo*. Doch ist hier die Ganglienzellenbildung so minim, daß sie nur mikroskopisch zu konstatieren ist. Auch liegt ihm das Ciliarganglion direkt frontal auf. Die Verhältnisse bei *Chamaeleo* scheinen überhaupt etwas abzuweichen, da ja der 1. Ast teilweise auch an der Bildung des 2lappigen Ganglion Gasseri teilnimmt.

Im embryonalen Gehirn liegen die Verhältnisse schon insofern anders, als das Ursprungsgebiet des Trigeminus nicht reinlich gesondert ist. Das frontale Wurzelsystem liegt direkt vor dem frontalen Eingang ins Gehörorgan und bezieht vermittels eines Ganglions noch Fasern aus einem caudal gelegenen Gebiet, dem

wahrscheinlich die Hauptmasse der Facialisfasern entstammen. Die caudale, gangliöse Wurzel verschmilzt zum Teil mit den Fasern der vordern Wurzel, zum Teil tritt sie ins Gehörorgan. Eine andere Partie der Trigeminiwurzelfasern, aus beiden Gebieten rekrutierend, kann mit Facialisfasern vereint durch das Prooticum ins Facialisganglion und vermittels einer kleinen Verbindungsbrücke zwischen Facialis und Trigemini ganglion in letzteres Ganglion ziehen. Hauptsächlich sensible Wurzelfasern entspringen caudal.

Ein Übergang der Wurzelbündel des 5. Paares an das 7. erinnert sehr an die Verhältnisse bei Amphibien und Fischen, wie sie FISCHER (5) beschreibt. Bei keiner erwachsenen Form unter den Reptilien ist Ähnliches gefunden worden. Auch bei der embryonalen *Lacerta agilis* ist nach BÉRANECK (31) das Wurzelgebiet reinlich gesondert ohne Übergänge ins Facialisgebiet. Das GASSER'sche Ganglion ist birnförmig mit dorsoventral gestellter Hauptachse. Es ist nicht vollständig aufgelagert wie beim Erwachsenen, sondern an einzelnen Stellen noch diffus zwischen den Nervenfasern eingestreut. Der Isthmus zwischen Facialis und Trigemini ganglion, der nach FISCHER (5) auch einigen Formen unter den Amphibien zukommt, scheint indes nicht konstant zu sein. Er war zu sehen bei einer Querschnitt- und einer Horizontalserie, doch nicht an einer Sagittalserie desselben Stadiums.

Auch beim embryonalen Gehirn nehmen nicht alle Fasern des 2. und 3. Astes an der Ganglionbildung teil. Vgl. auch SCHAUINSLAND (114). Die *Portio minor* rekrutiert ihre Fasern vom caudoventralen Teil des vordern Ursprungsgebiets. Die caudodorsalen Fasern treten ohne Teilnahme am Ganglion gasseri frontalwärts durch einen eignen Halbkanal des Otosphenoideknorpels. Lateral ist der kurze Halbkanal durch starkes Bindegewebe ergänzt. Der Ophthalmicus zieht frontomedialwärts. Nach kurzem, extracraniellem Verlauf bildet er das länglich runde Ganglion, das sich an den Oculomotoriusaustritt ganz in die Nähe der Hypophyse legt. An seiner mediofrontalen Seite entsendet es den Ramus nasalis. Er kommuniziert, wie schon erwähnt, vermittels des kurzen und feinen Ramulus ciliaris mit dem Ciliarganglion. An der laterofrontalen Ecke verläßt auch der Ramus frontalis das Ganglion.

Hatteria besitzt somit keinen eigentlichen Ophthalmicusstamm im Sinn HOFFMANN'S (36), da ja der Ramus frontalis und nasociliaris sowohl bei der erwachsenen als auch bei der ältesten embryonalen Form dem Ophthalmicusganglion getrennt entspringen. Von diesen

Befunden weichen ab die Beobachtungen von SCHAUINSLAND (114), welcher den Ramus ciliaris als aus dem Ganglion ophthalmicum direkt entstehend vorfand.

Der 2. Trigeminasast verläßt das Ganglion Gasseri an seiner laterofrontalen Seite, dicht unter der Gehörkapsel. Er teilt sich nach kurzem, lateralem Verlauf in seine 2 Äste, die jedoch noch eine Strecke parallel durch die äußere Partie der Kaumuskeln frontalwärts ziehen. Der Infraorbitalis wendet sich in der Folge medioventralwärts. Auf der Höhe des Orbitalbodens angekommen verschmilzt er mit dem Endast des Ramus palatinus facialis. Er zieht mit ihm als ein flacher Stamm oberhalb und in der Mitte zwischen den beiden Zahnreihen frontalwärts. — An der lateralen Seite des Ganglion Gasseri, etwa auf halber Höhe, entstehen die Zweige, welche den 3. Trigeminasast zusammensetzen.

Der Abducens besteht innerhalb des Schädels aus einem feinen frontalen Teil und einer stärkern caudalen Partie. Kurz vor Austritt aus der Schädelkapsel vereinigen sie sich und ziehen durch einen kurzen Längskanal im Basisphenoid lateral vom Foramen jugulare hinaus. Der Abducens wird durch den zu feinen Knochenkanal eingeeengt. Außerhalb des Schädels zieht er wenig lateralwärts in den Retractor oculi, dann frontalwärts mit einem Zweig an den erwähnten Muskel. Eine Menge feiner Fäserchen dringen in den Musculus bursalis, das Hauptreis gelangt in den Rectus externus. Verbindungs Zweige mit dem Facialis sind nicht vorhanden.

Der Verlauf des Abducens im embryonalen Schädel gestaltet sich ganz gleich, nur etwas weniger gestreckt.

Acusticofacialis: Der Nervenkomplex verläßt das Zentralorgan in der ganzen Höhe der Seitenränder des verlängerten Marks. Abweichend von OSAWA (98) ist kein Tuberculum acusticum zu finden. Die Gesamtwurzel ist 1.5 mm mächtig, teilt sich jedoch äußerlich sofort in ihre Zweige. Innerlich jedoch bildet sich in der Wurzel innerhalb des Schädels ein großes Ganglion, das mit den einzelnen Zweigen ins Gehörorgan hineinreicht. Zunächst kann man den Nervenkomplex in Ramus anterior und in Ramus posterior einteilen. Die frontalen und ventralen Fasern des Ramus anterior sowie die ventrofrontalen, über den Ramus anterior hinwegziehenden Fasern des Ramus posterior setzen den Facialis zusammen. Er verläßt am ventralen Rand des Ramus anterior den Komplex und zieht sofort ventrolateralwärts durch ein besonderes Loch aus dem

Schädel ins Ganglion geniculum. Es besitzt eirunde Form und umgibt den aus dem Schädel kommenden Nervenstamm allseitig. Aus seiner medialen Seite zieht der Ramus palatinus medialwärts und wendet sich der medialen Seite der Columella entlang frontalwärts [vgl. VERSLUYS (110)]. An der lateralen Peripherie des Ganglions entsteht caudal ein Muskelast in den Parieto-mandibularis, dicht davor der eigentliche Hauptstamm des Ramus posterior facialis mit der Chorda tympani und den Kommunikationsästchen zum zweiten Trigeminusast, zum Glossopharyngeus etc. An seiner frontalen Seite entläßt das Facialisganglion den feinen Nervenast zum Ganglion des Ophthalmicus und zum Trochlearis. Erster und zweiter Trigeminusast der *Hatteria* sind somit direkt mit dem Hauptstamm des Facialis verbunden. Ein ähnliches Verhältnis fand ich nirgends in der Literatur über Reptilien angegeben.

In derselben Sagittalebene, in welcher der Facialis die Schädelkapsel verläßt, bezieht der Ramus anterior des Octavus seine Fasern aus der Ampulla anterior und exterior. Der vereinigte Nervenstamm der beiden Ampullen ist schon innerhalb des Gehörorgans gangliös. Bei der Vereinigung der beiden Hauptwurzeln des Acusticus scheidet sich vom Ramus anterior ein feiner Nervenzweig und zieht durch ein besonderes Loch dorsalwärts in die Gehörkapsel. Innerhalb des Labyrinths spaltet es sich in mehrere mediale und wenige laterale Zweiglein an den Utriculus. Der Ramus posterior ist sehr stark gangliös. Er bezieht einen besondern, ebenfalls gangliösen Zweig von der dorsomedial gelegenen Ampulla posterior. Durch eine besondere Öffnung zieht der Ramus ampullae posterioris aus dem Gehörorgan. Der eigentliche Ramus posterior zieht vorerst in eine rundliche Grube und biegt dann caudalwärts durch eine größere Öffnung ins Vestibulum. Er bezieht seine Fasern aus der Papilla basilaris, der Papilla lagenae, der Papilla sacculi, das wichtigste Kontingent aber aus der länglichen Macula des Utriculus, abweichend von G. RETZIUS (32), nach dessen Beschreibung nur der Ramus anterior an den Utriculus zieht. Das ganze Verzweigungssystem des Acusticus ist makroskopisch sehr gut sichtbar bei Gehirnsitus mit geöffnetem Gehörorgan. Nimmt man das Gehirn heraus, so reißen meistens die Nervenendstellen durch, sodaß der Nervenkomplex mit dem Zentralorgan im Zusammenhang bleibt.

Ein Verschmelzen der Acusticus- und Facialiswurzeln kommt nach FISCHER (7) bei erwachsenen Sauriern und Krokodilen nicht vor. Auch bei *Emys europaea* und *Testudo graeca* behauptet der

Facialis bereits sein ihm eignes Ursprungsgebiet dicht vor dem Octavus. Dagegen beschreibt BÉRANECK (31) eine gemeinsame Wurzel für Acusticus und Facialis bei *Lacerta agilis*-Embryonen.

Auch die Acustico facialis-Fasern des Embryos stammen wie die Quintusfasern noch nicht aus einem einheitlichen Ursprungsbezirk. Ein mächtiges, caudales Ursprungsgebiet liefert die Hauptmasse der Fasern fürs Gehörorgan. Daneben ziehen jedoch auch aus einem frontalen Wurzelgebiet neben den Quintus- und Facialisfasern solche für den Acusticus einher. Das caudale Wurzelgebiet dagegen birgt jedenfalls nur Acusticusfasern, vielleicht auch einige wenige für den Facialisstamm (s. Taf. 3, Fig. 2 u. 3).

Nervenfaser aus der Ampulla posterior und der Macula neglecta setzen einen caudalen, fast horizontal gerichteten Ramus zusammen. Er wird schon innerhalb des Gehörorgans diffus gangliös wie bei der erwachsenen *Hatteria*, zieht frontalwärts durch ein eignes Nervenloch und fließt direkt davor mit dem ventral an ihn herantretenden Faserzug aus dem Sacculus und der Cochlea zusammen zum Ramus posterior acustici. Auch direkt aus dem Utriculus ziehen innerhalb des Gehörorgans in einen Knochenkanal Fasern medio-caudalwärts, um mit den Fasern aus Sacculus und Cochlea zusammen in den Ramus posterior zu strömen. Die übrigen Nervenfaser des Utriculus ziehen in 2 gesonderten Bündeln mediofrontalwärts durch 2 Löcher, die in eine Grube konfluieren, in die Schädelhöhle zum Ramus anterior des Acusticus. Das Hauptkontingent der Fasern zum Ramus anterior stellen die Maculae der Ampulla anterior und exterior, die aus einer gemeinsamen Öffnung das Gehörorgan verlassen (s. S. 91 u. 92). Auch sie schwellen schon in der Capsula auditiva zu einem Ganglion an. Aus dem Recessus utriculi zieht ein äußerst feines Bündelchen Nervenfaser ventralwärts an den Ramus anterior. Es ist auf Fig. 3, Taf. 3 nicht angegeben. In die Schnittebene projiziert, hätte es den Ramus für die vordere und äußere Ampulle entzweigeteilt.

An seiner untern Peripherie birgt auch der embryonale Ramus anterior den Facialis in sich. Die Fasern ziehen, zunächst mit den Octavuswurzeln vereint, lateralwärts, zweigen dann vom Ramus für die vordere und äußere Ampulle ventral ab. Durch das Proticum zieht er ins Ganglion geniculi. An Stelle des doppelten Ramus posterior findet man beim Embryo nur einen einzigen Nervensamm der lateralwärts aus dem Ganglion zieht. An seiner medialen Seite bildet sich der Ramus palatinus. Er zieht sogleich medio-

ventralwärts, dann im Bogen frontalwärts und wiederum lateralwärts in die Orbita. Auf dem Boden der Orbita schwillt der Ramus zum Ganglion palatinum an, nimmt einen Ramus communicans trigemini auf und gibt vor und nach Bildung des Ganglions Zweige an die hintern Zähne der Palatinreihe ab. Frontal vom Ganglion ist der Verlauf ein streng frontaler. Nach Abgabe eines Zweigs für die vordere Palatinreihe verschmilzt der Ramus palatinus mit dem doppelt so starken Zahnast des Maxillaris. Der zusammengesetzte Nerv wird lateral und medial teilweise gangliös, unter Abgabe von Muskel- und Drüsenästchen. Nach geradem, frontalem Verlauf spaltet sich der Nerv wiederum, indem er lateral zunächst ein Ganglion bildet. Medial entsteht der Zweig für die Choanen, lateral aus dem Ganglion der Zahnast für die Maxillarreihe.

Glossopharyngeus: Teilweise vor dem Octavus, teilweise seinen Ursprung durchflechtend, entspringt der Glossopharyngeus in 3—4 Wurzelbündelchen. Sie ziehen der Oblongata entlang caudalwärts, zunächst in eine Hauptwurzel und eine feine, caudal anliegende Nebenwurzel vereinigt. Der Ursprung der Würzelchen liegt in einer geraden Linie, die frontal ganz lateral, caudal etwas dorsalwärts gerichtet ist. In derselben Geraden dicht hinter den Glossopharyngeuswürzelchen entspringen noch 3 weitere Wurzelbündel, die sich zu einem Stamm vereinen und im Bereich des Foramen lacerum posterius ein Zweiglein zum Glossopharyngeusstamm entsenden. Das so verstärkte 9. Paar behauptet den frontalsten und dorsalsten Platz im Foramen und zieht dann lateralwärts. Am Ende des Verlaufs durch das Foramen treten wenige Ganglienzellen auf, dem Stamme caudal anliegend. Erst etwa 2 mm lateral vom Schädel schwillt der Glossopharyngeus zu einem großen Ganglion an und nimmt noch einen Ramus aus dem caudal von ihm liegenden Begleitnerv auf.

Nach den Zweigen und Verbindungsästen, die diesem Ganglion entspringen, erweist es sich als das Ganglion petrosum. Eine ähnliche, distale Lage des Glossopharyngeusganglions beschreibt auch FISCHER (7) für *Istiurus amboinensis*, JOHANNES MÜLLER (1) und CARL VOGT (3) für *Python tigris*. Wahrscheinlich bilden auch die wenigen Ganglienzellen am lateralen Ende des Foramen lacerum bereits einen Bestandteil des nach JOHANNES MÜLLER dem Ganglion cervicale supremum analogen Glossopharyngeusknötchens. Der Glossopharyngeus besitzt somit ein eignes Ganglion. Der Befund weicht ab von den Verhältnissen, die OSAWA (98) feststellt. Der Autor be-

schreibt den Glossopharyngeus als einen ins Ganglion radialis vagi tretenden Nervenstamm, ein Zustand, der sich am Schädel des Embryos verfolgen läßt. Auch entspricht er nach FISCHER (7) den Befunden bei *Alligator lucius*, *Crocodilus biporcatus* und Verhältnissen bei Amphibien, speziell bei Urodelen.

Am embryonalen Gehirn entspringt ein Wurzelbündel des Glossopharyngeus noch weiter frontal und dorsal als beim erwachsenen Gehirn, direkt unter dem caudalen Kleinhirnrind. Die 2 caudalen Faserbündel entspringen vor und in der gleichen Höhe des Acusticusaustritts. Alle Fasern ziehen über diejenigen des Acusticus weg caudalwärts und mit den Wurzelbündeln des 10. und 11. Hirnnervenpaars durch das Foramen jugulare. Außerhalb des Schädels vereinigen sich die Glossopharyngeusfasern mit den Vago-Accessoriusfasern zu einem gemeinsamen Doppelganglion. Vgl. SCHAUINSLAND (114). Eine mehr mediale größere Verdickung ist allen 3 Nervenpaaren gemeinsam. Sie entsendet mediocaudalwärts einen kleinen Verbindungszweig in den dicht dahinter liegenden Hypoglossusstamm, den SCHAUINSLAND nicht erwähnt. Lateral entsteht aus dem medialen Ganglienknoten ein frontolateral auflagerndes, dem Glossopharyngeus eignes Ganglion und caudal davon der dem Vagus und Accessorius gemeinsame Nervenstamm. Er zieht lateralwärts und teilt sich in den dorsalen Accessorius und in den ventralen Vagus. Das frontale Ganglion, welches dem Glossopharyngeus Ursprung bietet, kommuniziert caudal ebenfalls vermittels eines Zweigleins mit dem Vago-accessorius.

Vagus-Accessorius. In einer Geraden mit dem Glossopharyngeus und dem caudal von ihm entstehenden Nervenstamm werden die Vaguswurzeln sichtbar. Sie entspringen dicht hinter den beiden Nerven in 10—12 Faserbüscheln, die sich zu 4 Wurzelbündeln sammeln. Das frontalste ist das mächtigste, das caudale ebenfalls stark. Die dazwischen liegenden Würzelchen jedoch sind schwach. Etwas caudal von den 4 Bündeln entsteht ein feines, letztes Vagusstämmchen, das selbständig, dorsal vom Accessoriusstamm einherzieht. Die Abgangsrichtung der Vaguswurzeln ist dieselbe descendente bis transversale, die FÜRBRINGER (96) für die Selachier beschreibt.

Die Hauptwurzel des Accessorius entspringt in 2 Bündeln dorsal, in derselben Höhe und gleichweit von der Medianlinie entfernt wie ventral die letzte Hypoglossuswurzel. Ihr Verlauf ist zunächst ascendent. Das vereinigte Bündel zieht dann caudalwärts und emp-

fängt eine lange ebenfalls dorsale Wurzel aus der Höhe des 2. Spinalnerven. Die Spinalwurzel entsteht wenig lateraler als die occipitale Wurzel, ist viel schwächer als letztere und zieht unter der dorsalen Wurzel des ersten Cervicalnerven durch, wie dies von FISCHER (7) und MAYER (6) für Reptilien und Säugetiere beschrieben wird. Auch wird sie im Hinaufziehen durch Angliederung feinsten Fasern aus dem Zentralorgan schwach verstärkt. Das vereinigte Bündel zieht wieder frontalwärts, nimmt in der Höhe der letzten Hypoglossuswurzel ein ganz feines, zweites occipitales Würzelchen auf. Der Accessorius mißt nur etwas mehr als $\frac{2}{10}$ mm Querschnitt und zieht in das Foramen jugulare, innerhalb des Foramens dorsal vom letzten Vagusbündel begleitet. Auf seinem Lauf durch das Foramen legen sich auch die 4 übrigen Vagusbündel dem Accessorius frontal und ventral an, und der ganze Komplex wird von einer dichten, bindegewebigen Scheide umgeben. Außerhalb des Foramen legt sich den vereinigten Nerven ein längliches Ganglion gleich einer Hülle ventral an. Das dorsal vom Accessorius liegende, feine Vagusbündel verschmilzt zunächst mit dem Accessorius und verursacht dadurch ein kleines Eigenganglion, das vom Ganglion der 4 Vagusbündel ventral umfaßt wird und etwas weiter lateral in demselben aufgeht. Das Vago-Accessorius-Ganglion kommuniziert vermittels eines feinen Strangs mit einem zum Spinooccipitalnerv abgehenden Zweig aus der caudalen Hypoglossuswurzel. Aus dem Ganglion resultiert lateral ein ca. 1 mm dicker Nerv, in welchem die Accessoriusfasern mitverlaufen, ohne daß sie wesentlichen Anteil an der Ganglionbildung hätten. Aus dem, zwischen Glossopharyngeus und Vagus selbständig verlaufenden Nervenstamm geht unter Ganglienzellbildung ein Zweiglein zum Vagus-Accessorius ab, auch hier wenige Ganglienzellen hervorrufend. Derselbe Nervenstamm entläßt auch einen Zweig an die frontale Hypoglossuswurzel und schwillt dann zu einem beträchtlichen, diffus zwischen den Fasern verbreiteten Ganglion an. Darauf zieht er längs der Gehörkapsel ventralwärts. Der Nerv ist ein nicht mit dem Accessorius verschmelzender frontalster Vaguszweig und bewahrt eine gleiche Selbständigkeit wie der frontale Vaguszweig, der Ramus lateralis der Amphibien [STRONG (89)] und Fische [FÜRBRINGER (96)]. Seinen weitem Verlauf habe ich nicht konstatiert. Beim Embryo nimmt er, wie auch der Glossopharyngeus, teil an dem diffus zwischen den Nervenfasern verteilten Ganglion, welches dem 9., 10. und 11. Gehirnnervenpaar gemeinsam ist.

Ventrale Vaguswurzeln, gar spinale, ventrale, wie J. G. FISCHER (7)

für mehrere Saurier beschreibt, besitzt *Hatteria* nicht. Alle ventralen Wurzelbündel sind typische Hypoglossuswurzeln. Auch verlaufen Vagus und Accessoriusfasern trotz der äußern Verschmelzung möglichst getrennt. Die Ursprungsverhältnisse bei *Hatteria* klingen an diejenigen bei *Lacerta ocellata* und *Istiurus*, vielleicht auch an die Befunde bei *Iguana tuberculata* an. Das Ganglion radialis nervi vagi ist jedenfalls nur mikroskopisch zu konstatieren, da die Ganglienzellen in 2—3 Lagen hülsenförmig um den Stamm herum gelegt sind und deshalb nur geringe Verdickung bewirken.

Der Hypoglossus ist bei *Hatteria* ziemlich selbständig. Seine 14—16 Wurzelbündel entspringen ganz ventral etwa 1 mm von der Medianlinie entfernt, die frontalen, feinem Würzelchen näher bei der medianen Fissur, die dickern caudalen etwas mehr lateral. Sie ordnen sich mit 3—4 Bündeln zu einer frontalen, kleinem Hypoglossuswurzel, mit 6 Bündeln zur mittlern und die übrigen zur mächtigen, caudalen Wurzel an. Alle 3 ziehen gesondert in 3 verschiedenen Foramina durchs Occipitale in einer schrägen Geraden. Die frontalste Wurzel durchsetzt den Knochen ventral, die caudalste viel dorsaler. Die Nervenstämmchen hängen bis zu ihrem Austritt aus der Schädelhöhle in der Pia. Die Kanälchen der beiden frontalen Wurzeln vereinigen sich so, daß die Wurzeln aus einem gemeinsamen Loch lateral aus der Schädelkapsel treten. Die ontogenetische Reduktion der Hypoglossuswurzeln, welche schon HOWES u. SWINNERTON (118) konstatiert haben, schreitet postembryonal nicht weiter fort als beim ausgewachsenen Embryo. Alle 3 Hypoglossuswurzeln verlaufen parallel miteinander, dicht caudal vom Vagoaccessorius, lateralwärts und vereinigen sich erst 3 mm vom Schädel entfernt, ohne daß Ganglienzellen auftreten würden. Vorher entläßt jedoch die caudale Wurzel einen Zweig zum dorsalen Ast des Spinooccipitalnerven [vgl. SCHAUINSLAND (128, 114)], und die frontale Wurzel erhält Verstärkung aus der selbständigen Vagusportion. Auch entsendet die caudale Wurzel dicht vor dem Zusammentreten der 3 Wurzeln ein feines Zweiglein, das den frontalen Wurzeln parallel mit der freien Vagusportion ventralwärts zieht.

Beim Embryo weicht der Verlauf der Hypoglossuswurzeln nur insofern von demjenigen erwachsener Tiere ab, als die beiden frontalen Wurzelbündel schon innerhalb des Schädels zu einem einzigen verschmelzen. Eine occipitale Wurzel \approx nach FÜRBRINGER (96), wie sie SCHAUINSLAND angibt, konnte ich nicht finden. Die Verbindungen

mit dem Glossopharyngeus-Vagus-Accessoriusganglion und mit dem dorsalen Zweig des Spinooccipitalnerven sind ebenfalls vorhanden.

Entgegen dem Verhalten bei Eidechsen, übereinstimmend mit demjenigen bei Krokodilen entbehrt die erwachsene *Hatteria* spinaler Hypoglossuswurzeln. Abweichend von den Sauriern ist auch der Umstand, daß der 12. Hirnnerv in seinem Stamm vollkommen freibleibt und nur durch Zweigverbindungen mit Vagus und Spinooccipitalis kommuniziert.

Der Spinooccipitalnerv [Cervicalis I nach SCHAUMSLAND (114)] von *Hatteria* entspringt ventral von der Medulla, bei ihrem Austritt aus dem Occiput in einer Geraden mit den caudalen Hypoglossuswurzeln. 2 feine Bündel, die jedenfalls noch spinale Hypoglossuselemente in sich fassen, setzen eine frontale Wurzel zusammen; eine caudale Wurzel wird durch 2 dicke Komponenten gebildet. Beide Wurzeln umziehen, in dicke Bindegewebsscheiden eingehüllt, das Basioccipitale. Bei der größten Biegungsstelle des Occiput legen sich die Wurzeln übereinander. Bei der Horizontalbewegung des Kopfs sind sie in dieser Lagerung den Zerrungen weniger ausgesetzt. Auf eine kurze Strecke vereinigen sich die beiden Wurzeln zu einem einzigen Stamm. Dann gliedern sich kurz aufeinander folgend 2 Zweige ventralwärts ab. Der laterale dieser Zweige enthält Elemente sympathischer Natur für die Vertebralarterie, kommuniziert mit dem caudalen Hypoglossuszweig und entsendet einen Ast in die dorsale Halsmuskulatur. Der Rest des spinooccipitalen Stamms zieht caudolateralwärts weiter.

Am Gehirn des Embryos verhält sich der Spinooccipitalis einfacher. Er entsteht nur aus 2 Wurzeln und teilt sich außerhalb des Achsenskelets in einen kleinern, ventralen Zweig, der caudolateralwärts zieht und in einen größern dorsalen Teil. Letzterer kommuniziert mit der caudalen Wurzel des 12. Paares und zieht dann dorsalwärts in die Halsmuskulatur.

Der 2. Cervicalis entspringt an der Medulla spinalis etwas lateraler als der spinooccipitalis-ähnliche 1. Cervicalnerv, also nicht mehr in gleicher Linie mit dem Hypoglossus wie dieser. Er besteht zunächst aus 3 dicken, ventralen Wurzeln. Die zusammengesetzte, ventrale Wurzel mißt $\frac{1}{10}$ mm. Eine ganz feine und einfache, dorsale Wurzel entspringt caudaler als die ventralen Wurzeln. Sie zieht, in der Pia versteckt, im Bogen über die spinale Accessoriuswurzel hinweg lateral und caudalwärts. Indem sie von hinten an die

ventrale Wurzelportion hinzutritt, bildet sie ein dem Stamm caudal aufsitzendes, sehr kleines Spinalganglion.

Abweichungen dieser Ausführungen von den Angaben OSAWA's bestehen in bezug auf folgende Punkte:

1. An der Innervation der Riechschleimhaut nimmt nur der Olfactorius teil. Der Trigeminusast zieht dorsal durch die Riechkapsel, ohne Nervenfasern an das Riechepithel abzugeben.

2. *Hatteria* kommt eine Portio minor trigemini zu.

3. Ein 4. Trigeminusast konnte ebenfalls gefunden werden.

4. Der 1. Trigeminusast besitzt ein eignes Ganglion außerhalb der Schädelhöhle in der Muskulatur, lateral von der Hypophyse, verborgen.

5. Aus dem Ganglion geniculi entspringen außer dem Ramus palatinus der Hauptstamm des Facialis und ein Muskelast.

6. 4 Acusticuszweige ziehen getrennt in das Gehörorgan, vgl. auch S. 91.

7. Der Glossopharyngeus zieht als selbständiger Nerv aus der Schädelhöhle. Er besitzt ein eigenes Ganglion und tritt nicht ins Ganglion radices nervi vagi.

8. Der Abducens spaltet sich in mindestens 3 Endzweige.

Die Abweichungen der Befunde an *Hatteria* von den Verhältnissen bei den Lacertiliern sind folgende:

1. Die Riechschleimhaut der *Hatteria* wird nur vom Olfactorius innerviert; der Trigeminus durchzieht die Riechkapsel, ohne Nervenfasern an die Schleimhaut abzugeben.

2. *Hatteria* kommt ähnlich wie den Krokodilen und den Vögeln eine Portio minor trigemini zu.

3. *Hatteria* eigentümlich ist auch die außerhalb des Schädels frontalwärts verschobene Lage des Ophthalmicusganglions, das bei den meisten Sauriern innerhalb, bei wenigen Ausnahmen außerhalb der Schädelkapsel liegt, doch nirgends frontalwärts verschoben ist.

4. Auch die direkte Verbindung des 1. und 2. Trigeminusasts mit dem Stamm des Facialis kommt, soweit bekannt, nur *Hatteria* zu.

5. Ein Übergang der Wurzelfasern des Trigeminusgebiets in diejenigen des Facialis, wie sie die ältesten Embryonalstadien von *Hatteria* aufweisen, kommt bei *Lacerta*-Embryonen nicht vor und erinnert an Zustände bei den Amphibien.

6. Der Isthmus zwischen Ganglion gasseri und Ganglion geniculi ist für Saurier-Embryonen noch nicht beobachtet worden, dagegen vielfach an ausgewachsenen Amphibien.

7. Bei Embryonen von *Lacerta agilis* beobachtete BÉRANECK, daß der Facialis mit der vordern Acusticuswurzel verschmolzen ist. Doch bei erwachsenen Reptilien ist dieses Verhältnis noch nirgends beobachtet worden, außer bei *Hatteria*.

8. *Hatteria* eigen ist auch die Gliederung des Acusticus in seine verschiedenen Zweige, die sich nur gezwungen in das allgemeine Schema von RETZIUS, wonach bei *Hatteria* aus dem Utriculus Fasern in den Ramus anterior und in den Ramus posterior acustici ziehen würden, einreihen läßt.

9. Der Glossopharyngeus der erwachsenen *Hatteria* bleibt in seinem Stamm frei; er tritt nicht in das Ganglion radialis nervi vagi, sondern bildet sein eignes Wurzelknötchen und ein Stammganglion. Dieser Befund erinnert an Krokodile und Amphibien, speziell an Urodelenverhältnisse.

10. Der selbständige, frontale Vaguszweig, vergleichbar dem Ramus lateralis der Amphibien und der Fische, ist für die Lacertilier auch noch nicht beschrieben worden.

Als Differenzen, die sich wachstumphysiologisch deuten lassen, betrachte ich die Portio minor trigemini sowie die Lage des Ophthalmicusganglions.

Wichtige Unterschiede genetischer Natur sind dagegen die Übergänge der Trigemini- und Facialisfasern in ihrem Wurzelgebiet sowie die Verbindung des GASSER'schen Ganglions mit dem Ganglion geniculi am Embryo und der noch am Erwachsenen gemeinsame Ursprung des Facialis und des Acusticus. Beide Merkmale gehören zu den generellen und unterscheiden, soweit bekannt, *Hatteria* von den übrigen Sauriern. Generell ist auch der selbständige Glossopharyngeus und die in Form eines Ramus lateralis abgesonderte frontale Vagusportion.

Diese zwei Merkmale sind mit den Verhältnissen im Facialis und Acusticusgebiet dem Rhynchocephalen eigen, charakterisieren ihn gegenüber den andern Sauriern.

V. Medianschnitt.

No. I. Medianschnitt des Erwachsenen.

(Fig. O.)

Der Centralkanal des Rückenmarks weitet sich plötzlich in zwei aufeinanderfolgenden Etappen zur Rautengrube aus. Da die Dorsal-

stränge zunächst nur wenig auseinanderweichen, so kommt die Erweiterung des Kanals hauptsächlich in einer Volumvergrößerung der Medulla, vornehmlich in dorsoventraler Richtung, zur Geltung. So ist der Querschnitt am Calamus scriptorius bereits erheblich größer als bei der 3. Spinalwurzel. Die Commissura dorsalis bleibt bis zur vollständigen Eröffnung der des Tegmentums entblöhten Rautengrube unter dem dorsal besonders dichten Neurogliagerüst verborgen. An einem Exemplar griff ein Divertikel des allmählich sich erweiternden Kanals dorsal über die graue Substanz des Centralkanals hinweg caudalwärts, sodaß die dorsale Commissur, größtenteils von der grauen Substanz entblöht, direkt auf dem Ventrikel lag.

Die Rautendecke greift mit einer großen Vesica terminalis median zwischen die Dorsalstränge. Ein kleines caudales Divertikel der Endblase ist mit Hilfe eines Piastrangs am Mark befestigt. Die Vesica terminalis beansprucht $\frac{2}{5}$ der Rautendecke und ist meist durch eine schwach ausgeprägte Querfalte gegliedert. Frontal davon senkt sich das Tegmentum rhombencephali etwas in die Tiefe, zieht in 2—3 Falten dorsalwärts, dann in leichtem, die Rundung des Cerebellums nachahmendem Bogen zur Spitze des Epencephalons. In einer frontalwärts gerichteten Falte vereinigt sie sich mit dem dorsofrontalen Teil der Taenia cerebelli.

Das Epencephalon repräsentiert bei *Hatteria* die stärkste Verdickung der dorsalen Medianzone. Es steht ziemlich senkrecht zur Achse des Rautenhirns und bildet einen Bogen mit mehr oder weniger großer, caudaler Konvexität wie bei *Lacerta* und *Chamaeleo*. Je nachdem das Cerebellum sich stärker über die Lobi optici neigt, oder aber caudalwärts ragt, ist die Falte zwischen der dorsalen Taenie und dem Tegmentum rhombencephali kleiner oder größer. Das ventrale Drittel der Kleinhirnmedianzone ist etwas verdünnt, infolge einer feinen Spalte, welche dem 4. Ventrikel Fortsetzung zwischen die stark verdickten Lateralpartien gewährt. Dieselbe Spalte findet sich etwas kleiner bei *Lacerta vivipara*, fehlt dagegen bei *Lacerta ocellata*. Die ventrale Hälfte der Kleinhirnmedianzone wird von den verschiedenen Kleinhirndecussationen unterbrochen. Diese sammeln sich in einem caudofrontalwärts liegenden System, das allein auf dem Medianschnitt (Fig. O) eingezeichnet ist. Vermittelt eines querliegenden Wulstes, der teilweise durch das Commissurensystem veranlaßt wird, setzt das Epencephalon an das Velum anterius an. Sein Medianschnitt besteht nur aus der Decussatio veli und der Trochleariskreuzung.



Disc. O

Fig. O.

Medianschnitt I des Erwachsenen. $7\frac{1}{2}:1$.

Vt Vesica terminalis. *Tr* Tegmentum rhombencephali. *Ep* Epencephalon.
Dc Decussatio veli. *DIV* Decussation des Trochlearis. *Mes* Mesencephalon.
Lc Lamina commissuralis mesencephali. *Cp* Commissura posterior. *Pi* Pars
intercalaris. *Cs* Commissura superior. *Opi* Organon pineale. *Opa* Organon
parietale. *Npa* Nervus parietalis. *Tel* Telencephalon. *Pa* Paraphyse. *Cab* Com-
missura aberrans. *Vel* Velum transversum. *Com* Commissura mollis. *Rn* Recessus
neuroporicus. *Ca* Commissura anterior. *Rpr* Recessus praeropticus. *O* Opticus.
Dsod Decussatio supraoptica dorsalis. *Dtr* Decussatio transversa. *Dsv* Decussatio
supraoptica ventralis. *Rpo* Recessus postopticus. *Si* Sinus infundibuli. *Ri* Recessus
infundibuli. *Lt* Lobus terminalis. *Hy* Hypophyse. *Ss* Sinus superior. *Rm* Re-
cessus mamillaris. *Dr* Decussatio retroinfundibularis. *Cans* Commissura ansulata.
Sie Sinus interencephalicus.

Schraffiert sind die größten Seitenrisse der lateral entfalteten Massen von Vorderhirn,
Lobi optici und Cerebellum.

Die Dorsomedianzone des Mittelhirns ist wieder stärker aus-
gebildet. Caudal wird sie durch die Verbindung der Corpora
posterior und durch den größtenteils median gelegenen Dach-
kern etwas verdickt. Frontalwärts keilt sich die Lamina com-
missuralis mesencephali aus, jedoch nicht so vollständig wie etwa
bei *Chamaeleo*. Sie geht mit einer schwachen, ventralwärts ge-
richteten Verdickung in die Commissura posterior über. Eine ähn-
liche, doch viel markantere Verdickung erwähnt RAEL-RÜCKHARD
beim Mittelhirndach des *Alligator lucius*. Ohne Grenze schließen
die Commissuren aus dem Tectum an die starken Faserkreuzungen
der Commissura posterior an. Die hintere Commissur beansprucht
noch die caudale Hälfte des frontal epithelial werdenden Schaltstücks.

Dicht davor liegt innerhalb des hohen Cylierepithels der
blinde Eingang in den Zirbelstiel, in das Pinealorgan STUDNÍČKA'S.
Außerhalb der Gehirnwandung führt ein Piastrang als Tractus pine-
nalis wenige, allmählich zurückbleibende Ganglienzellen dorsalwärts.
Der Tractus weitet sich bald zu dem schlauchartigen Pinealorgan,
das, die Decke des 3. Ventrikels caudal und dorsal begrenzend,
emporsteigt. An der ventrofrontalen Medianpartie entspringt aus
der pialen Scheide des Pinealschlauchs der Parietalnerv, der bis da-
hin mit dem Tractus pinealis vereinigt gewesen war. Vgl. S. 122 ff.
Er begleitet das Pinealorgan an seiner frontalen und ventralen
Medianzone und endigt in der Retina des Parietalauges.

Ein kleines, epitheliales Verbindungsstück führt zur Commissura
superior. Sie ist verhältnismäßig schwach entwickelt, wird jedoch
dorsal und frontal durch die median zusammenstoßenden innern
Ganglia habenulae unterstützt wie bei *Emys* und *Chamaeleo*. Die
Größe der verklebten Ganglienmassen ist ganz verschieden an den

einzelnen Exemplaren. Oberhalb der obern Commissur bildet die Dorsomedianzone zunächst ein kleines, caudalwärts [gerichtetes] Divertikel, das oft durch die zusammentretenden Habenularmassen reduziert, an einem Exemplar jedoch ganz frei und besonders groß war. Hierauf erhebt sich das Zwischenhirndach zum Zirbelpolster, zieht parallel unter dem Pinealorgan frontalwärts. Am frontodorsalen Ende des Zwischenhirndachs wird die Medianzone durch die Paraphyse eingestülpt. Dem Zug der Venae cerebri anteriores folgend, greift hierauf der Medianschnitt als frontaler Abschluß des Zwischenhirndachs ventralwärts bis zum Foramen Monroi, läßt vor dessen Eingang die paarigen Plexus inferiores et hemisphaerium abzweigen, zieht dann als Plexus medianus caudal- und dorsalwärts (vgl. hierzu auch Fig. G). Er wölbt sich in einem Bogen über die Commissura superior. Oft ragt er bis fast ans Zwischenhirndach hinauf. Frontal von den Plexus wendet sich die Medianzone wiederum dorsalwärts und zwar zur gleichen Höhe wie als Zirbelpolster. Sie bildet die Paraphyse mit einem caudalwärts gerichteten, dorsalen Fortsatz.

Der gesamte Auliplexus besteht demzufolge bei *Hatteria* aus der zum Foramen Monroi sich herabsenkenden, quergestellten Platte, die bereits plexusartig umgestaltet ist und die oben erwähnten doppelt paarigen Plexus entsendet. Zu dieser Platte fügt sich aber der Hauptbestandteil, der rückwärts ragende Plexus medianus. Der postvelare Abschnitt des Zwischenhirns faßt in sich das ganze Zirbelpolster bis zur Commissura superior, der prävelare Teil dagegen wird durch die Paraphyse repräsentiert.

Die Commissura aberrans, die in frühern Stadien mit der vordern Zirbelpolsterwand verbunden war, liegt frei im Ventrikel, jedoch dicht caudal von der Wand. Die Vereinigung der occipitalen Mantelfasern stellt einen dorsoventral flachgedrückten Verbindungsarm vor. Eine sekundär entstandene Commissura mollis unterbricht ebenfalls den Hohlraum des 3. Ventrikels. Bald liegt ihr Medianschnitt ventral zur Commissura superior und ist größer oder kleiner, je nachdem mehr oder weniger Fasern aus dem Nucleus diffusus thalami kreuzen. Oft auch liegt die Commissura mollis frontaler und ist kleiner: wenige Fasern aus Nucleus diffusus und rotundus überschreiten dann die Medianzone.

Nach der Paraphyse senkt sich die mediane Wand ventralwärts und bildet die Lamina terminalis. Als Lamina supraneuroporica ist sie epithelial ausgebildet. Sie springt in kleinem, flachem Bogen frontalwärts zum Recessus neuroporicus, der mehr oder minder

deutlich an allen Exemplaren sichtbar ist. Die Lamina infraneuroporica ist zunächst auch noch epitheliös, doch hochzylindrisch. Bald aber verdickt sie sich und birgt die 3teilige Commissura anterior in sich. Ventral von der vordern Commissur wird die Medianzone wieder dünner, doch nicht mehr epithelial wie bei den andern Reptilien. Sie biegt frontoventralwärts, dann rasch caudalwärts, dem Recessus praeopticus Ausdruck verleihend. Der Medianschnitt des Opticus gliedert sich an der Innenwand in 2 voneinander unabhängige Bogen, entsprechend 2 Wülsten. Die dorsale Kurve wird veranlaßt durch die Decussatio supraoptica dorsalis und durch die frontoventral von ihr liegende Decussatio transversa. Das dorsale, an den untern Schenkel des Recessus praeopticus ansetzende Stück der Kurve ist eingedrückt durch die mediane Verbindung der über den Opticus sich legenden Divertikel des 3. Ventrikels. Die Decussatio supraoptica ventralis liegt in der Vertiefung zwischen den beiden Bogen, in der durch die 2 Querwülste entstehenden Falte. Die Kreuzungen der Partes optico-commissurales bedingen größtenteils die ventrale Biegung.

Der Recessus postopticus ist ganz dünnwandig, fast epithelial, doch sehr schwach ausgeprägt. Weiter caudalwärts bildet der Medianschnitt den Sinus infundibuli, eine 2., schwache Bucht. Sie ist mit hohem Cylinderepithel ausgekleidet und deshalb fast unkenntlich. Weiter caudal zieht die mediane Bodenwand des Zwischenhirns in den Recessus infundibuli. Er ist verhältnismäßig groß, weit caudalwärts gestreckt und besteht aus einem Hohlraum und einer in Drüsensubstanz umgewandelten Partie. Der dorsale Hohlraum ist vorwiegend epitheliös aufgebaut, nur sehr schwach nervös verdickt. Caudal und ventral ist er auch median von der Drüsensubstanz umgeben. Von der Ventralseite lagert sich dem Recessus infundibuli, median in Form eines Ovals die ehemalige RATHKE'sche Tasche an. Sie besteht rein aus Drüsenepithelien und greift vermittels des Lobus anterior an den Außenrand des Sinus infundibuli.

Aus dem Recessus infundibuli biegt die Ventromedianzone in den kleinen, fast epithelialen Sinus superior. Der darauf folgende Recessus mamillaris ist etwas verdickt und nur schwach ausgebildet. Keilförmig setzt sich dorsalwärts das Gebiet der Decussatio retroinfundibularis an. Sie ist in 2 Kreuzungssysteme abgegliedert, die jedoch nicht immer scharf getrennt sind. Ventral kreuzen hauptsächlich die Fasern zum hintern Längsbündel. Ohne Grenze schließen, in horizontal verlaufender Medianzone, die Bündel der Haubenkreuzung

oder der Commissura ansulata an. Die Decussatio retroinfundibularis ist mit dem frontalen Teil der Commissura ansulata verhältnismäßig weit in den 3. Ventrikel vorgeschoben, sodaß das Infundibulum im Medianschnitt schmal und längsgestreckt erscheint.

Gegen den Sulcus interencephalicus wird die Ventromedianzone allmählich mächtiger. Die großen Kerne des Oculomotorius und des hintern Längsbündels drängen gegen die Medianebene und verdicken den Schnitt. Sie bilden die frontale Begrenzung des relativ tiefen und scharf gezeichneten Sulcus. Caudal und ventral beginnen die Kreuzungen der Nachhirnbasis. Zunächst passieren dicht gedrängt die Bündel des Oculomotorius und Trochlearis sowie die ersten Längsbündelfasern die Medianebene. Ventral davon ist die Kreuzung des vordern Bindearms, des MEYNERT'schen Bündels, dazwischen, und dahinter kreuzen die Schleifenfasern.

Die Ventromedianzone nimmt caudalwärts stets an Dicke zu, vergrößert durch Trigemuskreuzungen und Cerebellarfasern. Sie ist bald nur noch ein einziges System von Oblongatakreuzungen. Nur ventral vom Cerebellum unterbricht die mediane Lagerung der ungekreuzten Schleifenfasern die Flut der Kreuzungen. Frontal zu dieser Stelle kreuzen die Fasern des 1. Trigemuskerns, ventrocaudal diejenigen des Trigeminhauptkerns. Längs der ganzen Oblongata beherrschen die Kreuzungen des hintern Längsbündels mit den Hirnnervenfasern die dorsale Begrenzung der Ventromedianzone. In der Gegend des Acustico facialis schwillt der Medianschnitt stark an, verjüngt sich dann allmählich caudalwärts. In der Gegend des Occiputs, des caudalen Rautengrubenendes, nimmt sie rasch die dem Rückenmark eigne Breite an.

No. II. Ältestes Embryonalstadium.

(Fig. P.)

Beim ersten Blick fällt uns im Vergleich zum Erwachsenen die relativ kurze Längsachse dieses Medianschnitts auf. Die fronto-caudalen Distanzen messen kaum die Hälfte der Entfernungen am ausgewachsenen Gehirn, auf gleiche dorsoventrale Ausdehnungen berechnet. Die Verkürzung der Achse tritt in ganz verschiedenen Gebieten der dorsalen und der ventralen Medianzone auf. Die Dorso-medianzone ist verhältnismäßig stärker verkürzt als die Ventromedianzone.

Noch sehr gering entwickelt ist die frontocaudale Ausdehnung der Rautengrubendecke. Ihr Medianschnitt weist wie beim ausgewachsenen *Chamaeleo* eine einzige tiefe Falte auf, deren ventrales Ende fast auf gleiche Höhe wie die Basis des Cerebellums reicht. Caudal von der Falte bildet das Tegmentum rhombencephali die hoch emporgedrückte Endblase, deren caudale, punktierte Wandpartie am Präparat nicht erhalten war. Frontal steigt das Tegmentum auf die dünne Tanie des Epencephalons. Zwischen den beiden Erhebungen der aneinanderweichenden Faltenblätter ruhen in dem dreieckigen Medianschnitt die medialen Wände der in der Medianebene sich eng berührenden, intraduralen Sacci endolymphatici.

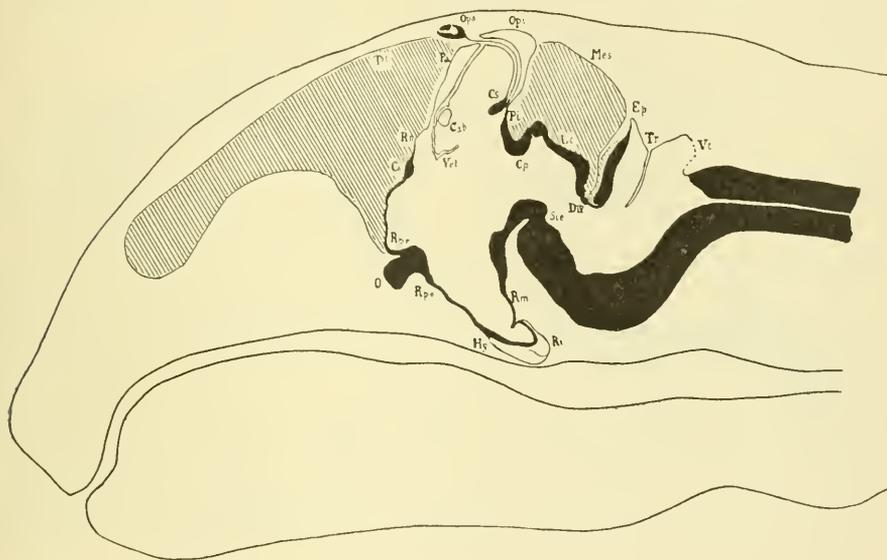


Fig. P.

Medianschnitt II, ältester Embryo. $8\frac{1}{2} : 1$.

Bezeichnungen s. Medianschnitt I, Fig. O.

Die Medianzone des Kleinhirns ist in bezug auf die Lateralpartien relativ schwächer entwickelt als beim Erwachsenen. Namentlich dünn ist noch die Dorsalpartie des Medianschnitts. Infolgedessen erscheint sie scharf zugespitzt und lanzettlich. Auch ist der Medianschnitt schwach S-förmig geschweift, statt caudalwärts konvex gebogen wie am ausgewachsenen Stadium. Die Richtung der Kleinhirnzone ist dorsocaudalwärts gestellt. Sie stößt in rechtem Winkel auf die Decussatio veli, die noch schwach entwickelt ist.

Die Lamina commissuralis ist caudal, im Bereich der Corpora posteriora, etwas emporgewölbt, frontal schwach verdickt. An das bereits hier scharf abgesetzte Schaltstück setzt sich das relativ etwas schwächer entwickelte Pinealorgan an. Mit dem Pinealorgan vereint entsteht der Parietalnerv, Stützsubstanz sowohl aus der Pars intercalaris als auch aus der Commissura superior beziehend. Der Medianschnitt des Parietalauges ist relativ viel größer als beim Erwachsenen.

Wiederum stark zusammengedrängt ist die Dorsomedianzone im Zwischenhirndach. Das Velum ist viel kürzer, da der Plexus medianus noch schwach entwickelt ist. Die Commissura aberrans hat sich bereits hier von der Wand losgelöst. Eine Commissura mollis fehlt. Die Paraphyse ist ein noch ungegliederter Schlauch und entbehrt des caudalen Fortsatzes.

Der Recessus neuroporicus ist auch hier leicht zu erkennen. Die ventrale Schlußplatte ist bereits etwas verdickt und birgt eine relativ schwach entwickelte Commissura anterior. Der Recessus praeopticus ist eigentümlicherweise beinahe rechtwinklig. Die post-optische Bucht ist ganz schwach entwickelt, auch der Sinus infundibuli kaum angedeutet. Der Recessus infundibuli ist noch viel kürzer, seine dorsoventrale Ausbildung somit relativ größer. Die Hypophyse ist bereits innig angegliedert, ihr Lobus terminalis jedoch noch sehr schwach entwickelt. Die hintere Infundibularwand gleicht vollkommen derjenigen des Erwachsenen, nur ist das Gebiet der Decussatio retroinfundibularis relativ stärker entwickelt. Im Vergleich zu der stark verkürzten, ineinander geschobenen dorsalen Medianzone des Zwischenhirns ist der Medianschnitt des Unterhirns in seinen Proportionen fast ganz denjenigen des Erwachsenen gleich geblieben.

Im Gegensatz dazu ist das Haubengebiet wieder stark zusammengepreßt. Sein frontaler Teil ist fast dorsalwärts gerichtet. Die Sattelbeuge ist in Form eines spitzen Winkels gezeichnet. Entsprechend der zusammengedrängten Rautendecke bildet die schon stark verdickte Ventromedianzone im Nachhirn eine tiefe Beuge, sodaß die Brücke unter das Mittelhirndach geschoben ist. Im Grund der Beuge liegt das Acustico-Facialis-Feld.

No. III. Mittleres Embryonalstadium.

(Fig. Q.)

Abweichungen in den Proportionen bietet uns auch der Median-schnitt eines mittlern Embryonalstadiums.

Rautendecke und Velum medullare anterius sind im Verhältnis wieder gestreckter. Verändert ist auch die Konfiguration in der Medianzone des Zwischenhirndachs. Es besitzt wiederum die uns vom Erwachsenen her bekannten Größenverhältnisse. Während das Pinealorgan noch sehr schwach entwickelt ist, hat das Parietalauge

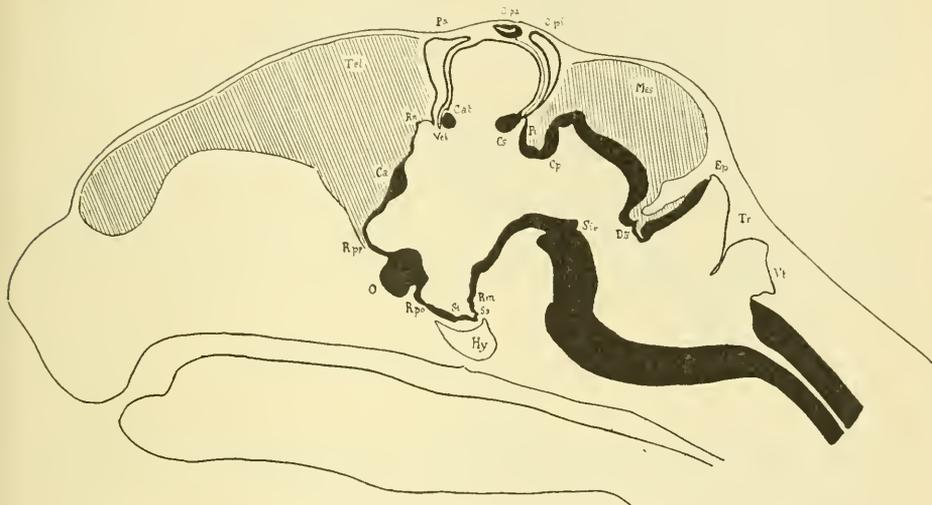


Fig. Q.

Medianschnitt III, mittleres Embryonalstadium. $11\frac{1}{2}:1$.

Bezeichnungen s. Fig. O.

bereits seine typische Ausbildung erreicht. Die weite Paraphyse besitzt wiederum ihren caudal gerichteten, dorsalen Fortsatz, welcher dem vorhergehenden Stadium fehlte (vgl. S. 128 ff.). Das Velum ist auf eine kurze Falte frontal von der Commissura aberrans, auf die Anlage des Plexus medianus beschränkt. Scharf gezeichnet ist der Recessus neuroporicus. Da das Chiasma relativ groß ist und stark in den Ventrikel einspringt, so sind die prä- und postoptischen Buchten gut ausgeprägt. Im Gegensatz zur wohl differenzierten, dorsalen Medianzone des Zwischenhirns ist seine Ventromedianzone

nur wenig entwickelt. Der Recessus infundibuli verharrt noch in seiner Anlage. Relativ stark hervortretend dagegen ist das Haubengebiet. Es besitzt bereits hier die Richtung, die am vorhergehenden Stadium überrascht hat. Die Medianzone des Brückengebiets ist ebenfalls schon unter das Mittelhirndach geschoben. Die vordere Hälfte der Nachhirnbasis besitzt jedoch eine etwas veränderte Richtung. Während im ältesten Embryonalstadium das Trigeminusgebiet teilnimmt an der allgemeinen Biegung der Oblongata, bildet es auf dieser Entwicklungsstufe einen dorsalwärts konvexen Bogen, der sich nur in seiner Stellung der Gesamtbiegung angliedert. Die Oblongatabeuge ist lange nicht so stark wie am oben beschriebenen Stadium. Gerade der caudale Teil ist entsprechend der längern Rautengrubendecke gestreckter. Infolge der leichten, dorsalen Konvexität des Brückengebiets ist der Sulcus interencephalicus etwas weniger breit, doch immer noch sehr scharf gezeichnet.

Im ganzen betrachtet sind die Wände des mittlern Embryonalstadiums noch dünner, sodaß die Fläche des medianen Ventrikels relativ größer ist. Der Hauptunterschied der beiden embryonalen Medianschnitte ist das Präponderieren der Dorsomedianzone im kleinen Gehirn, der Ventromedianzone beim ältern Embryo.

No. IV. Zweitjüngstes Stadium.

(Fig. R.)

Die Medianzonen dieses Stadiums sind noch schwächer entwickelt, der Ventrikel daher relativ noch größer.

Die Rautengrube öffnet sich wie bei allen Stadien in der typischen Weise. Doch sind die dorsalen und lateralen Teile des frontalen Marks stark in das Gebiet der Endblase hineingepreßt, vorgeschoben, sodaß das Lumen der Vesica terminalis verkleinert wird. Ähnliche, doch nicht so stark akzentuierte Verhältnisse im Gebiet der Endblase weist auch das Gehirn des ausgewachsenen *Chamaeleo* auf. Das Tegmentum rhombencephali ist weit ausgespannt, die mediane Falte der Plexus auseinanderklaffend. Frontal davon zieht die Decke in großem Bogen über das Cerebellum, in seiner Vorderfläche aufgehend. Das Epencephalon ist nur in der Anlage als schwach verdicktes, frontales Ende der Rautendecke entwickelt. Sein Medianschnitt ist deshalb sehr klein. Eine starke, dorsalwärts springende Falte bildet dagegen das Velum medullare anterius. Am mittlern Stadium sind die Spuren dieser eigentümlichen Bildung

noch erhalten. Sehr weit ausgedehnt und auffallend stark gefaltet ist auch die Medianzone im Mittelhirndach. Sie beginnt schon caudal vom Sulcus interencephalicus, überspannt das ganze Haubengebiet, teilweise auch das Zwischenhirn. Sie endet mit der Commissura posterior erst über dem caudalen Chiasmaraud. Ihre Falten greifen höher dorsalwärts als das Epencephalon. Frontal vom Velum medullare greift die Dorsomedianzone steil dorsalwärts, zieht dann in Sförmig geschwungener Linie frontalwärts. Dieser caudalste Teil

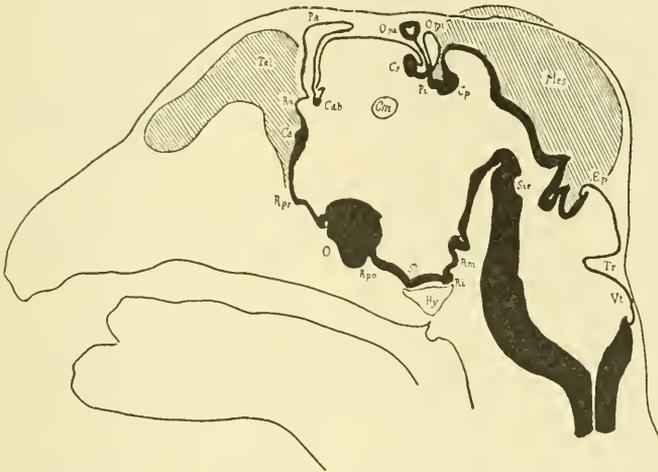


Fig. R.

Medianschnitt IV, zweitjüngster Embryo. 17 : 1.

Bezeichnungen s. Fig. O.

des Lumens ist die mediane Verbindung der Ventrikelausstülpung, welche die noch hohlen Corpora posteriora in sich bergen. Das frontale Drittel der dorsomedianen Mittelhirnzone bildet eine dorsal- und frontalwärts gerichtete Ausstülpung. Sie überwölbt den Eingang zu den lateralen Hörnern des Mittelhirnventrikels. Sie erhebt sich fast bis zur Höhe des Pinealorgans und drängt frontal die Lobi optici seitwärts. Ventral wird die mediane Ausstülpung teilweise durch die caudalwärts gebogene Commissura posterior abgeschlossen.

Die Pars interciliaris ist in charakteristischer Weise entwickelt und ventral durch eine Furche von der hintern Commissur abgesetzt. Das langgestreckte Pinealbläschen bildet einen caudal konvexen Bogen. Schon auf diesem Stadium besteht lateral und etwas frontal vom Pinealbläschen, mit ihm in inniger Berührung, der Parietalnerv,

die Verbindung des Parietalauges mit der Commissura superior. Der Vollständigkeit halber ist das Gebilde auch auf dem Medianschnitt eingezeichnet. Die Commissura superior sitzt dorsal einem epithelialen Verbindungsstück auf. Bereits hier bildet das Zwischenhirndach den caudoventralen Divertikel zwischen Commissura superior und Zwischenhirndach, der noch am Erwachsenen, wenn auch weniger scharf gezeichnet, zu sehen ist. Die dorsale und frontale Wand des Zwischenhirndachs bilden zusammen einen rechten Winkel. Die Commissura aberrans liegt in diesem Stadium noch nicht frei im Ventrikel, allseitig von Epithel umgeben. Die mediale, frontale Zwischenhirnwand bildet dorsal von der Commissur eine kleine, caudalwärts gerichtete Falte. Dann greift sie ventral um die Commissur herum frontalwärts und zieht abermals dorsalwärts zur Bildung der Paraphyse.

Die Stellung der Commissura aberrans ist insofern beachtenswert, als sie in bezug auf den Opticus weit frontal gelagert ist. Commissura superior und posterior sind viel mehr dorsal stehend als auf dem Stadium III.

Auch eine Commissura mollis ist diesem Stadium eigen. Sie besteht jedoch erst in der Verklebung der Thalamuskern. Fasern, die in diesem Stadium kaum entwickelt sind, überschreiten die Medianebene nicht.

Der Recessus praeopticus ist zufolge der aufgerichteten Lage der Schlußplatte weniger scharf gezeichnet. Zwischen Recessus praeopticus und Opticus bildet die Medianzone eine sekundäre Falte, die weder am kleinsten Stadium noch bei den verschiedenen ältern Embryonen zu sehen war. Auch erscheint der Medianschnitt der Opticuskreuzung dorsal frontalwärts gedreht, sodaß die Hauptachse des Schnitts senkrecht auf der Längsachse des Kopfs steht, in allen andern Stadien jedoch geneigt ist. Die Medianzone des Unterhirns weist einen scharfen Recessus postopticus und einen wohl gezeichneten Sinus infundibuli auf. Der Recessus infundibuli ist nur angedeutet, der Recessus mamillaris jedoch gewölbt. Er wird dorsal von einer caudoventralwärts gerichteten Falte überlagert. Dann zieht die Ventromedianzone steil dorsalwärts unter die mittlere Falte des Mittelhirndachs. Ein breiter Sulcus interencephalicus steht gegenüber der caudalen Mittelhirnfalte. Die Sattelbeuge ist so stark ausgebildet, daß die frontale Nachhirnbasis mit der Hinterwand des Trichters einen Winkel von ca. 10° bildet. Mit dem Cerebellum dagegen bildet sie einen Winkel von 30° . Im caudalen

Gebiet des Nachhirns ist die Ventromedianzone stark gebogen. Sie geht unter bedeutender Abknickung ins Rückenmark über.

Im Stadium dieses letzten IV. Medianschnitts steht die Kopfachse senkrecht zur Körperachse, daher die starke Sattelbeuge, der Druck der Augenkapseln wirkt von vorn und unten. Er veranlaßt im Medianschnitt die senkrechte Stellung der Lamina terminalis sowie die sekundären Falten frontal vom Chiasma und dorsal vom Recessus mamillaris. Die eigentümliche, starke Faltung der dorsomedianen Mittelhirnzone mag in Zusammenhang stehen mit der in diesem Stadium herrschenden Präponderanz in der Ausbildung der Opticusendstätten, in zweiter Linie auch mit der späten, noch hohlen Anlage der Corpora posteriora.

Im darauffolgenden, ältern Stadium beeinflussen den Medianschnitt III:

1. Das partielle Ausstrecken des Winkels an der Sattelbeuge,
2. der konstante, doch etwas geringere Druck der Augenkapseln,
3. die Massenwirkung des Vorderhirns speziell auf die Lamina terminalis,
4. die allmähliche Ausbildung der Zwischenhirndecke unter relativer Fixation ihres frontalen Endes durch die Commissura aberrans, ihrer caudalen Grenze durch die obere und hintere Commissur;
5. die Entwicklung des Cerebellums, das die Lobi optici frontalwärts drängt und damit hauptsächlich die Medianzone des Mittelhirndachs modifiziert (vgl. auch S. 108 ff.).

Der Medianschnitt No. II ist charakterisiert durch eine abermalige Verkürzung der Längsachse, was sich besonders im Rautenhirn manifestiert. Die Sattelbeuge ist in Zusammenhang mit der Entwicklung des Unterhirns und dessen Verwachsen mit der Hypophysis wiederum stärker betont. Die fortdauernde Massenwirkung des Vorderhirns wird unterstützt durch das Aufkippen des sphenethmoidalen Schädelteils in die Richtung der Kopfachse. Gleichzeitig wird das Parietalorgan in der Schädeldecke fixiert.

Im Medianschnitt No. I, am Erwachsenen, ist infolge der total ausgestreckten Oblongatabeuge die Stellung der Mittel- und Nachhirnzonen vollständig verändert. Auch die Form des medianen Zwischenhirns, das an der Basis durch die Hypophyse, dorsal durch das Parietalorgan fixiert ist, dessen innere Proportionen durch 4 starke Commissuren festgehalten werden, ist nur infolge der Achsenverlängerung etwas modifiziert. Ihr Einfluß auf die Lamina terminalis wird durch die starke Zunahme des Vorderhirns mit der Commissura anterior etwas kompensiert.

Im allgemeinen bleibt während der ontogenetischen Entwicklung die Ventromedianzone viel gleichmäßiger als die dorsale Medianzone.

Während im ventralen Medianschnitt mit Ausnahme des Unterhirns nur die Stellung der einzelnen Gebilde wechselt, ihre Proportionen aber gleich bleiben, ist die Formumwandlung in der Dorso-medianzone eine durchgreifende. Dies beruht zum großen Teil in der vorwiegend epithelialen Gestaltung der dorsalen Zonen und in der allmählichen Einschaltung starker Gewichtsmassen zwischen die epithelialen Gebiete. Auch sind die dorsalen Kreuzungen innerhalb der Gehirnmasse nur relative Fixpunkte, während die ventralen Fixationsstellen, der Austritt der Gehirnnerven aus dem Schädel und in der Folge auch die Hypophysis in bezug auf das Gehirn den Rang absoluter Fixpunkte beanspruchen können. Das Parietalauge ist so veränderlich ausgebildet, daß seine Lokalisation für die Gehirnmechanik unbedeutend ist.

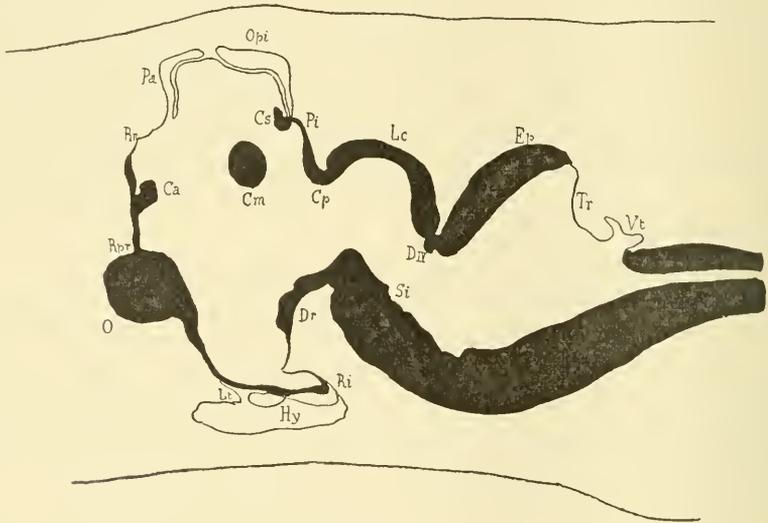


Fig. 8.

Medianschnitt von *Emys europaea* (erwachsen). 9:1.
Bezeichnungen s. Fig. O.

In den Proportionen *Hatteria* am ähnlichsten ist bei den untersuchten Reptilien der Medianschnitt von *Emys europaea* (Fig. 8). Die Vesica terminalis beansprucht ebenfalls $\frac{2}{5}$ der Rautendecke und ist meist in 2 Querwülste gegliedert. Sie ist jedoch viel schärfer vom frontalen Teil der Rautengrube abgesetzt als bei *Hatteria*.

Das Tegmentum rhombencephali ist allerdings bei *Emys* viel kürzer ausgebildet infolge des caudalwärts ragenden Cerebellums und der stärkern Oblongatabenge. Das Kleinhirn ist dorsal stärker verdickt als bei *Hatteria*. Unterschiede ergeben sich auch im Gebiet des Velum medullare. Die Decussatio veli ist schwächer entwickelt, die Trochleariskreuzung infolge des Zusammentreffens zweier Konvexitäten, derjenigen des Cerebellums und derjenigen der Lamina commissuralis mesencephali, in die Tiefe gedrängt und von Marksubstanz überlagert. Die Dorsomedianzone des Mittelhirns ist stark gewölbt, caudal durch die Verbindung der Corpora posteriora wenig verdickt. Ohne Verdickung schließt die Commissura posterior an. Sie beansprucht noch einen guten Teil der Pars intercalaris, die folglich nur in ihrem frontalen Gebiet dünn, fast epithelial bleibt. Das Pinealorgan setzt in ähnlicher Form an wie bei *Hatteria*, ist jedoch viel kleiner ausgebildet, namentlich nur über der caudalen Hälfte des Zirbelpolsters lagernd und weniger gefaltet. Die Commissura superior besteht bloß in ihrem ventralen Drittel aus Commissurfasern. Die dorsale Masse sind verklebte Medianpartien der Ganglia habenulae. Auch die Paraphyse ist ähnlich wie bei *Hatteria* in 2 laterale, schweifartige Lappen geteilt, die dicht vor dem Pinealorgan aus dem medianen Hauptgebilde entstehen. Bei *Hatteria* stieß das caudal vom Pinealorgan liegende Parietalorgan zuerst auf die Paraphyse und beeinflusste ihre Zweiteilung. Bei *Emys* spielt das Pinealorgan selbst die Rolle eines Hindernisses für die anwachsende Paraphyse. Bekanntlich fehlt die Commissura fornicis sive aberrans den Schildkröten. Die Lamina supraneuroporica ist kurz. An den sehr deutlichen Recessus neuroporicus grenzt der epitheliale Teil der infraneuroporen Schlußplatte. Eigentümlich aberrant ist die Lage und Form der Commissura anterior im Ventrikel, caudal von einem ebenfalls stark verdickten Teil der Schlußplatte. Ventral von der Commissur ist die Lamina weniger dick, doch immerhin stärker als bei *Hatteria*. Infolge des zur Lage des Kopfs senkrecht gestellten Chiasmas ist die präoptische Bucht sehr scharf ausgeprägt. Die Medianzonen des Unterhirns sind im Abschnitt über das Trichtergebiet beschrieben worden. Von der caudalen Trichterwand ist das Haubengebiet scharf abgesetzt. Es ist viel weniger weit ins Trichterlumen vorgeschoben als bei *Hatteria*. Dies hängt auch zusammen mit der Verkürzung im Mittelhirngebiet, der daraus resultierenden Richtung der gestreckt verlaufenden Tractus optici und der Stellung des Chiasmas. Wichtig für die Form des Unterhirns sind ja auch Form und Entwicklung der Hypophyse

und des Recessus infundibularis. Bei *Emys* legt sich der Drüsenkörper, wie schon beschrieben, als prismatisches Gebilde unter die ganze Zwischenhirnbasis, nicht wie bei *Hatteria* nur unter den caudalen Teil derselben. Auch ist bei *Hatteria* bedeutend mehr Platz zwischen Trichtergebiet und Schädelbasis infolge des spät-embryonalen Aufhissens des sphenethmoidalen Schädelteiles und der dorsalwärts ragenden Cornua posteriora. Der Sulcus interencephalicus ist von HALLER (113) schon beschrieben worden und ebenfalls kleiner. Das Rautenhirn ist median nicht stärker verdickt als bei *Hatteria*. Jedoch die Oblongatabeuge ist relativ gut ausgesprochen. Ihre Biegung ist angepaßt der Wölbung der Schädelbasis. Dadurch, daß das frontalwärts auskeilende Basioccipitale und das bogenförmig ansetzende Präsphenoïd median, am Orte ihrer stärksten Konkavität, durch einen kleinen Bindegewebsknorpel überbrückt werden, wird die Wölbung des Bodens für die Oblongata etwas verkleinert. Am Knorpel setzt caudal ein Ligamentum suspensorium an, das in der Gegend des Foramen occipitale an der Pia der Oblongata inseriert.

Ganz andere Proportionen zeigt der Medianschnitt von *Lacerta vivipara* (vgl. Fig. T). Die Ventromedianzone des Rautenhirns ist

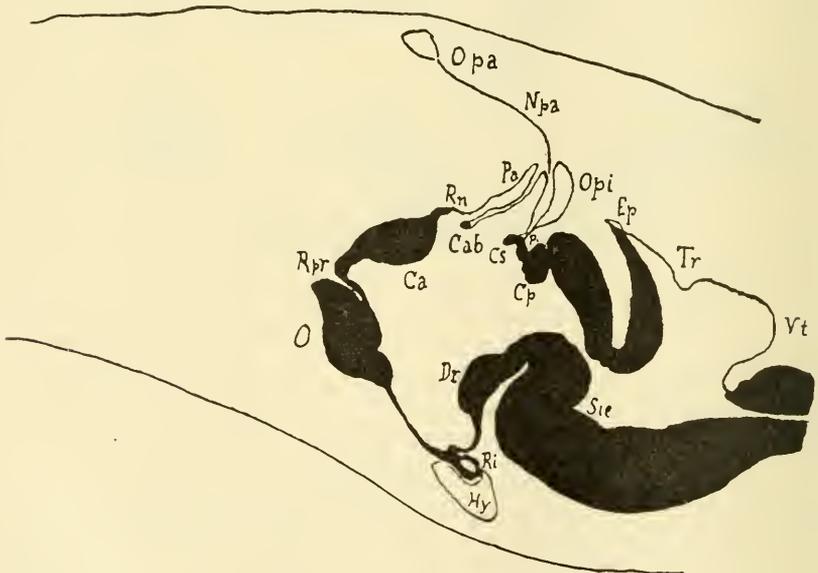


Fig. T.
Medianschnitt von *Lacerta vivipara*. 19:1.
Bezeichnungen s. Fig. O.

stark verdickt und fast so stark gebogen wie an der embryonalen *Hatteria*. Entsprechend ist das Tegmentum rhombencephali wiederum verkürzt, der caudale Teil, wie schon erwähnt, über die Medulla spinalis gelegt. Die Endblase ist hoch gewölbt, doch nicht scharf vom frontalen Teil abgesetzt. Cerebellum und Mittelhirn sind viel stärker verdickt. Infolgedessen ist das Velum medullare anticum ähnlich ausgebildet wie bei *Emys*. Enorm verdickt und verkürzt ist namentlich die Ventromedianzone des Mittelhirns, sodaß ein tiefer Sulcus interencephalicus gebildet ist. Der Recessus mamillaris ist nicht epitheliös. Eine starke Falte trennt den Recessus infundibuli vom übrigen Trichtergebiet. Schwach, doch deutlich sichtbar ist der Sinus infundibuli ausgebildet, da ihm ja das hohe, polsterartige Epithel fehlt (vgl. S. 154). Infolge der Stellung des Chiasmas, der fast ganz extraventricular stattfindenden optischen Kreuzungen, ist die postoptische Bucht wie an der erwachsenen *Hatteria* verschwunden. Die Dorsomedianzone des Zwischenhirns beginnt mit einer sehr kurzen Pars intercalaris. Das Pinealorgan ist viel weniger groß und weniger gefaltet als bei *Hatteria*. Das Zirbelpolster ist in eine Querfalte zusammengedrückt, und die Paraphyse entbehrt des medianen caudalwärts gebogenen Fortsatzes. Auch die Lamina supraneuroporica ist wohl noch epithelial, doch sehr kurz. Dicht vor dem Recessus neuroporicus beginnt die sogleich stark verdickte infraneuropore Schlußplatte, die mit der Commissura anterior fast horizontal eingestellt ist. Infolge davon ist die präoptische Bucht gut gezeichnet.

An die Proportionen der Medianzonen von *Lacerta vivipara* reihen sich diejenigen von *Chamaeleo vulgaris* (s. Fig. U) an. Wie bei *Lacerta vivipara* ist die Endblase dorsocaudalwärts gelagert und frontal nicht scharf abgesetzt in Zusammenhang mit der Oblongatabeuge und dem groß entwickelten und stark dorsalwärts ragenden Cerebellum. Das Tegmentum rhombencephali ist auch mit Ausnahme der Plexusfalte straff gespannt. Auf der Figur punktiert eingetragen ist die Lage der Sacci endolymphatici. In der Medianzone des Cerebellums, die ebenfalls stärker verdickt ist als bei *Hatteria*, macht sich der auf halber Höhe auftretende frontale Wulst der Körnerschicht geltend (vgl. S. 77 u. 78). Die Trochleariskreuzung liegt wie bei *Hatteria* frei an der Oberfläche des dünnen Velum medullare anticum, doch ist auch bei *Chamaeleo* die Decussatio klein. Die dorsale Medianzone des Mittelhirns ist nur caudal etwas verdickt, frontal bildet sie eine scharfe Falte, die sich teilweise über die Commissura posterior legt, an Stelle der Verdickung, die gewöhnlich

am frontalen Ende der Lamina commissuralis angebracht ist. Die Commissura posterior ist verhältnismäßig schwach entwickelt und weit ausgezogen, sodaß sie beinahe die Hälfte der enorm langen Pars intercalaris beansprucht. Auch bei *Chamaeleo* ist das Schaltstück nirgends ganz epithelial trotz der Länge. Stets bedeckt eine feine Faserschicht die Epithelzellen nach außen. Das relativ große Pinealorgan ist vermittelt seiner Piahülle direkt über der Commissura superior befestigt. Ein Tractus pinealis wie bei *Hatteria* ist nicht mehr erhalten. Die caudale Wand der Commissura superior ist

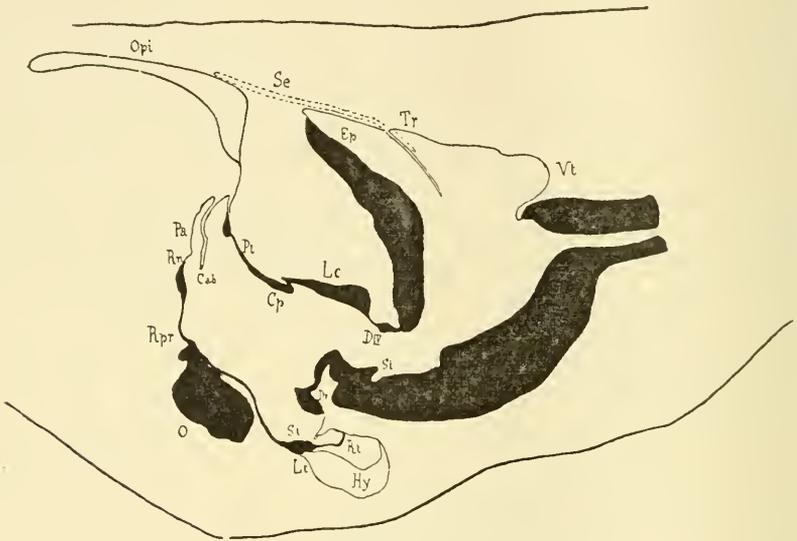


Fig. U.

Medianschnitt von *Chamaeleo vulgaris*. $10\frac{1}{2}:1$.

Bezeichnungen s. Fig. O.

nämlich mit der dorsalsten Strecke der Pars intercalaris verwachsen, sodaß der frühere Eingang in das Pinealorgan nur durch eine leichte Einsenkung der Gehirnwand sowie durch das auch bei *Hatteria* typische, erhöhte Epithel angedeutet ist. Form und Struktur des Pinealorgans bei *Chamaeleo* nähern sich am meisten den Verhältnissen am *Hatteria*-Gehirn. Jedoch ist das Pinealorgan von *Chamaeleo* relativ bedeutend größer. Es erhebt sich in Zusammenhang mit den Massen der Lobi optici und der Hemisphären caudal weit über das in die Tiefe gepreßte Zwischenhirn und legt sich fast über die

ganze Länge der Vorderhirnhemisphären. Die Commissura superior besteht zu 3 Vierteln aus verklebter Ganglienmasse. Nur an der ventralsten Peripherie kreuzen Fasern. Das Zirbelpolster bildet eine zusammengepreßte, kegelförmige Kuppe, die jedoch so gestellt ist, daß die Commissura superior in sie hinauf gepreßt erscheint. Die kleine Commissura fornicis ist schon von RABL-RÜCKHARDT (26) erwähnt worden. Eine am Eingang verhältnismäßig weite Paraphyse ist dorsal caudalwärts gebogen und endet in Form eines blinden, längsgefalteten Schlauchs. Eine kurze, epitheliale Lamina supra-neuroporica begrenzt den wenig ausgeprägten Recessus neuroporicus. Die infraneuropore Schlußplatte ist auch dorsal verdickt, da die Commissura anterior wenig ventralwärts liegt. Der Recessus praeropticus ist, trotzdem das Chiasma außerhalb des Ventrikels liegt, im Zusammenhang mit dem nach vorn einwirkenden Druck der Augen durch eine leichte Einbuchtung gezeichnet. Ähnlich wie bei *Hatteria* ist die postoptische Bucht ausgezogen. Der Medianzone des Unterhirns ist S. 155 ff. gedacht. Der tief einschneidende Sulcus interencephalicus ist für *Chamaeleo* typisch. Starke Entwicklung der Acusticusfelder bewirken auch eine Anschwellung der ventromedianen Rautenhirnzone, die im übrigen wie bei *Hatteria* beschaffen ist. Einzig die Biegung der Rautengrube ist bei *Hatteria* fast null, bei *Chamaeleo* dagegen relativ stark.

Die Betrachtung der einzelnen Medianschnitte zeigt, daß auch die Gebiete am ausgewachsenen Hirn den meisten Variationen unterworfen sind, welche während der embryonalen Entwicklung die größten Veränderungen erleiden. Je nach der Ausbildung der Gehirnmassen und der Gehirnbeugen sind hauptsächlich die 2 Epithelbezirke der Dorsomedianzone verschiedenartig gestaltet (vgl. auch S. 167 und Fig. S, T und U). Die Endblase kommt jedenfalls bei allen von mir untersuchten Reptilien vor gerade so gut wie bei den Fischen. Sie gehört also mit zum Bestandteil des Tegmentum rhombencephali primitiver Vertebraten. Veränderlich ist auch der Medianschnitt des Unterhirns, denn auch seine Gebilde sind wenig verdickt. Sie sind jedoch in ihrer Form beständiger als die dorsalen Teile, weil sie zwischen Fixpunkten eingeschaltet sind. Für die Reptilien charakteristisch ist auch die innerhalb geringen Spielraums auftretende, große Mannigfaltigkeit der Formen des Kleinhirnmedianschnittes.

Ein Eingehen auf die nur partiell dem Medianschnitt Rechnung tragende Literatur war um so weniger nötig, als den Achsenverhält-

nissen und Massenbeziehungen, sowohl zwischen den verschiedenen Teilen des Gehirnes als auch zwischen denen des Gehirnes und des Kopfes, bisher keine Berücksichtigung geschenkt worden ist.

VI. Allgemeines über die Beziehungen des Gehirnes zum Kopf.

Selbstverständlich sollte eine richtige Vergleichung der einzelnen Hirnformen mit den Kopfproportionen auf viel breiterer Basis, mit umfangreicherm Materialbestand ausgeführt werden, um allgemeingültige Resultate über die Zusammenhänge und die Beziehungen zwischen Hirn und Kopf zu erhalten. Indes soll die Zusammenstellung dieser wenigen Reptiltypen nur ein Versuch in dieser Richtung sein, der den beabsichtigten Zweck erfüllt, wenn er zu fernern, eingehenden Untersuchungen und Ausführungen Veranlassung gibt.

Wie schon das Studium der embryonalen Hirnformen und der Kopfproportionen zeigte, hängt die Kopfform hauptsächlich mit der Ausbildung der Sinnesorgane und der Gehirnbeugen zusammen. Der Biegungszustand des Gehirns steht wiederum vornehmlich unter dem Einfluß des Ausbildungsgrades der Sinnesorgane, dann auch der Massenfaltung der einzelnen Gehirnteile. Die Sinnesorgane wirken also direkt und indirekt an der Modellierung der Kopfform mit. Die größte Massenzunahme findet für die einzelnen Gehirnteile zu verschiedenen Lebensperioden statt. Sie beeinflußt infolgedessen die Krümmung der Gehirnachse in den einzelnen Gehirnregionen zu ganz verschiedenen Zeiten und kommt schon deswegen am erwachsenen Gehirn in verschiedenem Grade zum Ausdruck.

Das optische Sinnesorgan ist, wie bereits erwähnt, das ontogenetisch zuerst entwickelte. Infolgedessen sind die Zusammenhänge seiner Form mit derjenigen des Gehirnes sehr intensiver Art. Dies zeigt sich deutlich an den ausgewachsenen Schädeln verschiedener Reptilien. Eine Vergleichung der relativen Größe und Stellung des Auges bei einigen Eidechsen: *Hatteria punctata*, *Lucerta viridis*, *Chamaeleo vulgaris*, *Stellio vulgaris*, *Anolis cristatellus* und *Gecko verticillatus*, ergibt folgende Unterschiede:

Bei *Chamaeleo* ist die relative Masse der Bulbi oculi die größte, die Länge und die Höhe der Augen beträgt, auf die Länge des Kopfes berechnet, beinahe 10% mehr als bei *Hatteria*, der Abstand der Corneae sogar 25%. Die Augen von *Stellio* sind verhältnismäßig kleiner als bei *Chamaeleo*, namentlich in der Querachse. Die relative

Länge und Höhe der Augen von *Gecko* und *Lacerta viridis* sind gleich wie bei *Hatteria*, doch ist die Querachse der *Gecko*-Augen größer. Ähnlich den Proportionen des *Hatteria*-Auges ist dasjenige von *Anolis*, nur relativ etwas kleiner. Der Abstand der medialsten Sclerapunkte ist bei *Chamaeleo* und *Anolis* am kleinsten, bei *Hatteria*, *Lacerta* und *Gecko* größer, beträgt aber nicht mehr als 2,5% (*Gecko*). Wie früher erwähnt, ist das Verhältnis dieser Distanz auch während der ontogenetischen Entwicklung von *Hatteria* konstant geblieben. Der kleinste Abstand zwischen den medialsten Sclerapunkten kann am Septum interorbitale verschieden hoch über der Mundspalte liegen. Bei *Gecko* liegt er verhältnismäßig tief, bei *Hatteria* und *Chamaeleo* in der Mitte der Höhe, bei *Stellio* dagegen sehr hoch.

Wichtige Unterschiede weist auch die relative Distanz: Schnauzenspitze—Augenöffnung, auf. Wie schon S. 103 erwähnt, wird sie bei *Hatteria* postembryonal relativ kürzer. Die Augen rücken also verhältnismäßig näher an die Schnauzenspitze. Auch unter den andern 5 Eidechsen besitzt die erwachsene *Hatteria* den kleinsten relativen Abstand Schnauzenspitze—Augenöffnung. Er beträgt nur 42% der Länge des Kopfs. Den größten Abstand besitzt *Chamaeleo* mit 66%. Bei diesem Tier sitzen folglich die Augen viel näher dem Occiput. Relativ weit hinten befindet sich auch das Auge von *Stellio*, etwas weniger weit das von *Gecko*. *Anolis* mit 50% nimmt eine Mittelstellung ein. Bei *Lacerta viridis* sind die Augen um wenig weiter hinten am Kopf als bei *Hatteria*.

Bei einer Vergleichung der im Bereich der Augenkapseln stehenden Hirnregionen fallen vor allem die Unterschiede in der olfactorischen Region auf. Der Bulbus olfactorius sitzt entweder sehr weit vorn, wie bei *Hatteria*, *Lacerta*, *Stellio* und *Gecko*, oder kurz gestielt hinter den Augen, wie bei *Chamaeleo*. Am weitesten frontal sitzen die Bulbi olfactorii bei *Hatteria*, entsprechend der frontalen Lage der Augen. Bei *Lacerta viridis* und *Stellio* sind die Tractus olfactorii verhältnismäßig weniger lang, die Augen sitzen, wie oben erwähnt, weiter caudal. Relativ sehr lang ist der Tractus olfactorius bei *Gecko*. Die Riechkolben sind klein und wenig entwickelt. Ihre frontale Lage steht auch im Zusammenhang mit der relativ kleinen Geruchskapsel. Bei *Lacerta viridis* sind die Tractus olfactorii etwas dicker als bei *Hatteria*, die Augen stehen etwas weiter von der Medianlinie weg. Bei *Stellio* dagegen sind die Augen namentlich dorsal stark genähert und die Tractus olfactorii sehr dünn. Bei *Chamaeleo* sitzt der kleine Riechkolben am kurzen, ganz dünnen Tractus frontal

vom Vorderhirn, dicht hinter den Augen (s. Fig. V). Die sehr großen Augen sind medial nur durch ein dünnes Septum getrennt.

Der Befund an *Chamaeleo* stimmt nicht mit den bisherigen Angaben im BRONN'schen Handbuch (p. 718), die auf STANNIUS (8) zurückgehen, überein. Dort heißt es: „Abweichend von denen aller übrigen untersuchten Saurier zeigen sich die Geruchsnerven [Tractus olfactorius], insofern nicht nur discrete Tubera ihnen mangeln, sondern auch die Bildung eines hohlen Riechkolben ausbleibt.“ — Der lateralste Teil der dünnen und hohlen Tractus olfactorii ruft allerdings eine ganz diskrete Anschwellung am frontoventralen Hemisphärende hervor. Doch ist dieser Lobus olfactorius posterior auch makroskopisch sichtbar. Die Bulbusformation sitzt dem Lobus anterior dorsofrontal auf. Ein einziges Filum olfactorium, das beinahe so dick ist wie der hohle Tractus, zieht, in das Bindegewebe eingebettet, frontalwärts.

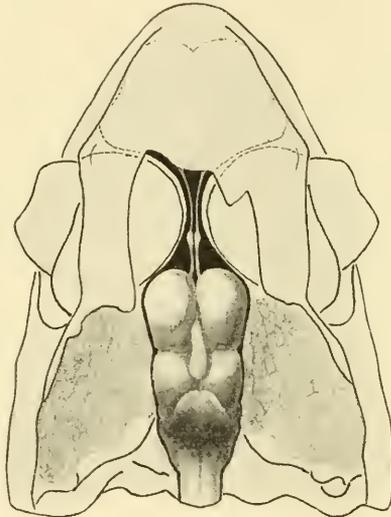


Fig. V.

Situsbild des Gehirns von *Chamaeleo vulgaris*. $2\frac{1}{3}:1$.

Noch einen Zusammenhang möchte ich betonen. Bei *Chamaeleo* sitzen die Augen am weitesten weg von der Schnauzenspitze, am nächsten beim Occiput und zugleich eng beisammen. Die Richtung des Vorderhirns bildet mit der Kopfachse einen Winkel von 55° . Bei *Hatteria* mit weit frontal stehenden Augen beträgt der Winkel nicht ganz 30° , bei *Lacerta* 33° , bei *Stellio* 36° , bei *Anolis* ca. 40° ; bei *Gecko*, wo die Augen relativ weit von der Medianlinie weg stehen,

beträgt der Winkel nur ca. 25°. *Chamaeleo* besitzt bei caudal stehenden, median genäherten, großen Augen, bei dem Winkel von 55° ein frontal abgerundetes, beinahe prismatisches Vorderhirn, dessen Breite mehr als die Hälfte der Länge beträgt. *Hatteria* eigen ist die doppelt so lang wie breite, frontal stark zugespitzte Hemisphäre bei einem Winkel von schwach 30°. Die *Lacerta*-Hemisphäre ist weniger lang, weniger zugespitzt als diejenige von *Hatteria*, der Winkel ist größer, die Augen sitzen weiter caudal. Bei *Stellio*, wo ebenfalls caudale Lage der Augen und ihre mediane Annäherung zusammentreffen, ist die Hemisphäre fast so breit wie lang, frontal nur wenig zugespitzt; sie steht in einem Winkel von 35°. *Anolis* besitzt Hemisphären, die doppelt so lang wie breit, frontal aber abgerundet sind, dagegen einen Winkel von 40°.

Mit stark caudaler Lage der Augen ändert sich folglich die Richtung der Hemisphärenachse zugleich mit der Form der Hemisphäre. Bei weniger weit caudalwärts verlagerten Augen ändert sich nur die Richtung oder nur die Form des Vorderhirns. Bei *Chamaeleo* ist nicht nur die Hemisphäre durch die Masse und Stellung des optischen Sinnesorgans beeinflusst, sondern zugleich die Achsenstellung des gesamten Vorder- und Mittelhirns und des frontalen Nachhirngebietes. Im Zusammenhang mit der beständig im Nacken sitzenden Stellung des Kopfs ist die caudale Nachhirnbasis dorsalwärts gerichtet, die Oblongatabeuge sehr stark.

Unter den Schlangen seien verglichen *Zaocys carinatus*, *Coluber melanurus*, *Dipsadomorphus dendrophilus*, *Macropisthodon rhodomelas*, und *Xenopeltis unicolor*.

Das Auge spielt nicht mehr dieselbe Rolle im Kopfaufbau wie bei den Eidechsen. Seine relativ größte Masse besitzt es bei *Zaocys*, erreicht jedoch nicht ganz dieselbe Größe wie bei *Anolis* unter den Eidechsen. Die Augenmasse nimmt sukzessive ab bei den in der oben angeführten Reihenfolge betrachteten Schlangen, sodaß die relative Größe des Auges von *Xenopeltis* nur etwa $\frac{1}{20}$ der Augengröße von *Zaocys* beträgt. Der Hauptunterschied gegenüber den Eidechsen besteht in der größern Entfernung der medialsten Sclerapunkte. Bei *Zaocys* und *Coluber*, bei welchen die relative Entfernung der Augen noch am geringsten ist, beträgt sie bereits 7,6% und 9,6%, während sie bei den Eidechsen im Mittel 1,5%, höchstens 2,5% betrug. Bei *Macropisthodon*, dessen Augen für Schlangenverhältnisse sehr groß sind, beträgt der mediale Augenabstand schon 12%. Er steigt auf 21% und 28% bei *Dipsadomorphus* und *Xenopeltis*.

Auch der Abstand Schnauzenspitze—Augenöffnung ist relativ kleiner als bei den Eidechsen. Er beträgt für die untersuchten Schlangen immer zwischen 52⁰/₁₀₀ und 42⁰/₁₀₀, sodaß also das Maximum kleiner ist als bei den Eidechsen, das Minimum aber sich verhält wie bei *Hatteria*.

Bei Betrachtung der entsprechenden Gehirnregionen zeigen sich die Unterschiede, die wir nach den bei den Eidechsen konstatierten Zusammenhängen vermuteten. Schon bei *Zaocys* ist der Tractus olfactorius viel kürzer, die Bulbusformation zieht sich auf $\frac{3}{4}$ der Länge Tractus und Bulbus caudalwärts. Die Augen sind noch relativ weit hinten (Abstand: Schnauzenspitze—Augenöffnung = 51,5⁰/₁₀₀), und damit in Zusammenhang ist die Vorderhirnhemisphäre fast breiter als lang und von der laterofrontalen Seite beinahe zu einem Dreieck eingedrückt. *Zaocys* besitzt auch relativ stattliche Lobi optici, deren dorsale Fläche in einer Ebene mit der Fläche der Vorderhirnhemisphären steht.

Bei *Coluber melanurus* ist die Länge Tractus—Bulbi olfactorii um $\frac{1}{4}$ kürzer als bei *Zaocys*, der Bulbus ist noch weniger abgesetzt, entsprechend der größern Distanz zwischen den Augen. Mit den relativ kleinern, weiter voneinander entfernten, etwas weiter frontal stehenden Augen in Zusammenhang ist auch die gestrecktere und rundlichere Form der Vorderhirnhemisphären, deren laterofrontale Fläche nicht mehr eingedrückt ist. Die Lobi optici sind um die Hälfte kleiner als bei *Zaocys*, sodaß die Vorderhirnhemisphären sie teilweise zwischen sich fassen. Auch überragt bereits im Zusammenhang mit der relativ größern Masse des Vorderhirns gegenüber dem Mittelhirn die dorsale Vorderhirnfläche die dorsale Mittelhirnfläche um weniges.

Bei *Dipsadomorphus* sind die Bulbi olfactorii dorsal beinahe sitzend, ventrolateral besitzen die Tractus eine geringe Länge. Die Bulbi sind etwas breiter als bei *Coluber*. Ihre frontale Divergenz, die schon bei den zwei vorhergehenden Beispielen leicht angedeutet war, ist beträchtlicher. Die Vorderhirnhemisphären sind länglich eiförmig. Ihre Achsen divergieren caudalwärts, sodaß sie die frontale Hälfte der sagittal verlängerten Optici zwischen sich fassen. Erinnerung sei bemerkt, daß die Augen relativ kleiner sind als an den beiden ersten Schlangentypen, weiter frontal stehen und daß ihre relative Entfernung 21⁰/₁₀₀ beträgt.

Etwas größer sind die Augen von *Macropisthodon*, ihre mediale Entfernung beträgt nur 12⁰/₁₀₀. Der Schnauzenspitze stehen sie näher

als bei den 3 ersten Beispielen. Die Divergenz der Gebilde: Tractus und Bulbi olfactorii ist in Zusammenhang mit der frontalen Stellung der Augen nicht vorhanden. Die Gesamtlänge der beiden Gebilde ist relativ kürzer. Die Bulbi sind nur durch eine 0,2 mm lange Tractusstelle mit dem Vorderhirn verknüpft, sodaß sie wiederum fast sitzend sind. Der Tractus ist aber kaum schlanker als der Bulbus; er ist nur durch die durchschimmernde Höhlung als solcher kenntlich. Eigentümlich ist die Form des Vorderhirns. In Zusammenhang mit den größern Augen ist es wiederum frontolateral, hauptsächlich frontal eingedrückt. An die dorsal geradlinige Frontalwand stößt die laterale in einem rechten Winkel, sodaß die Form der Hemisphäre dorsal fast streng prismatisch erscheint. Caudal wird sie durch die relativ größern, kugligen Lobi optici eingebuchtet. Vorder- und Mittelhirn sind dorsal wieder in einer Ebene angeordnet.

Die Bulbi olfactorii sind wie bei *Ichthyophis* und *Typhlops* sitzend, bei *Xenopeltis* etwa 3mal so lang wie breit, die Vorderhirnhemisphären mehr als doppelt so lang wie breit, schwach birnförmig und unter sich parallel. In Zusammenhang damit sind die Augen relativ weit vorn, relativ sehr klein und weit voneinander entfernt. *Homalopsis buccata* besitzt dieselben Proportionen der Augen, dieselbe Ausbildung der frontalen Gehirnteile.

Ähnlich übereinstimmende Zusammenhänge zeigen die Chelonier. Ich erwähne nur die Verhältnisse von *Emys europaea* und *Chelone mydas*. *Emys* besitzt weit frontal stehende (Schnauzenspitze—Augenöffnung nur 35% der Kopflänge) und sehr nahe beieinander liegende Augen, sodaß ihre kleinste Entfernung nur 0,3% beträgt. Die Augen von *Chelone* stehen um 15% weiter hinten und 8,6% voneinander entfernt. *Emys* besitzt einen absolut sitzenden, ganz in die Form des Vorderhirns einverleibten Bulbus mit sehr dünnem Filum olfactorium, das frontal von den Augen gespalten ist. Die Vorderhirnhemisphären mit den sitzenden Bulbi sind, übereinstimmend mit den dorsal aneinander gerückten Augen, dreieckig ausgespitzt. Ohne Bulbi sind sie wenig länger als breit. Das Mittelhirn ist relativ klein und frontal zwischen das Vorderhirn eingekeilt. Die Bulbi olfactorii von *Chelone* dagegen sind nicht sitzend wie bei *Emys*, sondern durch einen kurzen Tractus vom Gehirn entfernt. Sie sind caudal angeschwollen und ziehen sich frontal lang aus, unbehindert durch die Augen, die ja medial relativ weit entfernt sind und durch ein großes Drüsenpolster der Hypophyse auseinander gehalten werden. Aus dem Bulbus ziehen in 5—8 Bündeln die Fila olfactoria. Das Vorder-

hirn ist doppelt so lang wie breit, frontal wenig zugespitzt. Caudal divergieren die beiden Hemisphären leicht. Die Lobi optici treten gegenüber denjenigen der Eidechsen wiederum an Masse zurück. Hand in Hand mit der relativ kleinen Masse ist auch zu beobachten, daß ihre dorsale Fläche, ähnlich wie bei *Hatteria*, *Gecko* und *Cobuber*, tiefer steht als diejenige des Vorderhirns. Bei andern Cheloniern sind die relativen Massenunterschiede der beiden Hirnteile noch größer, sodaß teilweise Überlagerung der Lobi optici durch die Vorderhirnhemisphären, verbunden mit einer kleinen Beugung der Gehirnachse mit dorsocaudalwärts gerichtetem Winkel resultiert, analog der Hakenkrümmung am menschlichen Embryo.

Daß diese Überlagerung bei den großäugigen Reptilientypen wie *Lacerta viridis*, *Chamaeleo vulgaris*, bei *Zaoecys carinatus*, *Macropisthodon rhodomelas* nicht stattfindet, trotz des von vorn einwirkenden Drucks der Augenkapseln, hängt wesentlich zusammen mit der gleichmäßig starken Entwicklung des Vorderhirns und der Lobi optici. Denn bei allen diesen Tieren ist die Mittelhirnmasse relativ groß und gestattet kein Überlagern von seiten des Vorderhirns.

Das Geruchsorgan legt sich embryonal später an als das optische Sinnesorgan. Schon deswegen ist der Zusammenhang seiner Form und Ausbildung mit der Morphologie des Gehirns weniger bedeutend. Auch liegt das Geruchsorgan an dem einen Ende der Gehirnachse, nicht wie das Auge innerhalb der Achsenlänge. Gleichwohl ist die gegenseitige Beeinflussung der Gebilde noch am erwachsenen Reptilkopf nachzuweisen.

Weit wechsellvoller und mannigfaltiger als das Geruchsorgan ist bei den Reptilien das Gehörorgan ausgebildet. Schon zwischen *Hatteria* und *Lacerta viridis* macht sich ein Unterschied geltend. *Hatteria* besitzt einen langen, schlanken, dorsoventral etwas flachgedrückten Utriculus. Der Utriculus von *Lacerta viridis* dagegen ist weniger lang, aber aufgeblasen. Zugleich ist der Sacculus etwas dorsaler gelagert als bei *Hatteria*. Dadurch wird die mediale Fläche des Gehörorgans verändert. Entsprechend ihrer Modellierung ist die Oblongata im Bereich des Gehörorgans stark eingedrückt, sodaß der Querdurchmesser nicht mehr breiter als hoch ist. Bei *Hatteria* dagegen ist der Seitenrand der Oblongata durch die benachbarten Gehörorgane nur flach gedrückt, der Querschnitt noch bedeutend breiter als hoch. Wie bei *Emys* ist bei *Hatteria* die Beeinflussung durch das Gehörorgan vermöge des Utriculus weniger weit dorsalwärts greifend, sodaß die Sacci endolymphatici innerhalb der Dura

breit über der Rautengrube und dem vordern Ende des Rückenmarks lagern. Bei *Lacerta* dagegen sind sie außerhalb der Dura etwas frontalwärts gedrängt und flachgedrückt bei *Lacerta ocellata*, oder außerhalb des Schädels, frontodorsalwärts in die Muskulatur verschoben bei *Lacerta vivipara*.

Bei *Chamaeleo* ist das ganze Gehörorgan dorsoventral stärker ausgedehnt als bei *Hatteria* und *Emys*. Auch ist es massiger gebildet, seine Bogengänge sind dicker. Namentlich der Sinus superior ist ein weites, medialwärts gewölbtes Rohr. An der Oblongata machen sich dieselben Erscheinungen wie bei *Lacerta viridis* geltend, nur in erhöhtem Grade. Auch sind die Sacci endolymphatici caudal etwas lateralwärts verlagert, stark dorsoventral zusammengepreßt. Frontal nähern sie sich wieder etwas und legen sich, wie schon erwähnt, lateral vom caudodorsalen Rand des Pinealorgans. Ihre Lage ist ganz außerhalb der Dura an der ventralen Fläche des Schädeldaches.

Bei den Schlangen ist der Sacculus viel größer als bei den Eidechsen, sodaß $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ seiner Höhe dorsal über die Nerveneintrittsstelle hinausragt und die Schädelwand modellieren hilft. Den Hauptunterschied aber bilden die gewaltigen Gehörsäcke, die als große, kuglige Ballen, dicht mit Otolithenkalk erfüllt, dem Gehörorgan mediodorsal oder mediofrontal auflagern. Bei *Zaocys* sitzen sie größtenteils caudal von den Lobi optici, sodaß das Kleinhirn eingeeengt ist und dorsal mit einer dreieckigen, caudalwärts verbreiterten Platte abschließt. Diese Umbildung des Cerebellums ist übrigens teilweise schon bei *Lacerta ocellata* vorbereitet. Die Gehörsäcke von *Macropisthodon* drücken das Cerebellum zu einer konischen Kuppe zusammen und lagern sich schaufelförmig jederseits über die laterodorsale Wölbung des Lobus opticus. In größter Ausdehnung finden sie sich aber bei *Xenopeltis unicolor*. Wie zwei Zirbelnüsse überdecken sie den caudalen Teil des Gehirnes vom Rückenmarke bis zum Vorderhirn. Die Lobi optici werden als kleine, halbmondförmige Körperchen in die Tiefe gedrückt. Dicht hinter ihnen lagert als dreiseitig prismatisches Gebilde mit caudaler Kante das Cerebellum. Seine caudale, keilförmige Hälfte ist deutlich paarig ausgebildet. Vom Zwischenhirn ist dorsal nichts zu sehen. Auch die Rautengrube wird durch das Cerebellum und die hintern Bindearme unter den Gehörsäcken bis auf eine kleine, dreieckige Spalte zugedeckt.

Diese Zusammenhänge zwischen Gehirn und Ausbildung der Sinnesorgane werden zum Teil verstärkt durch geringere Differen-

zierung der in der Lage korrespondierenden Gehirnteile, zum Teil aber auch kompensiert oder sogar bis zu einem gewissen Grade auf andere benachbarte Hirnteile abgelenkt, durch starke Ausbildung der entsprechenden Gehirnteile. Bei *Chamaeleo* und *Macropisthodon* erlauben die stattlichen Lobi optici kein Überlagertwerden durch die Vorderhirnhemisphären. Teilweise Überlagerung der relativ kleinen Lobi optici jedoch findet statt bei *Gecko*, *Stellio* und bei *Testudo*.

So bedingen die Zusammenhänge zwischen Ausbildung der Sinnesorgane und der in der Lage korrespondierenden Gehirnteile vermöge ihrer Einflüsse auf benachbarte Hirngebiete den Grad der Achsenbeugen des Gehirns. Sie bilden zusammen mit den Massenverhältnissen zwischen den einzelnen Gehirnteilen ein wichtiges Moment für die in dem einen oder im andern Sinne stattfindende Überlagerung einzelner Hirnteile durch benachbarte Hirngebiete [vgl. auch BEDDARD (139)]. Erst in zweiter Linie steht das post-embryonale Auswachsen der Deckknochenmasse und die damit verbundene Ausstreckung der Gehirnkümmungen, wie die Entwicklung der *Hatteria* zeigte. Daß die Deckknochenmasse durch Ansätze von Muskelursprüngen sowie durch andere funktionelle Inanspruchnahme modifiziert wird, ist zweifelsohne auch von Bedeutung für die Bildung der Schädelkapsel. Das zeigt gerade das funktionell viel stärker beanspruchte Schädel skelet der Schlangen. Seine härteren Knochen umschließen die Gehirnmasse so eng anliegend, daß die Form der Knochen genau die Form des Gehirns wiedergibt. Bei Eidechsen dagegen herrscht wie bei *Hatteria* eine bestimmte Inkongruenz zwischen Hirn und Schädelinnern. Für die Form des Gehirnes jedoch sind diese Unterschiede in bezug auf die ependymatösen Gebilde von Bedeutung.

VII. Schluß.

Rekapitulierend seien folgende Momente herausgegriffen:

1. Das Gehirn von *Hatteria punctata* schließt in bezug auf Form und Struktur eng an das Lacertilier-Gehirn an. Es hat aber primitivere Merkmale bewahrt in der Stellung und der noch paarigen Ausbildung des Kleinhirnes und in der generellen Entwicklung der Rindenplatten des Vorderhirnes. Primitiv ist auch der einfache Aufbau des Velum medulare anticum, die geringe Oblongataverdickung sowie der Entwicklungszustand des Unterhirnes. Die epithelialen

Gebilde des *Hatteria*-Gehirnes sind prinzipiell wie bei den Eidechsen gebaut und typisch entwickelt.

2. *Hatteria* besitzt alle für die Reptilien bekannten Faserbahnen. Einige unbedeutende Abweichungen gegenüber denjenigen des Lacertilier-Gehirnes sind entweder bloß sekundärer und quantitativer Natur, wie die Commissura mollis, die stärkere Commissura posterior, oder sie finden ihre Parallelen bei andern Sauriern oder bei Amphibien. Amphibienverhältnisse zeigen sich auch in den Ursprungsgebieten des 5., 7. und 8. Gehirnnervenpaars. Der selbständige Verlauf des Glossopharyngeus und die abgesonderte frontale Vagusportion sind Anklänge sowohl an die Amphibien als auch an die Fische.

3. Die Entwicklung der embryonalen Hirnform und der Kopfproportionen sowie die Vergleichung der Gehirne einzelner erwachsener Reptilien und ihrer Kopforgane zeigen, daß eine Reihe für das Gehirn typische Merkmale sich rein wachstumsphysiologisch deuten lassen. So stehen alle Proportionen der einzelnen Gehirnteile im engsten Zusammenhang mit der Größe, der Stellung und dem zeitlichen Eintreffen der stärksten Massenzunahme der einzelnen Sinnesorgane. Infolge der Änderung der verschiedenen Proportionen ändert sich natürlich die gesamte Konfiguration der Gehirnteile und der Beugungszustand des ganzen Gehirnes. Letzterer hängt zudem auch mit der relativen Massenentfaltung der einzelnen Gehirnteile zusammen.

Der äußere Aspekt des Gehirnes, der sich in den Proportionen und im Beugungszustand kundgibt, sagt infolgedessen sehr wenig über die Stellung seines Trägers aus, verrät dagegen eine Summe von Einwirkungen der Kopforgane, von gegenseitiger Beeinflussung der einzelnen Gehirnmassen. Von demselben Gesichtspunkte aus sind auch die wenigen Differenzpunkte im Gebiete der Faserbahnen zu betrachten, wie die Commissura mollis, die relative Größe der Commissura posterior, des hintern Längsbündels, das ventrale Ausweichen der Tractus optici in der Gegend des basalen Vorderhirnbündels sowie das Abirren einzelner Fasern aus der Decussatio transversa ins Striatumgebiet und die damit verbundene Konstituierung eines Tractus isthmo-striaticus. Auch die meisten Eigentümlichkeiten im peripheren Verlauf der Cranialnerven lassen sich aus denselben wachstumsphysiologischen Ursachen deuten, so die Portio minor trigemini, der Verlauf des Ophthalmicusstammes und die Lage seines Ganglions, die Anordnung der Nervenfasern im Ge-

hörorgan sowie die direkte Verbindung des 1. und 2. Trigeminasastes mit dem Stamme des Facialis.

4. Auf einen relativ primitiven Zustand des *Hatteria*-Gehirnes weist die reiche Entfaltung der Epithelbezirke hin. Die mannigfaltige Differenzierung der Decke des 3. Ventrikels, die den Reptilien eigen ist, deren Entwicklung sowohl durch umgebende Gehirnteile als durch Kopforgane stark beeinflußt wird, findet bei *Hatteria* ihre vollkommenste Ausbildung in morphologischer und histologischer Beziehung. Relativ einfacher ist das Verhalten der Decke des 4. Ventrikels in Zusammenhang mit der generellen Form und Stellung des Cerebellums. Sowohl die Plexus als die Sacci endolymphatici weichen wenig vom ursprünglichen Typus ab. Die Entwicklung des Trichtergebietes zu dem einem Saccus vasculosus homologen Gebilde des Recessus infundibularis, die *Hatteria* im gleichen Maße mit *Lacerta* und *Chamaeleo* zeigt, beweist auch die noch große Umwandlungsfähigkeit der Wandgebiete des Unterhirns.

Der primitive Charakter des Gehirnes tritt hauptsächlich im Medianschnitte zutage. Er zeigt, daß die Verdickung der nervösen Gebiete relativ gering geblieben, daß dagegen die Entfaltung der drüsigen Bestandteile des Gehirnes reich spezialisiert ist.

Basel 1907.

Literaturverzeichnis.

1. 1839. MÜLLER, JOHANNES, Anmerkung über den Nervus sympathicus der Schlangen, zu C. VOGT's Neurologie von *Python tigris*, in: Arch. Anat. Physiol.
2. 1839. RATHKE, H., Entwicklungsgeschichte der Natter, Königsberg.
3. 1839. VOGT, CARL, Zur Neurologie von *Python tigris*, in: Arch. Anat. Physiol.
4. 1840. MÜLLER, JOHANNES, Vergleichende Neurologie der Myxinoiden. Berlin.
5. 1843. FISCHER, J. G., Amphibiorum nudorum neurologiae specimen. Berolini.
6. 1848. MAYER, F. J. C., Ueber Gehirn, Rückenmark und Nerven, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 48.
7. 1852. FISCHER, J. G., Die Gehirnnerven der Saurier, in: Abh. naturw. Ver. Hamburg.
8. 1856. STANNIUS, H. und VON SIEBOLD, Handbuch der Zootomie, Vol. 2.
9. 1861. KOLLMANN, J., Die Entwicklung der Adergeflechte. Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte des Gehirns. Pro venia legendi. Leipzig.
10. 1867. GÜNTHER, A., Contributions to the anatomy of *Hatteria*, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1867.
11. 1871. MÜLLER, W., Ueber Entwicklung und Bau der Hypophyse und des Processus infundibuli cerebri, in: Jena. Ztschr. Med. Naturw., Vol. 6.
12. 1872. LEYDIG, FR., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen.
13. 1873. CLASON, E., Morphologie des Gehörorgans der Eidechsen, in: HASSE, Anat. Studien.

14. 1874. SCHWALBE, G., Das Ganglion oculomotorii, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 13.
15. 1875. GOETTE, A., *Entwicklungsgeschichte der Unke*, Leipzig.
16. 1875. V. MIHALCOWICS, Wirbelsaite und Hirnanhang, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 11.
17. 1875. MÜLLER, W., Ueber die Stammesentwicklung des Sehorgans der Wirbeltiere, in: *Festgabe LUDWIG*, Leipzig, Heft 2.
18. 1875. STIEDA, L., Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien, Leipzig.
19. 1876. WIEDERSHEIM, R., Zur Anatomie und Physiologie des Phyllo-dactylus europaeus, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 1.
20. 1877. RABL-RÜCKHARD, Das Centralnervensystem des Alligators, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 30.
21. 1877. WEBER, MAX, Ueber die Nebenorgane des Auges der Reptilien, in: *Arch. Naturg.*, Jg. 43, Bd. 1.
22. 1879. FÜRBRINGER, M., Zur Lehre von den Umbildungen der Nervenplexus, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 5.
23. 1879. PARKER, W. K., On the structure and development of the skull in Lacertilia, in: *Proc. Roy. Soc. London* 1879.
24. 1880. ALBRECHT, P., Ueber den Proatlas der Amnioten und Nervus spinalis I, in: *Zool. Anz.*, Jg. 3.
25. 1880. RABL-RÜCKHARD, Gegenseitiges Verhältnis der Chorda, Hypophyse und des mittleren Schädelbalkens bei Haifischembrionen nebst Bemerkungen über die einzelnen Teile des Fischgehirns, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 6.
26. 1881. —, Ueber das Vorkommen eines Fornixrudimentes bei Reptilien, in: *Zool. Anz.*, Jg. 4.
27. 1882. FRORIEP, Ueber das Ganglion des Hypoglossus und Wirbelanlagen in der Occipitalregion, in: *Arch. Anat. Physiol.*
28. 1883. AHLBORN, FR., Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 39.
29. 1883. GOETTE, A., Ueber die Entstehung und die Homologien des Hirnanhangs, in: *Zool. Anz.*, Jg. 6.
30. 1884. AHLBORN, F., Ueber die Bedeutung der Zirbeldrüse, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 40.
31. 1884. BÉRANECK, E., Recherches sur le développement des nerfs craniens chez les lézards, in: *Recueil zool. Suisse*, Vol. 1.
32. 1884. RETZIUS, G., *Gehörorgan der Vertebraten*, Stockholm.
33. 1886. DE GRAAF, Zur Anatomie und Entwicklung der Epiphyse bei Amphibien und Reptilien, in: *Zool. Anz.*, Jg. 9.
34. 1886. HOFFMANN, C. K., Zur Entwicklungsgeschichte der Hypophyse, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 11.
35. 1886. —, *Entwicklungsgeschichte der Epiphyse*, *ibid.*

36. 1886. HOFFMANN, C. K., Weitere Untersuchungen zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. VIII. Ueber die Entwicklung des Ganglion ciliare, *ibid.*, Vol. 11.
37. 1886. —, Entwicklungsgeschichte des Ganglion ciliare, *ibid.*
38. 1886. RABL-RÜCKHARD, Zur Deutung der Zirbeldrüse, in: *Zool. Anz.*, Jg. 9.
39. 1886. SPENCER, B., Preliminary communication on the structure and presence in *Sphenodon* and other Lizards of the median eye, in: *Proc. Roy. Soc. London* 1886, No. 245.
40. 1886. —, Parietal eye of *Hatteria*, in: *Nature*, Vol. 34, No. 863.
41. 1886. —, On the presence and structure of the pineal eye in *Lacertilia*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 27.
42. 1887. BÉRANECK, ED., Ueber das Parietalauge der Reptilien, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 21.
43. 1887. BELLONCI, G., Sulle commissure cerebrali anteriori degli Anfibi e dei Rettili, in: *Mem. Accad. Sc. Istit. Bologna (ser. 4)*, Vol. 8.
44. 1887. HIS, W., Die Entwicklung der ersten Nervenbahnen beim menschlichen Embryo, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1887, Anat.
45. 1887. —, Morphologische Betrachtung der Kopfnerven, *ibid.*
46. 1887. OSBORN, H. F., On the origin of the corpus callosum etc., in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 12.
47. 1888. BELLONCI, G., Ueber die centrale Endigung des Opticus bei den Vertebraten, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 47.
48. 1888. VAN BEMMELEN, J. F., Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien, I, *Anat. Teil*, Amsterdam.
49. 1888. FRANCOTTE, P., Recherches sur le développement de l'épiphyse, in: *Arch. Biol.*, Vol. 8.
50. 1888. HIS, W., Zur Geschichte des Gehirnes, in: *Abh. Sächs. Ges. Wiss., math.-phys. Kl.*, Vol. 16.
51. 1889. GAUPP, E., Ueber die Anlage der Hypophyse bei Sauriern, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 42.
52. 1889. HIS, W., Formentwicklung des menschlichen Vorderhirns vom Ende des ersten bis zum Beginn des dritten Monats, Leipzig.
53. 1890. BURCKHARDT, R., Die Zirbel von *Ichthyophis glutinosus* und *Protopterus annectens*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 6.
54. 1890. HIS, W., Die Entwicklung des menschlichen Rautenhirns vom Ende des ersten bis zum Beginn des dritten Monats, Leipzig.
55. 1890. HOFFMANN, C. K., Reptilien, in: BRONN, *Klass. Ordn. Tierreich*, Vol. 6, Abt. 3.
56. 1890. LEYDIG, F., Das Parietalorgan der Amphibien und Reptilien, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt*, Vol. 16.

57. 1890. SELENKA, E., Das Stirnorgan der Wirbeltiere, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 10.
58. 1891. BURCKHARDT, R., Untersuchungen an Hirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 25.
59. 1891. HERRICK, C. L., Contributions to the comparative morphology of the central nervous system, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 1.
60. 1891. STIEDA, L., Ueber den Bau des centralen Nervensystems der Amphibien und Reptilien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 25.
61. 1892. BÉRANECK, E., Sur le nerf parietal et la morphologie du troisième oeil des Vertébrés, in: *Anat. Anz.*, Vol. 7.
62. 1892. BURCKHARDT, R., Das Centralnervensystem von Protopterus annectens, Berlin.
63. 1892. EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. Das Zwischenhirn, 1. Teil, Frankfurt a. M.
64. 1892. HERRICK, C. L., Topography and histology of the brain of certain Reptiles, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 2.
65. 1892. HIS, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns, in: *Arch. Anat. Physiol.*
66. 1893. BÉRANECK, E., L'individualité de l'oeil pariétal, in: *Anat. Anz.*, Vol. 8.
67. 1893/1900. BLOCHMANN, FR., Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, Jena.
68. 1893. EDINGER, L., Vergleichend entwicklungsgeschichtliche und anatomische Studien im Bereiche der Hirnanatomie. 3. Riechapparat und Ammonshorn, in: *Anat. Anz.*, Vol. 8.
69. 1893. HERRICK, C. L., Topography and histology of the brain of certain Reptiles, in: *Journ. comp. Neurol.*, Vol. 3.
70. 1893. HIS, W., Ueber den Aufbau unseres Nervensystems, Leipzig.
71. 1893. v. KUPFFER, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 1.
72. 1893. MEYER, AD., Ueber das Vorderhirn einiger Reptilien, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 55.
73. 1893. REX, H., Beiträge zur Morphologie der Hirnvenen der Amphibien, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 19.
74. 1893. SCHAPER, A., Zur feinern Anatomie des Kleinhirns der Teleostier, in: *Anat. Anz.*, Vol. 8.
75. 1893. SIEBENROCK, F., Zur Osteologie des Hatteriakopfes, in: *SB. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl.*, Vol. 52.
76. 1893. WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 3. Aufl., Jena.
77. 1894. BURCKHARDT, R., Die Homologien des Zwischenhirndaches bei Reptilien und Vögeln, in: *Anat. Anz.*, Vol. 9.

78. 1894. BURCKHARDT, R., Die Homologien des Zwischenhirndaches und ihre Bedeutung für die Morphologie des Gehirnes bei niederen Vertebraten, *ibid.*
79. 1894. —, Der Bauplan des Wirbeltiergehirns, in: *Morphol. Arb.*, Vol. 4.
80. 1894. FRANCOU, P., Note sur l'oeil pariétal, l'épiphyse, la paraphyse et les plexus choroïdes du troisième ventricule, in: *Bull. Acad. Sc. Belg.* (3), Vol. 27, Bruxelles.
81. 1894. v. KLINCKOWSTRÖM, Beiträge zur Kenntnis des Parietal-anges, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 7, Anat.
82. 1894. v. KUPFFER, C., Studien zur vergleichenden Entwicklungsgeschichte des Kopfes der Cranioten, Heft 2.
83. 1894. RABL-RÜCKHARD, Einiges über das Gehirn der Riesenschlange, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 58.
84. 1894. RETZIUS, G., Ganglion ciliare, in: *Biol. Unters.* (N. F.), Vol. 6.
85. 1894. SCHAPER, A., Morphologische und histologische Entwicklung des Kleinhirns der Teleostier, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 21.
86. 1895. FROEY und BECK, Ueber das Vorkommen dorsaler Hypoglossuswurzeln mit Ganglion in der Reihe der Säugetiere, in: *Anat. Anz.*, Vol. 10.
87. 1895. GAGE, S. PHELPS, Comparative morphology of the brain of the soft-shelled turtle (*Amyda mutica*) and the English sparrow (*Passer domesticus*), in: *Proc. Amer. microsc. Soc.*, Vol. 18.
88. 1895. RETZIUS, G., Neuroglia des Opticus und der Retina des Menschen und der Säugetiere, in: *Biol. Unters.* (N. F.), Vol. 7.
89. 1895. STRONG, OLIVER, The cranial nerves of Amphibia. A contribution to the morphology of the vertebrate nervous system, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 10.
90. 1895. STUDNÍČKA, F. K., Zur Anatomie der sogenannten Paraphyse des Wirbeltiergehirns, in: *SB. Böhm. Ges. Wiss., math.-naturw. Kl.*, 1895.
91. 1896. APOLANT, HUGO, Ueber das Ganglion ciliare, in: *Verh. anat. Ges.* 1896 (Berlin).
92. 1896. BECK, WILHELM, Ueber den Austritt des Nervus hypoglossus und N. cervicalis primus aus dem Centralorgan beim Mensch und in der Reihe der Säugetiere unter besonderer Berücksichtigung der dorsalen Wurzeln, in: *Anat. Hefte*, Vol. 6.
93. 1896. EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns. B. Neue Studien über das Vorderhirn der Reptilien, Frankfurt a. M.
94. 1896. FRANCOU, P., Contribution à l'étude de l'oeil pariétal de l'épiphyse et de la paraphyse chez les Lacertiliens, in: *Mém. cour. Acad. Belg.*, Vol. 55.

95. 1896. RAMÓN Y CAJAL, P., Estructura del encéfalo del Camaleón, in: Revista trimestral micrográfica, Vol. 1, Fasc. 1, 2 y 3, Madrid.
96. 1897. FÜRBRINGER, M., Ueber die spino-occipitalen Nerven der Selachier und Holocephalen und ihre vergleichende Myologie, in: Festschr. GEGENBAUR.
97. 1897. GAUPP, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 7.
98. 1897. OSAWA, G., Beiträge zur Anatomie der *Hatteria punctata*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 51.
99. 1898. DENDY, A., Summary of principal results, obtained in a study of the development of *Tuatara*, in: *Proc. Roy. Soc. London*, Vol. 13.
100. 1898. HALLER, B., Untersuchungen über die Hypophyse und die Infundibularorgane, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 25.
101. 1898. OSAWA, G., Ueber die Stellung der *Hatteria punctata* in der Tierreihe, in: *Verh. anat. Ges. 1898* (Kiel).
102. 1898. —, Beiträge zur Lehre von den Sinnesorganen der *Hatteria punctata*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 52.
103. 1898. SCHAUINSLAND, H., a) Zur Biologie der *Hatteria*, b) Beiträge zur Entwicklung der *Hatteria*, in: *SB. Akad. Wiss. Berlin*.
104. 1899. DENDY, A., Development of *Sphenodon*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 42.
105. 1899. —, Development of parietal eye and adjacent organs in *Sphenodon*, *ibid.*
106. 1899. —, The hatching of *Tuatara* eggs, in: *Nature*, Vol. 59.
107. 1899. EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirnes. 4. Studien über das Zwischenhirn der Reptilien, Frankfurt a. M.
108. 1899. SCHAUINSLAND, H., Beiträge zur Biologie und Entwicklung der *Hatteria*, nebst Bemerkungen über die Entwicklung der *Sauropsiden*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 15.
109. 1899. —, Embryonen von *Sphenodon* etc., Demonstration, in: *Verh. Deutsch. zool. Ges. 1899* (Hamburg).
110. 1899. VERSLUYS, J., Die mittlere und äußere Ohrsphäre der *Lacertilia* und *Rhynchocephalia*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 12, *Anat.*
111. 1900. EDINGER, L., Vorlesungen über den Bau der nervösen Centralorgane, 6. Aufl., Leipzig.
112. 1900. FÜRBRINGER, MAX, Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, Reptilien, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 34.
113. 1900. HALLER, B., Vom Bau des Wirbeltiergehirns, 2. Teil, *Emys*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 28.

114. 1900. SCHAUINSLAND, H., Weitere Beiträge zur Entwicklung der *Hatteria*, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 56.
115. 1900. STADERINI, R., I lobi laterali dell' ipofisi e il loro rapporto con la parete cerebrale in embrioni di *Gongylus ocellatus*, in: *Monit. zool. Ital.*, Anno 11.
116. 1900. STEMMLER, J., Zur Entwicklungsgeschichte des Zwischenhirndaches bei Gecko, Inaugural-Dissertation, Leipzig.
117. 1901. GRIEB, A., Contribuzione allo studio dell' organo parietale del *Podarcis muralis*, in: *Monit. zool. Ital.*, Anno 12.
118. 1901. HOWES and SWINNERTON, On the development of the skeleton of the Tuatara, in: *Trans. zool. Soc. London*, Vol. 16, Part 1.
119. 1901. STERZI, G., Ricerche intorno alla anatomia comparata ed all' ontogenesi delle meningi. Considerazioni sulla filogenesi. Parte prima: Meningi midollari. Venezia.
120. 1902. HERTWIG, O., *Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte des Menschen und der Wirbeltiere*, 7. Aufl., Jena.
121. 1903. BANCHI, A., Sulle vie di connessione del cervelletto, in: *Arch. Ital. Anat. Embriol.*
122. 1903. CAMERON, J., Superior commissure throughout Vertebrata, in: *Journ. Anat. Physiol.*, Vol. 38.
123. 1903. FÜRBRINGER, M., Zur vergleichenden Anatomie des Brustschulterapparates und der Schultermuskeln, in: *Jena. Ztschr. Naturw.*, Vol. 24.
124. 1903. ROSSI, U., Sullo sviluppo della ipofisi e sui primitivi rapporti della corda dorsale e dell' intestino, in: *Arch. Ital. Anat. Embriol.*, Vol. 2.
125. 1903. —, Sopra i lobi laterali della Ipofisi, 1a Parte: Pesci, *ibid.*
126. 1903. SALVI, G., Lo sviluppo ed il valore della così detta tasca di SESSEL, *ibid.*
127. 1903. SCHAUINSLAND, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der Wirbeltiere, in: *Zoologica*, Vol. 16, Heft 39.
128. 1903. SMITH, E., On the morphology of the cerebral commissures in the Vertebrata with special reference to an aberrant commissure, found in the forebrain of certain Reptiles, in: *Trans. Linn. Soc. London*, Vol. 8.
129. 1903. STERZI, G., Intorno alla struttura dell' ipofisi nei vertebrati, in: *Atti Accad. sc. Veneto-trentino-istriana*.
130. 1903. VOELTZKOW, A., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien, Epiphyse und Paraphyse bei Krokodilen und Schildkröten, in: *Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt*, Vol. 27.
131. 1904. CORDS, E., Beiträge der Lehre vom Kopfnervensystem der Vögel, in: *Anat. Hefte*, Vol. 26.

132. 1904. HIS, W., Die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten vier Monate, Leipzig.
 133. 1904. ROSSI, U., Sopra lo sviluppo della ipofisi e sui primitivi rapporti della corda dorsale e dell' intestino. Parte III. Sauropsidi e Mammiferi, in: Ann. Facoltà Medicina 1904 (ser. 3), Vol. 4, fasc. 4, Perugia 1906.
 134. 1904. STERZI, G., Die Blutgefäße des Rückenmarks. Untersuchungen über ihre vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte, in: Anat. Hefte, Vol. 24.
 135. 1904. —, Morphologia e sviluppo della regione infundibolare e dell' ipofisi nei Petromizonti, in: Arch. Ital. Anat. Embriol., Vol. 3.
 136. 1905. BEDDARD, FR., Encephalic arterial system in Sauropsida, in: Proc. zool. Soc. London 1905, Vol. 2.
 137. 1905. —, Notes on the Cerebellum: descriptive and illustrated catalogue of the physiological series, contained in the Museum of Roy. College of Surgeons of England, in: Proc. zool. Soc. London 1905, Vol. 2.
 138. 1905. BING, R., und R. BURCKHARDT, Das Centralnervensystem von *Ceratodus forsteri*, in: SEMON, Zool. Forschungsreisen Australien Malayisch. Archipel, Jena.
 139. 1905. LIVINI, F., Abbozzo dell' occhio parietale in embrioni di Uccelli (*Columba livia* dom. *Gallus domesticus*). Nota preliminare, in: Monit. zool. Ital., Anno 16.
 140. 1905. SAUERBECK, E., Eine Gehirnmissbildung von *Hatteria punctata*. Kritische Monographie als Beitrag zu einer rationellen Teratologie des Gehirns, in: Nova Acta Leop.-Carol. Deutsch. Akad. Naturf., Vol. 85, No. 1.
 141. 1905. STUDNIČKA, Ueber die Organe des Zwischenhirndaches, in: OPPEL, Handbuch der vergleichenden Histologie, Vol. 5.
 142. 1907. BURCKHARDT, R., Das Centralnervensystem der Selachier als Grundlage für eine Phylogenie des Vertebratenhirns, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 73.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 3.

Fig. 1. Längsschnitt mit den wichtigsten Faserbahnen. Vergr. wie bei Textfig. O.

Violett: Fasersystem des hintern Längsbündels und der Commissura posterior. *dience* diencephaler Teil des hintern Längsbündels. *Com. post. fr* frontale Fasern der hintern Commissur. *C. p. med* mittlere Fasern der hintern Commissur.

Oliv: Kreuzende Ursprungsfasern im Acusticofacialis-Gebiet, im Zwischenhirn Taenia thalami durchbrochen von Fasern der Commissura aberrans und Callosumfasern, die dicht vor der Commissura anterior ventralwärts ziehen.

Schwarz: Assoziationsfasern zu der Oblongata, Ursprungsfasern von Abducens und Oculomotorius, Fasern der Decussatio veli (*Dr*) und des Tractus cerebellonuclearis. Gangliöse Stellen sind punktiert: *lGi* laterales Ganglion isthmi, *r(p)* vorderes Corpus posterius, im Zwischenhirn *L* Linsenkern, dann Nucleus rotundus und Nucleus diffusus thalami, Kern des Fasciculus longitudinalis posterius und vielleicht Nucleus tegmenti.

Karmin: Schleife mit Mittelhirntrigeminusbahn (*MHV*). *med* medialer Schleifenzug. *kreuz*: kreuzende Fasern zwischen den vordern Corpora posteriora.

Kobaltblau: Opticusfasern mit der Decussatio transversa. *lat* lateraler Zug. *opt. com* Tractus opticocommissurales.

Sepia: Fasern aus dem Thalamus, speziell Tractus thalamospinalis.

Orange: Fasern aus dem Striatum, speziell Tractus striothalamicus und striohypothalamicus, sowie das basale Vorderhirnbündel. *basVHBmed* medialer Zug des basalen Vorderhirnbündels.

Grasgrün: Corticale Fasern, speziell Tractus corticothalamicus und corticospinalis, dann MEYNERT'sches Bündel (*Me*).

Zinnoberrot: Kreuzungsfasern der Commissura anterior und aberrans.

Fig. 2. Intracranieller Verlauf der Hirnnerven am Erwachsenen. $6\frac{2}{3}:1$. Horizontalprojektion.

Farbenerklärung. Oliv: Opticus. Sepia: Oculomotorius. Karmin: Trochlearis. Ultramarin: Trigemius. Dunkelgrün: Abducens. Orange: Facialis. Violett: Acusticus. Safran: Glossopharyngeus. Schwarz: Ramus lateralis vagi. Zinnober: Vagus. Siena: Accessorius. Kobalt: Hypoglossus. Hellgrün: Cervicalis I (Spinoccipitalis), Cervicalis II. Punktiert sind die Ganglionstellen.

Schwarzer Strich bedeutet Medianebene des Gehirns.

Fig. 3. Intracranieller Verlauf der Hirnnerven des Embryos vom Medianschnittstadium II. Horizontalprojektion. Eingezeichnet ist auch der periphere Verlauf einiger Trigemius- und Oculomotoriusäste. 15:1. Farbenerklärung siehe Fig. 2, ebenso die Abkürzungen.

Rpf Ramus posterior facialis. *Gp* Ganglion palatinum. *Gg* Ganglion geniculi. *I* Isthmus. Schwarz sind die Horizontalschnitte der Knochen sowie die Umrisse der Gehörkapsel. Bei Oculomotorius, Trochlearis und Abducens sind rechter Hand mittels schwarzer Merkstriche Länge des Knochenkanals bzw. Duralsacks angegeben.

Fig. 2 und Fig. 3 sind durch Reproduktion aus Schnittserien her-
gestellt worden.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

On the Maturation Mitoses and Fertilization of the Egg of Theridium.

By

Thomas H. Montgomery, Jr.

With Plates 4—5.

HEROLD in 1824, in his "De generatione Araneorum in Ovo", made not only the first contribution to the embryology of araneads, but also one of the first comprehensive studies on invertebrate development. Since his time much has been added to the embryology of spiders, nevertheless so far nothing has been made known concerning the phenomena of the fertilization of the egg, save for the following fragmentary observations. MENGE (1871) supposed that the eggs are fertilized during oviposition. BERTKAU (1875b) reached the same conclusion as MENGE even though he was unable to find spermatozoa in the clear fluid poured out at the time of egg laying; but in another paper (1875a) he suggested that impregnation of the eggs was possible within the oviducts in certain species (*Oletera*, *Tetragnatha*, *Pachygnatha*; *Therididae* and *Attidae*), a judgment based on the structure of the receptacula seminis. Then SCHIMKEWITSCH (1887) proved that fertilization occurs in the body, and that the eggs are already impregnated when laid. Much more is known of the maturation of the paternal germ cells from the investigations of WAGNER, myself, WALLACE and BERRY, though here there is considerable confusion of results.

The species examined was *Theridium tepidariorum* C. KOCH, one of the most abundant and commonest species of its family. The eggs were secured by having the spiders raise them in captivity, the only method by which one can obtain accurately timed stages. In three preceding papers (1903, 1906, 1907) I have described how the male charges his palpi with sperm, the processes of copulation, oviposition and cocooning, also the occurrence of a probable size dimorphism of the eggs, therefore these subjects need not be treated at this place.

It is a great disappointment to me that the results here presented are so meagre and with so little of broader importance, and this notwithstanding that I have given the subject a great amount of time and diligence. The aranead egg is clearly a difficult object to investigate. A very complete series of stages was collected from the moment of oviposition up to the age of several days, but I was so unfortunate as not to obtain eggs from the oviducts and accordingly cannot describe the first entrance of the sperm or the complete formation of the first polar spindle. Most of the changes have to be studied upon sections, but I have not often secured unbroken sections and never complete series of such. Possibly with a better method than the usual paraffine imbedding one would get better preparations.

Only accurately timed eggs were used, timed from the moment of oviposition; all the eggs within a given cocoon are of approximately the same degree of development. The cocoons were opened and the eggs dropped directly into the fixative, half the eggs from each cocoon being preserved in one fixative and half in another. These were GILSON'S fluid, equal parts of chloroform, absolute alcohol and glacial acetic acid with sublimate to saturation; and a fluid used by success by TOWER for insect eggs, 95 parts of a solution of corrosive sublimate in 35% alcohol, 2 parts of glacial acetic acid, and 3 parts of nitric acid; the latter mixture was used hot, and the former cold. TOWER'S solution is excellent up to the time of cleavage, but strangely enough seldom gives good fixation of the nuclei and mitoses during cleavage. GILSON'S fluid is excellent for the nuclear division figures in all stages, and has the further advantage of separating the outer membrane from the egg so that it may be easily dissected away; it has the disadvantages of sometimes distorting the general shape of the egg, and, especially in the case of eggs within half an hour after oviposition, of separating the outer

yolk layer from the inner. Before staining or imbedding the outer egg membrane was removed in 70% alcohol. Eggs to be sectioned were rapidly dehydrated, eosin being added to the absolute alcohol in order to make them visible in the paraffine, cleared in xylol for about 30 minutes, then imbedded for from 2 to 4 hours in paraffine at a melting grade of 54° C. Sections were cut of 7 μ thickness, then stained in DELAFIELD'S haematoxyline followed by alcoholic eosin. Many total mounts were also made since these are favorable for the finding of the polar spindles; here whole eggs were stained in DELAFIELD'S haematoxyline for about 5 minutes, then destained until the outer yolk layer is nearly colorless. But it is not possible to so stain whole eggs that structures within the inner yolk stand out clearly.

I. The female Copulatory Organs.

BERTKAU (1875a) first found tubes leading from the receptacula seminis towards the oviducts, and thought these two might be in open communication. EMERTON (1882) described the condition in the *Theridiidae* as follows: "The epigynum consists of two round spermathecae near the genital opening of the female, from each of which run two tubes, one, usually the larger and longer, to a hole outside the body, the other, usually small and short, into the oviduct near its mouth." *Theridium tepidariorum* corresponds to EMERTON'S description, and I give an enlarged drawing of a cleared mount of its genitalia in Fig. 44, Pl. 5. Anterior to the transverse genital aperture (vulva) is a hardened chitinous plate, the epigynum, containing a depression; from the latter leads right and left an opening (*Ap*) into a coiled tube (*T. 1*) that opens into the receptaculum seminis (*Rec*) of the same side; then from the latter a narrow tube (*T. 2*) leads back towards the oviducts and probably opens there into them since its canal appears to end as an open groove on the surface of the tube.

II. The Ovarian Egg.

Ovaries of mature individuals contain only oocytes, and no oogonial mitoses. AS BERTKAU (1875a) found for other species, this one too has the oocytes during their growth period disposed along the outer wall of the ovarian tubes, in stalked follicles produced by an outpushing of the epithelium; he also found, what my material did not allow me to determine, that these ova when full grown fall

into the ovarian tubes and not, as earlier observers had thought, into a cavity outside of the ovaries. In *Theridium* the greater part of the wall of the ovaries is composed of a high, cylindrical, glandular epithelium, and only the deeper basal cells become functional oocytes; the stalk attaching each of the latter is made up of a few modified cells which send around the oocyte a delicate but apparently quite complete envelope, so that each follicle seems to be quite closed. The haemolymph bathes these follicles and is probably the main source of nourishment for the oocytes.

It has not been my intention to describe the structural changes of the early oocytes, for this has been done by various preceding writers, notably by VAN BAMBEKE (1898). But I would call attention to the fact that in the smallest oocytes there is a plasmosome distinct from a chromatin reticulum, but that the latter gradually concentrates on the surface of the plasmosome, thereby forming a nucleolus composed, as OBST (1899) has shown for other araneid genera, of erythrophilic (plasmosomic) and cyanophilic (chromosomic) substances. When this large nucleolus is established the remainder of the nucleus is occupied by an achromatic meshwork, possibly linin. Contrary to the case in most spiders, there is no yolk nucleus at any stage.

The latest found stage of ovarian ova showed the nucleus amoeboid and close to the surface of the egg, and the chromosomes concentrating preparatory to the maturation mitoses (Fig. 1, Pl. 4). When they first become distinguishable they are in the immediate vicinity of the plasmosome, and not in any other part of the nucleus; this shows that they are separating from a plasmosome to which they had previously been apposed, analogous to cases described within recent years for the oocytes of a number of animals. The vacuolated plasmosome breaks into fragments as the chromosomes disengage themselves. Fig. 1 shows the whole nucleus, and Figs. 2a and 2b, from successive sections, illustrate on a much stronger scale of drawing the larger plasmosome, its smaller disintegration products, and all the chromatin loops of this nucleus. The latter are very slender and beaded, by their deep stain in contrast with the surrounding achromatic network. The total number of the chromatin loops shown in Figs. 2a and 2b appears to be 26, but probably the two lettered *A, a* in Fig. 2a are merely ends of the similarly lettered loops of Fig. 2b, and in that case the total number would be 24, exactly twice that of the chromosomes of the polar

spindles. It is difficult to ascertain exactly the comparative lengths of these loops since they are twisted, yet in some cases two of like lengths seem to lie close together, such as those lettered *A, a . . . E, e*. Probably each such pair represents a bivalent element, that is, corresponding paternal and maternal chromosomes, in accord with what is now known to be general for the germ cells at this stage. Each of the single loops would then be univalent; rarely do any show a trace of a longitudinal split, yet an indication of such a condition is seen^a at *K* in Fig. 2b.

In a single nucleus of this stage there was a deep staining dense rod at some distance from the chromosomes (*x* Fig. 1, and enlarged in Fig. 2c). This has the same size and appearance as a spermatozoon, except that it is straight and not bent: but I hesitate to consider it a spermatozoon because it would be very unusual for a sperm to penetrate through the nuclear membrane, and because it was found in only one nucleus.

III. Stage of the First Maturation Spindle.

I have described elsewhere how at oviposition a yellowish drop of viscid fluid escapes first from the vulva, and how the eggs are next discharged into this drop; while SCHIMKEWITSCH (1887) demonstrated that this viscid substance is the secretion of a gland that opens into the oviduct. For about half an hour afterward this fluid remains viscid, thus holding the eggs in a compact mass while the mother is spinning the cocoon; then it dries, leaving a fine film upon each egg but no longer cementing the eggs together. Before this drop hardens the eggs are polygonal, afterwards they become rounded.

At oviposition (not within the follicle) the egg has an outer thicker, homogeneous membrane, probably formed from the secretion of the oviducal cells (Fig. 5 *Mem*). The outer surface of this membrane is thickly beset with minute tubercles; these stain with eosin while the remainder of the membrane remains colorless, therefore the tubercles may represent condensed droplets of the viscid secretion referred to above. The vitelline membrane proper is not well defined, but is simply a slight condensation of the outer cytoplasm (Figs. 5, 9, Pl. 57; Fig. 42, Pl. 5). The yolk consists of two layers: an outer one of radial columns, and an inner one where no such arrangement holds (Fig. 3, Pl. 4). The columnar layer contains

the largest of the yolk particles, and is already indicated in the follicular egg, but it is more sharply marked at oviposition and the columns become longer, that is more of the yolk enters into their formation with the advance of age.¹⁾ The boundary between the two yolk layers is quite a definite one (Fig. 4), and GILSON'S fixative frequently causes a dislocation of the two at this point. The inner yolk is composed of irregularly polygonal particles which are smallest at the centre of the egg.

The cytoplasm forms a thin envelope around the whole yolk mass and is present in larger quantities around the polar spindles and the sperm nuclei, but its total amount is very small compared with the mass of the yolk substance. Its peripheral layer is not divided into cell territories as BALBIANI had described. The growth of the ovarian egg shows that the cytoplasm becomes gradually filled with yolk, while it does not increase perceptibly in amount, and the latest ovarial ova show all the yolk particles imbedded in cytoplasm. But in the egg at oviposition most of the cytoplasm is at the surface, around the sperm nucleus and the polar spindle, while in the remainder of the egg almost no cytoplasm is to be seen except on very favorable fixation when a delicate meshwork of it appears.

At oviposition the egg is already fertilized with the sperm nucleus about half way between the periphery and the centre, and contains the first polar spindle (Fig. 6). The sperm nucleus (Fig. 8) is slightly elongate, and dense save for a few small vacuoles; it lies in a large accumulation of reticular cytoplasm containing minute yolk spherules, and beyond these the larger yolk masses. There is no indication of either centrosome or aster in connection with it. The first polar spindle is in the late anaphase (Fig. 7), shows no trace of centrosomes, and is composed of two plates of small chromosomes joined by distinct connective fibres; it is at the surface of the egg in a thickening of the superficial cytoplasm. The chromosomes are dyads, and have become much smaller and denser than in the preceding prophase (Figs. 2a, 2b). I had only a few sections showing such spindles, could not find them on surface views, and accordingly was unable to determine the number of chromosomes at

1) From the 4cell stage of cleavage on the centre of the egg is fluid, and into this central fluid cavity extend the inner ends of the yolk columns. This fluid may be a disintegration of a part of the yolk.

this particular stage though from the counts made at later stages the number must be 12. The spindle is of considerable length, extending radially through the thickness of the columnar yolk layer.

I have been unable to distinguish any structural polarity of the egg. After oviposition the eggs are rarely spherical, but are usually slightly monaxonic and in this case one may distinguish for convenience two poles and an equator. Of twenty polar spindles examined with reference to their position, 11 were at or near one of the poles and 9 at or near the equator. This would show either that the polar bodies can be formed at any point, or that the axes of the egg have no constant relation to the points where the polar spindles occur. Also there were no means of determining whether the sperm enters at the point where the polar bodies are formed, unless indeed the body x of Fig. 1 should be demonstrated to be a sperm, in which case the question could be answered in the affirmative. Often the columnar yolk layer appears to be thicker at one point than at others, but this may be due to the action of the fixatives.

IV. Stage of the Second Polar Spindle.

Up to fifteen minutes after oviposition the spindle continues in the anaphase of the first maturation mitosis, but becomes more curved or bent. Fig. 9 shows the outer plate of chromosomes at 5 minutes after oviposition. At 20—25 minutes the connective fibres have ruptured and the first polar body is left at the surface separated from the second polar spindle below it.

The chromosomes of the first polar body lie at the surface in a thickening of the superficial cytoplasm, but this mass does not project above the surface of the egg nor does it become clearly demarcated by a cell membrane from the egg, for at the most the boundary is very faint (Fig. 12); that is, this polar body does not appear to become cut off from the egg. Soon it develops a spindle (Figs. 11—14) and its chromosomes become arranged in one plane; this spindle is exactly like the second polar spindle, and on pole views of it 12 chromosomes can be counted (Fig. 10). This condition is found in stages from twenty-five minutes to an hour or even later. The chromosomes are dyads and undergo a division the beginning of which is illustrated in Fig. 13 (age of one and a half hours) and a later anaphase in Fig. 21. After the age of two hours the first polar body was not found.

The second polar spindle forms in all cases in the immediate

vicinity of the first polar body (Fig. 15, second polar spindle to the right, to the left chromosomes of the first polar body). It is small, apparently without centrosomes, and is found in stages from 25 minutes to one and a half hours. Figs. 15 (at the right) — 19 show lateral views in successive stages. Fig. 20 exhibits on oblique pole view the two plates of chromosomes of the anaphase, each with 12 elements. The second polar spindle never moves to the surface of the egg, but remains below the first polar body within the columnar layer of yolk, or even at the level where this layer meets the deeper layer. The latest anaphases of the second polar spindle are shown in Figs. 21 and 22, in each of which the first polar body (*Pol. 1*) is at the surface of the egg, the second polar body (*Pol. 2*) within the columnar layer of yolk, the egg nucleus (*Egg. N*) on a line which marks the boundary of the two yolk layers, the small mass of cytoplasm around each of the nuclei is marked by a surrounding line. The last stage seen of the second polar body, with the possible exception of some questionable mitoses to be mentioned later, is shown in Fig. 27c, Pl. 5, from an egg of the age of 2 hours and 49 minutes; it is a distinct nucleus with chromatin reticulum placed near the surface of the egg, and similar in volume to the egg nucleus (Fig. 27a) of the same egg.

Thus the first polar body does not seem to be cut off from the egg, while the second polar body forms considerably below the surface.

During this time the sperm nucleus moves nearer the centre of the egg; Fig. 23, Pl. 4, reproduces it at 5 minutes and Fig. 24 at one hour, after oviposition, which shows that in the first hour it undergoes no marked structural change. The next stage found was that of Fig. 25, at two hours, where it has swollen into the sperm pronucleus.

V. The Pronuclei and Cleavage Nuclei.

At about two and a half hours the sperm nucleus and egg nucleus lie close to each other at the centre of the egg (Figs. 26, 28—30). There is always a size difference between the two, and the larger one is certainly the sperm nucleus because it is always similar in volume to supernumerary sperm nuclei when such are present. Except for this difference they are optically alike, each with a chromatin reticulum and a few small plasmosomes. The two are placed within a common cytoplasmic mass (Fig. 29), within

which can be distinguished neither spheres nor centrosomes. Possibly cytoplasmic strands radiate out from this mass to the peripheral cytoplasm, but they must be exceedingly delicate because I have been unable to trace them between the yolk spherules and the central mass appears to be quite sharply bounded.

In eggs aged from 3 to 3½ hours prophases of these pronuclei are found, and the changes in the two pronuclei occur simultaneously. Fig. 32 illustrates an early prophase where one pronucleus partially covers the other. Fig. 33 represents the early cleavage spindle with the paternal and maternal chromosomes in separate groups. There are central spindle fibres as well as mantle and polar fibres, but no distinct centrosomes. The upper half of this figure shows some 7 or 8 chromatin loops and the lower half 11. Evidently the chromosomes have not yet attained their complete segmentation and condensation for their contours are uneven and their grouping is still like that of a spirem, even though the nuclear membrane has entirely disappeared and the spindle is well formed. Similar unusual retardation in the condensation of the chromosomes is also to be found in the mitoses of the cleavage cells, as shown in two spindles of the 4cell stage, Figs. 35, 36. Fig. 34 shows the two chromosome groups in another egg of the same stage from the same cocoon. The perfected equatorial plate stage of this first cleavage I was not successful in finding, though a large number of eggs were sectioned for this end. But that the definitive number of chromosomes in the first cleavage is 24, i. e., that the sperm nucleus probably introduces 12 chromosomes the number certainly possessed by the egg nucleus, is shown by Fig. 38 where 24 chromosomes are to be counted in a daughter plate of an anaphase of the 4cell stage. Fig. 37, an equatorial plate of the 4cell stage, exhibits the chromosomes in their shortened form.

Distinct cell boundaries between the cleavage cells do not become apparent until the late cleavage, and it has been mentioned earlier that before cleavage the superficial cytoplasm is not cut up into cell areas.

A main reason why this particular study was undertaken was the hope of finding in the cleavage some morphological signs of somatic differentiation such as have been discovered for *Ascaris* by BOVERI and others, for *Dytiscus* by GIARDINA, and for Copepods by HÄCKER; that is, the hope of tracing the point of divergence of body and germ cells. But the only evidence bearing on this matter

was very slight, and as follows. The cleavage anaphases usually exhibit every two nuclei of identical appearance (Fig. 39, a second cleavage spindle). In each of two eggs of five and a quarter hours, representing the commencement of the 4cell stage, each egg with two nuclear anaphases, one nucleus of one of the anaphases has apposed to its outer surface a mass staining like chromatin. The whole of one of these anaphases is drawn in Fig. 40, and the half of the other in Fig. 41. The extranuclear bodies are much smaller than the nuclei and are alike in the two cases. They may represent either one of two conditions: (1) chromosomes abnormally separated from the others; or (2) a normal process of chromatin extrusion not exactly comparable to the chromatin diminution of *Ascaris*. In no other cells of the 2cell, 4cell or 8cell stage, either in the anaphase or the rest condition, were bodies like these found, so that it is fair to conclude that the two eggs first mentioned were abnormal.

VI. Polyspermy.

This appears to be quite frequent, and when it occurs all the sperm nuclei are alike in size and appearance, each also is the centre of a cytoplasmic accumulation but never do two occur within the same cytoplasmic mass. Further, only one of the sperm nuclei comes to lie close to the egg nucleus within the centre of the egg, while the others remain more excentric or even superficial in position. Figs. 27a—27d show four nuclei from the same egg of the age of two hours and forty minutes: of these 27a and 27b are the egg and sperm nucleus at the centre of the egg; while 27c is the nucleus of the second polar body, and 27d a supernumerary sperm, both of these close to the surface of the egg. Then in the case of another egg, of the age of three and a quarter hours, Fig. 30 shows the egg and sperm nuclei at the centre, and Figs. 31a—31c three supernumerary sperm nuclei. More than three such nuclei were not seen in any egg.

As to the fate of these supernumerary sperm nuclei, I can only state that they continue to lie superficial or excentric, and that mitoses (Figs. 42, 43) occasionally found at the surface in the 2cell and 4cell stages are the divisions of either accessory sperms or of second polar bodies. In the anaphase of such a mitosis drawn in Fig. 43 just 12 chromosomes are seen in the one daughter plate and approximately that number in the other, accordingly these super-

facial nuclei contain the reduced number of chromosomes. In each of two eggs of the 4cell stage, with all four cleavage nuclei adcentral, two of these excentric mitoses were found widely separated from each other; therefore since there can be only one second polar body, one of these two excentric division figures must be that of a supernumerary sperm. Save for the difference in the number of chromosomes these mitoses resemble those of the cleavage nuclei and do not appear abnormal in any respect, so that it is quite possible that certain cells of the later blastoderm might descend from supernumerary sperm nuclei. In such a case most of the cells would have the double set of chromosomes, the one paternal and the other maternal, but some would have paternal chromosomes only; such a condition might well result in marked somatic variation, and this is a possible factor that seems to have escaped attention.

Literature.

- BALBIANI, M., 1873, Mémoires sur le développement des Aranéides, in: Bibl. École Hautes Études, Vol. 7.
- VAN BAMBEKE, C., 1898, Recherches sur l'oocyte de *Pholcus phalangoides* (FUESSL.), in: Arch. Biol., Vol. 15.
- BERTKAU, P., 1875a, Ueber den Generationsapparat der Araneiden, in: Arch. Naturg., Jg. 41, Bd. 1.
- , 1875b, Wann und wo bei den Araneiden die Vereinigung der beiderseitigen Geschlechtsprodukte, also die Befruchtung der Eier Statt finde, in: SB. Nat. Ver. preuss. Rheinlande Westfalen, Vol. 32.
- EMERTON, J. H., 1882, New England Spiders of the Family Therididae, in: Trans. Connecticut Acad. Sc., Vol. 6.
- HEROLD, M., 1824, De generatione Araneorum in ovo, Marburg.
- MENGE, A., 1871, Preussische Spinnen, IV., in: Schr. naturf. Ges. Danzig (N. F.), Vol. 2.
- MONTGOMERY, T. H., jr., 1903, Studies on the habits of Spiders, particularly those of the mating period, in: Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia.
- , 1906, The oviposition, cocooning and hatching of an Aranead, *Theridium tepidariorum* C. KOCH, in: Biol. Bull., Vol. 12.
- , 1907, Probable dimorphism of the eggs of an Aranead, *ibid.*
- OBST, P., 1899, Untersuchungen über das Verhalten der Nucleolen bei der Eibildung einiger Mollusken und Arachnoiden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 66.
- SCHIMKEWITSCH, W., 1887, Étude sur le développement des Araignées, in: Arch. Biol., Vol. 6.
-

Explanation of Plates.

All the drawings were made with the camera lucida, and unless otherwise specified were drawn from sections.

♂ sperm nucleus	<i>Pol. 2</i> second polar body
♀ egg nucleus	<i>Rec</i> receptaculum seminis
<i>Ap</i> exterior opening to receptaculum seminis	<i>S. Cyt</i> superficial layer of cytoplasm
<i>C. Mb</i> cell membrane	<i>Sp</i> sperm nucleus
<i>Cyt</i> cytoplasm	<i>Spi. 1</i> first polar spindle
<i>Egg. N</i> egg nucleus	<i>T. 1</i> external tube of receptaculum seminis
<i>Mem</i> outer egg membrane	<i>T. 2</i> internal tube of receptaculum seminis
<i>Pl</i> plasmosome	
<i>Pol. 1</i> first polar body	

Plate 4.

Fig. 1. Nucleus of late follicular egg. 200 : 1.

Figs. 2a, 2b. Consecutive sections of the chromosome complex of Fig. 1. 2400 : 1.

Fig. 2c. Deep staining rod from the same nucleus. 2400 : 1.

Fig. 3. Outline of an egg illustrating the two yolk layers. 100 : 1. ca. 1 hour.

Fig. 4. Optical section of the surface of an egg to show the columnar yolk layer, ca. 1 hour; the first pole body there represented really lies on the surface at much higher focus and is given merely to show its proportionate size. 500 : 1.

Fig. 5. Portion of the surface of an egg at oviposition. 1800 : 1.

Fig. 6. An egg at oviposition to show positions of the sperm nucleus and the first polar spindle. 100 : 1.

Fig. 7. First polar spindle at oviposition. 2400 : 1.

Fig. 8. Sperm nucleus and surrounding cytoplasm at oviposition. 2400 : 1.

Fig. 9. Superficial portion of first polar spindle at 5 minutes. 2400 : 1.

Fig. 10. Surface view of chromosomes of the first polar body, 1 hour. 1800 : 1.

Figs. 11—13. Surface views of first polar bodies, at ages of 1, 1 $\frac{1}{4}$ and 1 $\frac{1}{2}$ hours respectively. 1800 : 1.

Fig. 14. First polar body, 1 $\frac{3}{4}$ hours. 2400 : 1.

Fig. 15. Surface view showing second polar spindle to the right and chromosomes of the first polar body to the left, 40 minutes. 1800 : 1.

Figs. 16—18. Surface views of second polar spindles at 40 minutes, 1 hour, and $1\frac{1}{4}$ hours respectively. 1800 : 1.

Fig. 19. Surface view of second polar spindle, 1 hour. 1800 : 1.

Fig. 20. Surface view, obliquely from the pole, of the two chromosome plates of a second polar spindle, 1 hour. 1800 : 1.

Figs. 21, 22. Optical sections of two eggs, from surface views, of ca. $1\frac{1}{2}$ hours, showing first and second polar bodies and egg nuclei. 1030 : 1.

Fig. 23—25. Sperm nuclei aged 15 minutes, 1 hour, two hours. 2400 : 1.

Plate 5.

Fig. 26. Pronuclei in surrounding cytoplasm, $2\frac{1}{2}$ hours. 2400 : 1.

Figs. 27a—d. Nuclei from the same egg of 2 hours, 40 minutes, a being the egg nucleus, b the central sperm nucleus, c the nucleus of the second polar body, and d a supernumerary sperm nucleus. 2400 : 1.

Fig. 28. Pronuclei, 2 hours, 40 minutes. 2400 : 1.

Fig. 29. Pronuclei within enveloping cytoplasm, 2 hours, 40 minutes. 2400 : 1.

Fig. 30. Pronuclei, $3\frac{1}{4}$ hours. 2400 : 1.

Figs. 31a—c. Supernumerary sperm nuclei from the same egg as Fig. 30. 2400 : 1.

Fig. 32. Prophase of pronuclei, 3 hours. 2400 : 1.

Fig. 33. First cleavage spindle, $3\frac{1}{2}$ hours. 2400 : 1.

Fig. 34. Portion of another first cleavage spindle of the same age. 2400 : 1.

Figs. 35, 36. Cleavage spindles of an egg of the 4cell stage, $6\frac{1}{4}$ hours. 2400 : 1.

Fig. 37. Later cleavage spindle of the 4cell stage, $6\frac{1}{4}$ hours. 2400 : 1.

Fig. 38. Pole view of one chromosome plate of an anaphase of the 4cell stage, $6\frac{1}{4}$ hours. 2400 : 1.

Fig. 39. Second cleavage spindle, $5\frac{1}{4}$ hours, with the surrounding cytoplasm. 2400 : 1.

Fig. 40. Later second cleavage spindle, $5\frac{1}{4}$ hours, the outline only of the cytoplasmic envelope drawn. 2400 : 1.

Fig. 41. One daughter nucleus with the extranuclear body of an anaphase of the same age and stage as Fig. 40. 2400 : 1.

Figs. 42, 43. Superficial mitoses of supernumerary sperms or second polar bodies, 4 and 5 hours respectively. 2400 : 1.

Fig. 44. Adult epigynum, receptacula seminis and their tubes seen from ventral view on a preparation cleared in balsam. 290 : 1.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen.

Von

Gustav Henninger.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel 6–9 und 2 Abbildungen u. 1 Kurve im Text.

Inhaltsübersicht.

Einleitung	251
Morphologische Untersuchungen	254
A. Lage und Bau der Labyrinthorgane	254
B. Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen	264
C. Histologie der Labyrinthorgane	275
Physiologische Untersuchungen	278
A. Verhalten der Labyrinthopneumata unter normalen Verhältnissen	281
B. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinthatmung	284
C. Verhalten bei ausgeschalteter Kiemenatmung	287
D. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinth- und Kiemenatmung	292
E. Verhalten bei verschiedenen Temperaturen	294

Einleitung.

Die Labyrinthici sind durch den Besitz merkwürdiger in der Kiemenhöhle untergebrachter Atmungsorgane ausgezeichnet, welche diese Fische befähigen, längere oder kürzere Zeit außerhalb des Wassers leben zu können. Da diese Organe bei verschiedenen Vertretern dieser eigenartigen Fische einen verhältnismäßig komplizierten Bau aufweisen, bezeichnete CUVIER (1831) dieselben als „Labyrinth“ und nannte diejenigen Fische, welche mit solchen Labyrinthorganen ausgestattet sind, „des poissons à pharyngiens laby-

rinthiformes“. Sie sind alle mehr oder weniger ausgesprochene Schlammfische. Ihre Heimat ist der südöstliche Teil Asiens, die benachbarten Inselgruppen mit einbegriffen. Auch von Afrika sind einige Vertreter bekannt.

Es war erst zu Anfang des 19. Jahrhunderts, daß wir von den Labyrinthfischen nähere Kenntnis erhielten, und da war es hauptsächlich CUVIER, welcher dem Labyrinthapparate selbst seine Aufmerksamkeit zuwandte. Schon die Lage der Labyrinth in den erweiterten Kiemenhöhlen sowie ihre Befestigung an Kiemenbögen ließ auf die respiratorische Funktion oder Hilfsfunktion der fraglichen Organe schließen, und nur ihre Deutung als Organe im Dienste der Respiration erklärte auch die Möglichkeit eines Aufenthaltes auf dem Lande. CUVIER legte bereits bei Bezeichnung dieser Organe als „Labyrinth“ diejenigen des *Anabas* als die bestentwickelten, blätterreichsten aller Labyrinthorgane zugrunde, und so auch bei Beurteilung der Funktion des Labyrinthapparates. Dieser, mit seinen zahlreichen gewundenen Lamellen, schien ihm wohl geeignet, eine gewisse Menge Wassers speichern zu können. Bei einem Aufenthalt des Fisches außerhalb des Wassers genüge dann der im Labyrinth mitgeführte Wasservorrat, um die Kiemen feucht und funktionsfähig zu erhalten. — Auf der Oberfläche der Labyrinthlamellen erkannte CUVIER einige Blutgefäße, die ihm von der Arteria branchialis des ersten Kiemenbogens zu kommen schienen, er schenkte ihnen jedoch weiter keine Beachtung. — Gelegentlich der Untersuchung einiger Gangesfische entdeckte J. TAYLOR (1831), daß das „supernumerary organ“ von *Trichopodus colisa* (*Trichogaster fasciatus*) ein Netz reichverzweigter Gefäße auf einer den Labyrinthlamellen sich anschmiegenden dünnen Membran besitze und daß dieses Gefäßnetz einerseits der Arteria branchialis I und andererseits der Aorta angehöre. Dieselben Gefäßverhältnisse beschrieb TAYLOR für das Labyrinth eines *Ophiocephalus gachua*. Demnach faßte er die Labyrinthorgane als solche Organe auf, die in noch höherem Maße als die Kiemen sauerstoffarmes Blut zu oxydieren vermögen — und darin liege der Grund, warum Fische mit „supernumerary organs“ sich zu Wasser und zu Lande als so lebensstarke Tiere erwiesen. — Zu andern Ergebnissen gelangte der Wiener Anatom HYRTL (1853) auf Grund einer an *Ophiocephalus* ausgeführten Injektion. Die Richtigkeit der Befunde TAYLOR'S ist somit sehr in Frage gestellt. Andererseits weiß jeder, der sich mehr oder weniger schon mit Injektionen abgegeben hat, von welchen Zufälligkeiten der Erfolg ab-

hängen kann, zudem, wenn man, wie dies bei HYRTL der Fall war, nur über konserviertes Material verfügt. — FRANCIS DAY (1868) war der erste, der die Labyrinthapparate als Luftatmungsorgane auffaßte. Diese Entdeckung machte es nur um so wünschenswerter, den Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen genau festgestellt zu wissen, denn nur dann kann ein Organ als Atmungsorgan angesprochen werden (sei dasselbe nun für Luft- oder Wasseratmung eingerichtet), wenn dessen Blutversorgung genau bekannt ist. — Im Jahre 1886 hatte ZOGRAFF einiges von den auf dem Labyrinth befindlichen Wundernetzen gesehen; ferner beschrieb er (allerdings nur sehr mangelhaft) die Labyrinthtasche, d. h. diejenige Membran, welche die das Labyrinth beherbergende Höhle auskleidet.¹⁾ Das Verdienst, auf die hohe respiratorische Bedeutung der Labyrinthtasche erstmals hingewiesen zu haben, gebührt GRIGORIAN (1900). Damit war eine neue Erkenntnis erschlossen, aber statt der einen Aufgabe von früher waren jetzt deren zwei zu lösen, indem einmal der Gefäßverlauf im Labyrinth selbst und dann derjenige in der Labyrinthtasche festzustellen war. GRIGORIAN hatte nur einige zuführende Gefäße auf der Labyrinthtaschenwand gesehen, sie waren es auch, die ihn auf die respiratorische Funktion der Labyrinthtasche aufmerksam machten; jedoch auf die Frage: „woher und wohin“ blieb er die Antwort schuldig. — Neuerdings erschien wieder eine Arbeit über Labyrinthfische von PAUL ERNST MEYER (1904). Verfasser dieser Abhandlung sah von den groben Gefäßverhältnissen etwas mehr als ZOGRAFF und GRIGORIAN, doch sind seine Untersuchungen und seine Befunde weit davon entfernt, einigermaßen Anspruch auf Gründlichkeit und Richtigkeit erheben zu können.

Auf Anraten von Herrn Prof. BLOCHMANN entschloß ich mich somit gern, die Labyrinthorgane bei Labyrinthfischen einer erneuten Untersuchung zu unterziehen, deren Ergebnisse in dieser Arbeit niedergelegt sind.

Es sei mir auch an dieser Stelle gestattet, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. FR. BLOCHMANN für die Unterstützung, die er mir bei meinen Untersuchungen angedeihen ließ, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Ebenso ist es mir eine angenehme Pflicht, Herrn Prof. Dr. HESSE und Herrn Dr. H. N.

1) Als eigentlicher Entdecker der Labyrinthtasche muß HYRTL genannt werden, indem er schon im Jahre 1863 vermutete, das Epithel der Labyrinthtasche sei flimmernd.

MAIER für zahlreiche Ratschläge, sowie meinem lieben Freunde Herrn cand. med. MAX KIENNINGERS für die Ausführung verschiedener Zeichnungen bestens zu danken. —

Die Labyrinthici bilden keine natürliche Familie (HYRTL 1853, CANESTRINI 1858 und 1860). Insbesondere ist die Stellung der Ophiocephaliden im System eine unsichere, und die meisten Forscher wollen diese Gattung aus der Familie der Labyrinthfische entfernt wissen. — Von den 8 Gattungen ¹⁾ der Labyrinthici [*Anabas*, *Spirobranchus*, *Ctenopoma*, *Polyacanthus* (*Macropodus*), *Osphromenus*, *Trichogaster*, *Betta* und *Micracanthus*] habe ich folgende Vertreter näher untersucht:

Anabas scandens und *Anabas scandens* var. *macrocephalus*,
Macropodus viridi-auratus und
Trichogaster fasciatus.

Morphologische Untersuchungen.

A. Lage und Bau der Labyrinthorgane.

1. *Anabas scandens* und *Anabas scandens* var. *macrocephalus*.

Der am häufigsten und am besten beschriebene aller Labyrinthici ist *Anabas scandens*. Er ist auch derjenige Labyrinthfisch, der die Charaktere seiner Familie in markantester Weise zur Schau trägt. Äußerlich betrachtet macht *Anabas* einen sehr wehrhaften Eindruck. Der ganze Körper (samt dem Kopfe) trägt eine derbe Beschuppung; die harten Strahlen der Rücken-, After- und Bauchflossen sind äußerst kräftig entwickelt. Der Kieferapparat sowie Operculum, Sub- und Interoperculum sind mit zahlreichen, meist sehr starken Zähnen oder Stacheln besetzt, welche teilweise direkte Fortsätze der einzelnen Knochen darstellen. Es ist die Bewaffnung genannter Opercularstücke mit zahnartigen Gebilden insofern erwähnenswert, als sie den Anabatinen zur Fortbewegung auf dem Lande wichtige Dienste leistet. In ganz charakteristischer Weise ist der Mund ausgebildet. Er nimmt eine nahezu dorsale Lage ein

1) Die Angabe ZOGRAFF's, *Toxotes* sei ein Labyrinthfisch (1888, p. 502), konnte ich nirgends bestätigt finden

und ist, wie dies schon CUVIER bekannt war, schnauzenartig vorstülpbar. Das Intermaxillare ist nämlich durch das gleichsam als bewegliches Gelenkstück ausgebildete Maxillare sowie durch eine breite Hautfalte nur lose mit dem vordern Schädelrande verbunden, sodaß sich das Intermaxillare von diesem entfernen oder teilweise unter denselben zurückziehen kann. In der dorsalen Stellung des Mundes bei den Labyrinthfischen haben wir wahrscheinlich eine Anpassung an das Luftatmen zu erblicken, eine Ansicht, auf die ich nach Besprechung der physiologischen Untersuchungen wieder zurückkommen werde.

Eine Orientierung über Lage und Bau der Labyrinthorgane ermöglicht nur die Präparation. Bei Eröffnung der Mundhöhle der linken Seite ist ohne weiteres wahrzunehmen, daß sich hinter der Mundhöhle über den Kiemen ein mächtiger Raum befindet, der einerseits mit der Mundhöhle, andererseits mit der Außenwelt in Verbindung steht (Fig. 1). Dieser suprabranchiale Raum ist die Labyrinthhöhle, also derjenige Hohlraum, der zur Aufnahme des Labyrinths bestimmt ist. In seinen ventralwärts gelegenen Partien läßt sich dieses jetzt schon überschauen. Die Labyrinthhöhle ist von einer sackartig ausgebildeten Membran fast allseitig umschlossen. Diese Membran wurde von ZOGRAFF (1886, p. 681) als „Labyrinthtasche“ bezeichnet (Fig. 3). Mit dem in Fig. 3 freiliegenden Rande *r* ist sie an der Innenseite des Kiemendeckels festgewachsen (vgl. auch Fig. 1 *r*). Dort befindet sich (zwischen Kiemendeckel und erster Kieme) diejenige Öffnung, durch welche die Labyrinthhöhle direkt mit der Außenwelt in Verbindung steht. Was das Labyrinth selbst betrifft, so scheint dasselbe auf den ersten Anblick ein höchst kompliziert gebautes Organ zu sein (Fig. 2 und 18). Es beginnt mit einem vom 1. Kiemenbogen abspringenden Stamm (*lst*). Dieser Hauptstamm gibt wiederum verschiedenen mannigfach gewundenen lamellenartigen Seitenplatten den Ursprung, deren eigenartiger Anordnung dieses branchiale Labyrinth seinen Namen verdankt. Die Grundlage des Labyrinths ist knöchern. Eine zarte gefäßreiche Haut zieht sich über die einzelnen Blätter und Lamellen hinweg. Häufig bezeichnen Pigmentzellen, die auf der Tasche zerstreut liegen, den Verlauf der Blutgefäße. — Schon ZOGRAFF (1888, p. 504) wies darauf hin, daß sich die scheinbar so komplizierten Labyrinth der Anabatinen als verhältnismäßig einfache Organe herausstellen, sobald sie von der Seite betrachtet werden (Fig. 4). Der ganze Lamellenkomplex ist hierbei auf einige wenige Grundplatten zurück-

zuführen, die im großen und ganzen in parallelen Ebenen nebeneinander gelagert sind und durch den Hauptstamm des Labyrinth zusammengehalten werden.

Wie ich bereits in der Einleitung erwähnte, errichtete CUVIER die Familie „des poissons à pharyngiens labyrinthiformes“ in der Meinung, das 1. Paar oberer Schlundknochen (*Ossa pharyngea superiora*) der gewöhnlichen Fische entspreche der Labyrinthbildung bei den Labyrinthfischen, mit andern Worten, die obern Schlundknochen seien bei den Labyrinthici beiderseits zu einem Komplex knöcherner Lamellen, dem Labyrinth, ausgewachsen. An der afrikanischen Gattung *Ctenopoma*, die WILHELM PETERS (1846, p. 480) erstmals beschrieb, fand besagter Forscher merkwürdige obere Schlundknochen, die aber nicht das Labyrinth aus sich entwickelt zeigen. Daraufhin unterzog PETERS alle Gattungen der Labyrinthici (mit Ausnahme von *Macropodus*) einer Nachuntersuchung und gelangte zu dem Ergebnis, daß alle Labyrinthfische die normale Anzahl oberer Schlundknochen besitzen (die allerdings klein sind) und daß die Labyrinth selbst aus einer eigentümlichen Entwicklung der dritten Glieder (*Epibranchialia*) des 1. Kiemenbogenpaares hervorgehen. Wie bei den 3 hintern Kiemenbogen das Epibranchiale mit einem kurzen Stamm beginnt, um sich dann in zwei Fortsätze, in einen äußern, die letzten Kiemenblättchen tragenden *Processus muscularis* und in einen innern, durch ein Gelenk mit dem entsprechenden *Os pharyngeum superius* sich verbindenden *Processus articularis* zu teilen, kommt es auch beim Epibranchiale des 1. Kiemenbogens zur Ausbildung der beiden Fortsätze. Während aber der *Processus muscularis* I weiter keine Besonderheiten aufweist, entspringt vom *Processus articularis* als Hauptstamm eine Anzahl Knochenlamellen, welche in ihrer Gesamtheit den knöchernen Teil des Kiemenlabyrinth darstellen. Dorsalwärts, schief nach innen gerichtet, tritt der *Processus articularis* mit seinem obern Schlundknochen, welcher stiletförmige Ausbildung zeigt, in Verbindung (Fig. 4 *st*).

Wenn GRIGORIAN in seiner Untersuchung über die Luftatmungsorgane der Labyrinthfische glaubt, WILHELM PETERS (dessen Angaben übrigens von HYRTL und ZOGRAFF bestätigt wurden) einige Irrtümer nachgewiesen zu haben, täuscht er sich. GRIGORIAN hat offenbar PETERS' Arbeit in verschiedenen Punkten nicht verstanden. Er glaubt, anderer Meinung als PETERS zu sein, dabei stimmen seine Resultate mit denen PETERS' überein. Eine Platte, die sich zwischen den beiden *Processus* ausspannen soll, hat PETERS nur für die Ophio-

cephaliden beschrieben. Mit den Worten, der innere Rand des Processus muscularis diene dem Labyrinth zur Befestigung, ist noch nicht gesagt, daß eine Platte die beiden Processus miteinander verbindet. Zudem findet sich bei den Anabatinen eine solche Platte stets kräftig entwickelt, und auch die von mir untersuchten *Trichogaster* und Macropoden entbehrten ihrer nicht.

Das Wachstum des *Anabas*-Labyrinths kann ich leider nicht vollständig beschreiben, da ich keine frühen Entwicklungsstadien desselben untersuchen konnte. Doch soviel läßt sich mit Sicherheit feststellen, daß in dem Maße, wie die Tiere wachsen, auch das Labyrinth zusammengesetzter und komplizierter wird. Nach A. GÜNTHER (1886, p. 367) stellt sich das Labyrinth eines $3\frac{1}{2}$ — $6\frac{1}{2}$ cm großen *Anabas* aus 2 Blättern gebildet dar, ein 3. Blatt sei in der zentralen Basis des äußern der beiden Blätter angedeutet. Bei $7\frac{1}{2}$ —10 cm langen Exemplaren finde sich dieses 3. Blatt gut entwickelt. 10— $12\frac{1}{2}$ cm lange Individuen weisen 4 Blätter auf (das 4. Blatt habe sich aus der zentralen Basis des 3. nunmehr außen gelegenen Blattes gebildet), und an $15\frac{1}{2}$ —18 cm langen Tieren können 6 Blätter gezählt werden. Dabei seien die Blätter konzentrisch übereinandergelagert, daß das am tiefsten gelegene Blatt das größte sei.¹⁾ Diese Beschreibung ist mangelhaft und zum Teil unzutreffend. Meine einfachsten Labyrinthpräparate sind alle schon so weit entwickelt, daß 3 Platten vollständig ausgebildet sind. In den Figg. 4 und 18 sind diese 3 Platten mit *II*, *III* und *IV* bezeichnet. Auch die kompliziertesten Labyrinth der größten Anabatinen lassen sich ihrer Entwicklung nach auf diese 3 Grundplatten zurückführen, indem die neuentstehenden Lamellen nur einfache bis mehrfache Umkrepelungen zweier dieser Grundplatten darstellen, nämlich von *III* und von *IV*. Die Figg. 4 u. 18 lassen deutlich erkennen, wie die größte Platte *III* nach hinten in eine Lamelle *1* auswächst und daß die Platte *IV* zur Neuanlage bzw. zum Auswuchs einer Lamelle *5* nach vorn sich anschickt. Die Grundplatte *II* ist diejenige Knochenplatte, die zwischen den beiden Processus ausgespannt ist, und sie dient in erster Linie zur Stütze und Festigung der Lamellen. In ihrem Verlauf wendet sie sich bogenförmig nach hinten, sodaß sie zwischen *1* und *III* zu liegen kommt. — An einzelnen Präparaten erweckt es den Anschein, als ob die Grundplatte *II* in die Platte *IV*, an andern Präparaten in die Lamelle *1* übergehen

1) Derselben Ansicht scheint auch MEYER (1904, p. 24) zu sein.

würde. Die vergleichende Betrachtung einer ganzen Anzahl von Labyrinth in verschiedenen Entwicklungsstadien zeigt jedoch, daß Platte *II* gegen die genannten Blätter meist scharf abgesetzt ist. Allerdings wird sich Platte *III* und dann auch Platte *IV* aus Platte *II* entwickelt haben, aber ein direktes Ineinanderübergehen ohne Grenze, wie dies für *1* und *III*, sowie für *IV* und *5* festgestellt wurde, findet beim fertigen Labyrinth nicht statt. — Die abgebildeten Präparate entstammen 2 ca. $6\frac{1}{2}$ cm langen Exemplaren von *Anabas scandens* var. *macrocephalus*. Bei einem $9\frac{1}{2}$ cm langen *Anabas scandens* fanden sich auch 5 Blätter; Lamelle *1* und *5* zeigten eine bessere Entwicklung als bei den $6\frac{1}{2}$ cm langen Individuen, auch waren die einzelnen Blätter etwas stärker wellig gefaltet bis gekräuselt, ferner wurde an Platte *III* und an Lamelle *5* die Neubildung je eines weitem Blättchens in seinem Anfang festgestellt. Das größte und bestentwickelte Labyrinth, das ich untersuchte, gehörte einem 14 cm langen *Anabas scandens* an und erwies sich aus 8 fertigen Blättern und einer Lamellenanlage zusammengesetzt. Platte *II* war auch hier einfach geblieben; Lamelle *1* und Platte *III* hatten sich zur Neubildung je einer weitem Lamelle umgeschlagen, sodaß die Grundplatte *III* sich im ganzen aus 4 zusammenhängenden Blättern aufbaute. Durch mehrfache Umbiegungen und Einbuchtungen waren aus Grundplatte *IV* wiederum 2 neue Lamellen nach außen entstanden, sodaß sich dieses nun aus 3 unter sich zusammenhängenden Blättern zusammensetzte, wobei die weitest außen gelegene 8. Lamelle bereits die Anlage eines weitem 9. Blättchens aufwies. — Aus all dem geht hervor, daß die Neubildung der Blätter nicht, wie GÜNTHER angibt, durchweg im basalen Zentrum der äußersten Lamelle vor sich geht und daß auf die größte Platte *III* meist noch 1 oder 2 Lamellen nach innen folgen. Diese letztern können allerdings als Abkömmlinge von *III* zu dieser Grundplatte gezählt werden, dann aber besteht, streng genommen, auch das verwickelteste *Anabas*-Labyrinth aus nur 3 Platten.

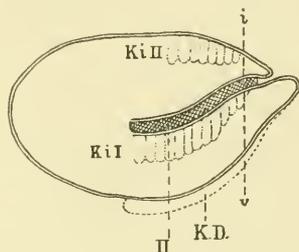
Die Untersuchung der Labyrinthtasche ist nicht so ganz einfach. Zunächst sei darauf hingewiesen, daß die gefäßreiche Haut, welche das knöcherne Labyrinth überzieht, sich von der Grundplatte *II* aus direkt in die Labyrinthtasche fortsetzt.¹⁾ Der Einfachheit halber

1) Deshalb sah GRIGORIAN (1900, p. 164) an der Stelle, wo er eine Platte suchte, nur eine Membran. Jedenfalls hat er keine Macerationspräparate gefertigt, sonst hätte ihm die kräftig entwickelte Stützplatte *II*

sei das Labyrinth als nur aus Grundplatte *II* bestehend gedacht (Textfig. A). Die nach vorn gelegene Membran *v* der Grundplatte *II* verlängert sich über diese hinaus, wendet sich in einer Bogenfläche nach oben und nach vorn, verwächst eine Strecke weit mit dem Kiemendeckel (*K. D.*), schlägt sich dann nach innen und hinten wieder um und verwächst mit der 2. Kieme (*K₂. II*). Von da verlängert sich die Tasche über ihre Insertionsstelle mit dem 2. Kiemenbogen hinaus und begibt sich auf die innere Fläche *i* der Grundplatte *II*.

Fig. A.

Schematischer Frontalschnitt durch das Labyrinth und die Labyrinthtasche von *Anabas*.



Demnach ist die Labyrinthtasche hinten zweiteilig (vgl. auch Fig. 23). Um nun die Gesamtausbildung der Tasche an der Hand von Abbildungen noch einmal klar vor Augen zu führen, sei auf die Fig. 6 hingewiesen, wo die Insertionsstelle der Tasche am obern Drittel der 2. Kieme dargestellt ist. Dort wendet sich die Labyrinthtasche über den Schlund hinweg zur Basis des Schädels nach hinten und oben; nach hinten, um die innere Fläche der Grundplatte *II* zu erreichen, nach oben, um sich den Erhabenheiten und Vertiefungen der in den Figg. 5 u. 7 dargestellten Knochenkapseln¹⁾ anzuschmiegen. Schließlich tritt sie, nach außen sich wendend, auf die Innenseiten der Opercularknochen und des Hyomandibularbogens über, um sich längs des ventralen und hintern Randes des Operculums sowie am hintern Ende des 1. Kiemenbogens zu befestigen. — Die Verwachsungsstelle mit dem Operculum erstreckt sich nur über die

nicht entgehen können. Übrigens beschreibt auch MEYER (1904, p. 31) das Vorhandensein dieser Platte bei den Labyrinthfischen.

1) Der Opercularapparat (Fig. 7) ist absichtlich in etwas unnatürlicher Lage gezeichnet, damit ein von einem Hyomandibularfortsatz als Gelenkkopf und von einer Vertiefung des Operculums als Gelenkpfanne gebildetes Operculargelenk besser zur Geltung kommt. Dasselbe findet sich bei allen Labyrinthfischen wohl entwickelt, kommt aber auch Fischen ohne Labyrinth in gleicher Ausbildung zu, z. B. *Perca*.

vordern 2 Dritteile desselben (in bezug auf die Kiemen ein wenig über das hintere Ende dieser hinaus).

Darum sehen wir beim Aufheben des Kiemendeckels eines unverletzten *Anabas* einen ziemlich tiefen, blindendigen „Sinus“ (CUVIER), der nach außen und oben von dem hintern Drittel des Operculum, nach vorn von der Labyrinthaschenwand, und nach hinten von einer kleinen zwischen dem Kiemendeckel und den Supracleithralstücken sich ausspannenden Membran begrenzt wird (Fig. 1). Bei *Trichogaster* ist die letztgenannte Membran etwas ansehnlicher und dadurch der Sinus zu einem verhältnismäßig langen blindendigen Gang geworden, dem jedoch keine Bedeutung zukommt.

Um einen dichten Abschluß der Labyrinthhöhle nach außen herbeizuführen, sind verschiedene noch erwähnenswerte Einrichtungen getroffen. Zunächst ist der Eingang zur Labyrinthhöhle verschließbar: das Mundhöhlendach zeigt jederseits einen halbmondförmigen Ausschnitt mit wulstig verdicktem Rande, in den ein Auswuchs (*kn*) des 1. Kiemenbogens hineinpaßt (Fig. 2, 8, 18). Bei geöffnetem Munde ist der Zugang zur Labyrinthhöhle frei. PETERS (1846, p. 481) beschrieb an der von ihm in Afrika aufgefundenen Gattung *Ctenopoma* ein „tellerförmiges Nebenorgan“; dasselbe entspricht jedenfalls dem Auswuchs der von mir untersuchten Labyrinthfische. — Direkt hinter dem Hauptstamm des Labyrinths, zwischen Operculum und 1. Kiemenbogen, liegt die Austrittsöffnung aus dem Labyrinth. Genau über derselben weist die an der Innenseite des Operculum festgewachsene Labyrinthtasche eine knopf- bis streifenförmige Gewebsverdickung auf, welcher eine Grube hinter dem Labyrinthstamm entspricht und diese verschließt, solange die Kiemendeckel fest an den Körper angepreßt werden. Dasselbe gilt für eine zweite kleinere Grube unmittelbar vor dem Labyrinthstamm (sie liegt zwischen diesem und dem „tellerförmigen Nebenorgan“), zu deren Verschluß die Labyrinthtasche eine mehr nach vorn gelegene Gewebsverdickung aufweist. Den Raum zwischen den beiden Verdickungen der Labyrinthtasche füllt nun bei geschlossenen Kiemendeckeln der Labyrinthstamm aus, dessen Oberfläche ein viel mächtiger entwickeltes Gewebe überkleidet, als dies bei den Labyrinthplatten der Fall ist. Da sich die Labyrinthtasche auch am hintern Drittel des 2. Kiemenbogens inseriert, um sich von da nach innen der Basis des Schädels zuzuwenden, findet sich zwischen den ersten und zweiten hintern Kiemenbogendritteln eine Spalte, die direkt in die Labyrinthhöhle führt,

aber durch die Membran, welche die Grundplatte *II* überkleidet, verdeckt wird. Um auch hier einen dichten Verschluss herbeizuführen, zeigen beide Bogen Verbreiterungen bzw. Auswüchse (an Kieme *1* ist es hauptsächlich der schon bekannte Auswuchs, der sich nach hinten verlängert und dem somit doppelte Funktion zukommt), die sich gegenseitig ergänzen und die vorhandene Spalte teils überdecken, teils ausfüllen. — Die Labyrinthtasche weist eine gewisse Kontraktilität auf. Insbesondere kommen der hintern Taschenhälfte verschiedene zum Teil kräftig entwickelte Muskelgruppen zu. Von dem hintern Anwachshügel der Kiemen oder von Knochen des Schädels ihren Ursprung nehmend, spinnen sie den hintern Taschenteil in ein nicht unansehnliches Muskelnetz ein, dem aber keine zu große Bedeutung zukommen dürfte.

Auf die knöcherne Grundlage der Labyrinthhöhle muß ich nochmals zurückkommen. Im Vorhergehenden wurde schon angedeutet, daß die Ausbildung des mächtigen branchialen Labyrinths auf die Gestalt des Schädels verändernd einwirkte. Zur Aufnahme dieses lamellenreichen Labyrinths zeigt der Schädel beiderseits zwei mächtige Höhlen oder Knochenkapseln entwickelt (Fig. 7), die nur durch dünne vertikale Knochenlamellen voneinander getrennt sind. Die obere Scheidewand gehört dem Occipitale superius, die basal gelegene dem Parasphenoid an. Das übrige ergibt sich aus den Abbildungen und der Erklärung derselben.

2. *Trichogaster fasciatus*.

Im Vergleich zu *Anabas* ist *Trichogaster* (ebenso auch *Macropodus*) höher gebaut, d. h. seitlich stärker komprimiert als erstgenannter Fisch. Demgemäß fällt auch die ausgesprochen dorsale Stellung des Mundes, welchem eine bedeutende Protraktilität zukommt (Fig. 10, 12), noch mehr auf als bei *Anabas*. — Der bereits bekannte „Sinus“ ist ohne weiteres nicht aufzufinden. Bei genauerm Nachsehen ist jedoch festzustellen, daß die hintere zwischen Kiemendeckel und den Supracleithralstücken sich ausspannende Membran sich längs des ganzen hintern Kiemendeckelrandes herabzieht. Vor dieser Membran, zwischen ihr und der Labyrinthtasche, ist eine ovale Öffnung zu bemerken, welche in einen ziemlich engen, über der Höhe des Operculums blindendigen Kanal führt, und dieser Kanal entspricht dem bei *Anabas* erwähnten Sinus, dem aber weiter keine Bedeutung zukommt. — Ein Vergleich der Labyrinthtasche

des *Trichogaster* (Fig. 9) mit der des *Anabas* (Fig. 3) läßt in der Ausbildung beider Taschen eine nicht besonders auffallende, aber umso bedeutungsvollere Verschiedenheit erkennen. Bei *Anabas* ist das Labyrinth mitsamt der Labyrinthhöhle dorsalwärts besonders mächtig entwickelt. Trotzdem durch die seitliche Kompression des *Trichogaster*-Körpers einiger Raum für eine Hauptentwicklung der Labyrinthhöhle nach oben gewonnen ist, scheint bei *Trichogaster* die Tasche von der Schädelbasis her abgeplattet zu sein und das Bestreben einer größtmöglichen Ausdehnung der Tasche nach hinten sich bemerkbar zu machen. [Bei *Macropodus* ist die Hauptentwicklung der Tasche nach hinten noch deutlicher bemerkbar (Fig. 13); und bei *Polyacanthus* (HYRTL, 1863) und bei *Betta* (SCHACHMAGANOW, 1900) ist dieser Prozeß noch weiter fortgeschritten.] Während sich nun bei *Anabas* infolge der mächtigen Entwicklung der Labyrinthhöhle in dorsaler Richtung eine Umgestaltung der ganzen Schädelform vollzog, weist der *Trichogaster*-Schädel infolge der schwachen Entwicklung der Labyrinthhöhle nach oben einen normalen Bau auf. Dasselbe gilt vom *Macropodus*-Schädel.¹⁾ — Das Labyrinth scheint zunächst aus nur 2 Platten (*III* und *IV*) zusammengesetzt zu sein (Fig. 10). Eine 3. Platte *II*, die sich zwischen dem Processus articularis und muscularis ausspannt, ist bei *Trichogaster* kräftig entwickelt. Die Profilansicht des Labyrinths (Fig. 11) zeigt wiederum, wie die Platte *III* sich nach innen umschlägt, um die Lamelle 1 entstehen zu lassen. Das *Trichogaster*-Labyrinth setzt sich somit aus 4 Blättern zusammen, wobei 3 (*I*, *III* und *IV*) ohne scharfe Grenzen ineinander übergehen. — Die Verschlußvorrichtungen der Labyrinthhöhle nach außen sind ähnlich wie bei *Anabas* ausgebildet. Der ganze ventrale, außerhalb des ersten Kiemenbogens liegende Taschenrand ist schwach verdickt und paßt in eine kleine Grube, die sich vom Labyrinthstamm aus nicht ganz bis ans Ende des 1. Kiemenbogens hinzieht. — Die Spalte zwischen dem obern Drittel der 1. und 2. Kieme ist dadurch verschließbar, daß der 1. Kiemenbogen vom tellerförmigen Nebenorgan ab stark verbreitert ist und den betreffenden Teil des 2. Kiemenbogens teilweise überdeckt. Fast am Ende des 2. Kiemenbogens findet sich ein Auswuchs mit knöcherner Grundlage (Fig. 12q), in dessen konkave (vordere) Fläche das hintere Ende der Verdickung des 1. Kiemenbogens genau hineinpaßt. Im übrigen

1) Vor allem fehlt die dem Occipitale superius angehörige vertikale Knochenlamelle.

dient dieser Auswuchs zur Verankerung der am Ende des 2. Kiemenbogens sich inserierenden Labyrinthtasche. — Ähnlich wie bei *Anabas*, nur in etwas verstärktem Maße, kommt auch bei *Trichogaster* dem hintern Teil der Labyrinthtasche eine gewisse Kontraktionsfähigkeit zu.

3. *Macropodus viridi-auratus*.

Ebenso wie *Trichogaster* zeichnet sich auch *Macropodus* durch seinen dorsal verlagerten protraktilen Mund sowie durch seinen bogenförmig nach oben sich ziehenden Unterkiefer aus. Der „blindendigende Sinus“ findet sich in ähnlicher Ausbildung wie bei *Anabas* wieder, nur schwächer entwickelt. — Die Labyrinthtasche tritt durch einen Verwachsungsstreifen (Fig. 13 s) mit dem 1. Kiemenbogen in Beziehung, sodaß die Lufteintrittsstelle enger umschrieben ist wie bei den bisher betrachteten Fischen. Im Verhältnis zu der mächtigen Labyrinthtasche ist das Labyrinth selbst nur schwach entwickelt; dasselbe setzt sich aus 3 Platten zusammen, wobei die zwischen den beiden Processus verlaufende Platte *II* die wichtigste des ganzen Labyrinths ist (Fig. 14). Daß auch bei *Macropodus* das Labyrinth mit zunehmendem Alter wächst und dabei seine Form ganz bedeutend verändert, ist aus den Figg. 14, 15 u. 16 deutlich zu erkennen. Auf Fig. 15 ist das Labyrinth eines 3,3 cm langen Macropoden in 4facher Vergrößerung wiedergegeben; die Platten *II* und *III* sind schon verhältnismäßig weit entwickelt, während Platte *I* in der Schnittlinie, nach der sich die Platten *II* und *III* schneiden, erst angedeutet ist. Im weitem Wachstum zieht sich Platte *I* nach hinten über Platte *III* weg, wobei sie in einer zu letztgenannter Platte mehr oder weniger senkrechten Ebene weiterwächst. Dieses Wachstumsstadium zeigt Fig. 14; das betreffende Labyrinth entstammt einem $9\frac{1}{4}$ cm langen Macropoden. Es kann aber das Wachstum der Platte *I* noch weiter gehen, sodaß Anschluß und Verwachsung mit dem hintersten Ende der Platte *III* erfolgt (Fig. 16, einem $6\frac{1}{2}$ cm langen Macropoden zugehörig). Was das Stilet anlangt, so ist dasselbe besonders kräftig entwickelt und an seiner Basis plattenartig verbreitert. — Nach der Größe der Macropoden auf das Alter der Fische sowie auf die Ausbildung und Größe der Labyrinthhe schließen zu wollen, geht häufig nicht an, da annähernd gleichlange Tiere Labyrinthhe in sehr verschiedenen Entwicklungsstadien aufweisen können. — Die Ausbildung der Labyrinthhöhle wurde schon bei *Trichogaster* besprochen. Behufs eines dichten Abschlusses der

Labyrinthhöhle nach außen ist der Labyrinthstamm durch ein seiner äußern Seite aufgelagertes schwammiges Gewebe verdickt. Ferner weist die Tasche an ihrem äußern ventralen Rande (Fig. 13r) in der Höhe der 1. Kieme eine Gewebsverdickung auf, welche unter dem Labyrinthstamm beginnt und sich fast bis ans Ende des 1. Kiemenbogens erstreckt. Der Verdickung entspricht eine leicht grubenförmige Einsenkung am 1. Kiemenbogen an der Stelle, wo der Labyrinthstamm sich vom Kiemenbogen abzweigt (Fig. 13, 14). Die Labyrinthtasche zeigt auch bei *Macropodus* Beziehungen zum 2. Kiemenbogen. Dieser entbehrt jedoch des ankerartigen Vorsprunges, der bei *Trichogaster* festgestellt wurde. Zwischen dem 1. und 2. Kiemenende liegt wiederum eine Spalte, die größtenteils durch den vom „tellerförmigen Nebenorgan“ ab verdickten 1. Kiemenbogen ausgefüllt wird. — Wie bei *Anabas* und *Trichogaster*, nur in noch verstärktem Maße, kommt insbesondere dem hintern Teil der Labyrinthtasche des Macropoden eine bedeutende Kontraktionsfähigkeit zu.

B. Gefäßverlauf in den Labyrinthorganen.

Über die Gefäßverhältnisse der Labyrinthorgane ist bis jetzt nur wenig bekannt, und dieses wenige stellt auf ganz unsicherer Grundlage. CUVIER hatte bekanntlich auf den Labyrinthlamellen ein reichverzweigtes Netz zu- und abführender Gefäße gesehen und vermutet, daß der arterielle Teil desselben der Arteria branchialis des 1. Kiemenbogens entstamme und daß die abführenden Gefäße ihr Blut zur Aorta schicken. Für *Trichogaster fasciatus* (*Trichopodus colisa*) beschrieb TAYLOR (1831, p. 34) den Gefäßverlauf in der Weise, wie ihn CUVIER sich gedacht hatte; seit jener Zeit scheint die Ansicht CUVIER's die herrschende geblieben zu sein. Es ist das Verdienst GRIGORIAN's (1900, p. 167), auf den hohen respiratorischen Wert der Labyrinthtasche bei *Trichogaster* und *Macropodus* erstmals hingewiesen zu haben, und so war es doppelt erwünscht, den Gefäßverlauf sowohl im Labyrinth als auch auf der Labyrinthtasche genau festgestellt zu wissen. ZOGRAFF (1886 und 1888), wie auch sein Schüler GRIGORIAN (1900), versuchten durch Injektionen vom Herzen und von der Aorta aus das Gefäßsystem darzustellen. Beide Forscher konnten jedoch der Kleinheit der zu injizierenden Tiere wegen keine einzige gelungene Injektion aufweisen. Die Resultate beider lassen sich dahin zusammenfassen, daß Labyrinth und Labyrinthtasche ihr Blut von der Arteria branchialis I beziehen und daß sich diese zu-

führenden Gefäße auf den Labyrinthlamellen und auf der Tasche in zahlreiche capillare Wundernetze aufsplintern. Abführende Gefäße haben sie nicht gesehen, sie glauben aber annehmen zu dürfen, daß jene Gefäße in Form einzelner größerer Stämme zusammentreten, um ihr Blut der Aorta zuzuführen. Die neuern Untersuchungen von MEYER (1904, p. 29) klären die Gefäßverhältnisse auch nicht auf, obwohl es MEYER gelang, eine Injektion an *Anabas* auszuführen. So lassen sich auch hier die Worte HYRTL's aus seinen „Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefäßlehre“ (1838, p. 71) anwenden, wo HYRTL in der Schwierigkeit der Injektion den einzigen Grund erblickt, „warum die Angiologie bei den Knochenfischen solange nur obenhin gewürdigt wurde, und die so mangelhaften Abbildungen CUVIER's noch durch keine besseren ersetzt sind“, wenn nur statt des Begriffes „Knochenfische“ das Wort „Labyrinthfische“ und statt CUVIER's Namen diejenigen von ZOGRAFF und GRIGORIAN gesetzt werden.

Injektionen.

Im allgemeinen wurde immer vom Truncus arteriosus aus injiziert, da bei verschiedenen Versuchen, die abführenden Gefäße von der Aorta aus darzustellen, der Erfolg ausblieb. Der Ventrikel des zu injizierenden Fisches wurde durch einen Längsschnitt eröffnet und durch den Ventrikel eine das Einbinden ermöglichende Kanüle einer PRAVAZ'schen Spritze in den Truncus arteriosus eingeführt und eingebunden. Sodann wurde das ganze Gefäßsystem mit einer 0,6%igen Kochsalzlösung durchspült, mit destilliertem Wasser nachgewaschen und schließlich eine konzentrierte wässrige Lösung von Berlinerblau eingespritzt. Sofort nach der Injektion wurde der Fisch abgewaschen, in 70%igen Alkohol überführt oder in ZENKER'scher Flüssigkeit konserviert.

Verschiedene Versuche, durch Doppelinjektionen (Injektion mit Berlinerblau und Nachinjektion mit Schellack) das Gebiet der zuführenden und der abführenden Labyrinthgefäße scharf gegeneinander abzugrenzen, mißglückten. Diese negativen Injektionsresultate waren jedoch durch die eigenartige Gefäßversorgung der Labyrinthorgane bedingt. Letztere erhalten nämlich durchweg Blut, welches die Kiemencapillaren schon passiert hat. Der Schellack blieb also bereits im Capillargebiet der Kiemen stecken, und so war wohl die Doppelinjektion betreffs der Kiemen als gelungen zu bezeichnen, nicht aber der Labyrinthorgane. — Durch Zufall erhielt

ich aber doch an einigen Präparaten eine Art natürlicher Doppelinjektion, indem vor der Injektion mit Berlinerblau versäumt wurde, das Gefäßsystem zu durchspülen. Demzufolge stauten sich bei der Injektion mit Berlinerblau in den Capillaren und den abführenden Gefäßen die Blutkörperchen derart, daß sie das Berlinerblau nicht mehr durchließen. Dabei gelangten die abführenden Gefäße ziemlich deutlich zur Darstellung (Fig. 25). — Will man die zu- und die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane durch zweierlei Injektionsmassen darstellen, müssen die zuführenden Gefäße von der ventralen Aorta aus mit Berlinerblau, die abführenden Gefäße dagegen vom Sinus venosus aus mit einer zweiten Injektionsmasse injiziert werden. Letzteres dürfte jedoch fast nie gelingen, und auch ich hatte in dieser Beziehung keinerlei Erfolg, da von einem Einbinden der Kanülen bei der Kleinheit der Fische und Zartheit der venösen Gefäße wohl kaum die Rede sein kann.

Obwohl der Gefäßverlauf bei allen von mir untersuchten Fischen in den wesentlichen Punkten übereinstimmt, will ich doch die Blutversorgung der Labyrinthorgane für die einzelnen untersuchten Fische gesondert beschreiben; d. h. zunächst soll die Circulation in den Luftatmungsorganen des *Anabas* ausführlich behandelt werden, um dann die Beschreibung der Gefäßverhältnisse bei *Trichogaster* und bei *Macropodus* in knapper Form folgen zu lassen.

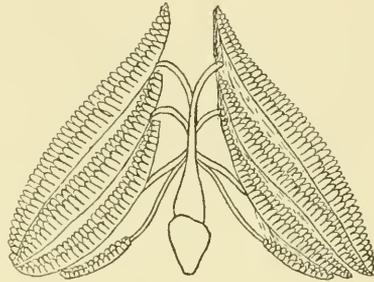
1. *Anabas scandens* var. *macrocephalus*.

Die zuführenden Kiemengefäße des *Anabas* verhalten sich im großen und ganzen wie die Kiemenarterien unserer gewöhnlichen Fische. Aus der ventralen Aorta zweigen sich jederseits 4 Arterienbögen ab, wobei dem 3. und 4. Bogenpaar ein gemeinschaftlicher Ursprung zukommt (Textfig. B). Die 1., 2. und 3. Kieme sind an und für sich klein, und die 4. Kieme ist nahezu reduziert. — Nachdem sich die Arteriae branchiales afferentes in den Kiemen capillär aufgelöst haben, wird das in den Kiemencapillaren durchgeatmete Blut in den Arteriae branchiales efferentes gesammelt. Der Analogie bei den übrigen Teleosteen entsprechend, möchte man vermuten, daß die Arteria branchialis efferens I zum Carotidenbogen wird und

daß sie im Verein mit den abführenden Kiemenarterien *II*, *III* und *IV* die dorsale Aorta entstehen lasse, von der aus dann die Körperarterien ihren Ursprung nehmen. Dies ist bei den Labyrinthfischen jedoch nicht der Fall. Eine Untersuchung der Austrittsstellen der Arteriae branchiales efferentes bei *Anabas* zeigt, daß die 4. Kiemenarterie aus der 4. Kieme austritt; der geringen Größe dieser Kieme entsprechend ist sie nicht besonders kräftig ausgebildet; ebenso verläßt die stark entwickelte Arteria branch. eff. III das obere Ende

Fig. B.

Die zuführenden Kiemengefäße von
Anabas scandens var. *macrocephalus*.
3 : 1.



der 3. Kieme, um sich mit der 4. Kiemenarterie zu vereinigen und ihren Weg zur dorsalen Aorta fortzusetzen (Fig. 27, 29). Dagegen läßt sich ohne weiteres feststellen, daß weder die 1. noch die 2. Kieme einen Gefäßstamm abgibt, der sich zur Bildung der Carotis oder der Aorta anschicken könnte. Da nun die Labyrinthorgane vom 1. und 2. Kiemenbogen aus ihren Ursprung nehmen und mit Blutgefäßen geradezu übersät sind, so wird sich die weitere Untersuchung zunächst mit der Gefäßversorgung der Labyrinthorgane zu befassen haben.

Die zuführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Die Arteria branchialis afferens I (Fig. 18 *a. b. a*) gibt normalerweise ihr Blut in die Kiemenblättchen ab, welches sich in der Arteria branchialis efferens I sammelt (Fig. 18 *a. b. e*). An der Stelle, wo der Labyrinthstamm den 1. Kiemenbogen verläßt, gibt die abführende Kiemenarterie einen kräftigen Stamm in das Labyrinth ab, die Arteria labyrinthica (Fig. 18 *a. l*). Durch Abgabe dieser Arterie wird die abführende Kiemenarterie ziemlich geschwächt. Die Arteria labyrinthica steigt im Labyrinth auf und gibt an die verschiedenen Labyrinthplatten verschiedene Hauptäste ab; diese Hauptäste ent-

senden Seitenäste, und durch wiederholte Teilung der Seitenäste entsteht schließlich auf den Labyrinthplatten ein Netz feinsten Capillaren (Fig. 18). — Die Arteria branch. eff. I setzt nach Abgabe der Arteria labyrinthica ihren Weg fast bis zum Kiemenbogenende fort. Dort tritt sie als Arteria sacculi externa auf die äußere Seite der Labyrinthtasche hinaus, um sich in 2—3 Hauptäste zu teilen, die sich wiederum durch Abgabe kleiner und kleinster Seitenzweigen vollständig zu einem feinsten capillaren Netzwerke aufsplittern¹⁾ (Fig. 17).

Die Arteria branch. eff. II ist normal entwickelt. Nahe am Ende des 2. Kiemenbogens verläßt sie diesen, um als Arteria sacculi interna (Fig. 23, *a. s. i*) in 2 Hauptästen den basalen, innern und dorsalen Teil der Labyrinthtasche mit Blut zu versorgen. Auf ihrem ganzen Wege geben auch die Hauptäste der Arteria sacculi interna nach rechts und links Seitenäste ab, welche durch fortgesetzte Teilung ein capillares Netzwerk fast auf der ganzen Oberfläche der Tasche entstehen lassen.

Die Wundernetze der Labyrinthorgane.

Die Endverzweigungen der sich aufteilenden abführenden Kiemenarterien I und II auf dem Labyrinth und der Labyrinthtasche sind nicht regellos über die genannten Organe zerstreut, sondern sie lassen, schon mit bloßem Auge betrachtet, eine ganz bestimmte Anordnung erkennen. In den Figg. 21 und 22 ist ein mikroskopisches Präparat eines Teiles der Tasche wiedergegeben. Die letzten Capillargebiete sind zu wohl umschriebenen Gefäßbezirken zusammengeordnet; mehrere solcher Gefäßbezirke treten zu Gefäßgruppen zusammen, welche alle Abkömmlinge der Arteriae branchiales efferentes I und II sind. Die zwischen den einzelnen Gefäßbezirken und Gefäßgruppen sich durchschlängelnden gefäßlosen Straßen sollen als Zwischenfelder bezeichnet werden. — Die genauere Untersuchung eines einzelnen Gefäßbezirks zeigt, daß in diesen eine Arterie eintritt und sich dort in feinste Capillaren auflöst (Fig. 40 *a*). Solch ein plötzlicher Zerfall eines Gefäßes in Capillaren wird als eine Wundernetzbildung bezeichnet. Die Capillaren sammeln sich wieder in einer Gefäßschlinge *R. v* (Ringvene) zu einem einzigen größern Gefäß *v*, und somit handelt es sich bei den Labyrinthorganen um bipolare Wundernetze. Wie später noch nachgewiesen werden soll, gehen in

1) Gefäßast 3 konnte nicht bei allen Tieren nachgewiesen werden.

den Labyrinthorganen respiratorische Vorgänge vor sich; demgemäß zirkulieren in den Wundernetzen zweierlei Blutarten, und deshalb kann solch ein Wundernetz auch als bipolares Rete mirabile duplex bezeichnet werden.¹⁾ Die stärkern Arterien brauchen sich nicht erst verschiedene Male aufzuteilen, bevor sie als zarte Gefäßstämmchen in die Bildung von Wundernetzen eingehen; häufig entpringt die zuführende Arterie *a* direkt einem Hauptast *A*, welcher Fall in Fig. 37 veranschaulicht ist. — Auch betreffs der abführenden Gefäße kommen Verschiedenheiten vor, indem nicht immer bei nur einer Arterie auch nur eine Vene vorhanden sein muß, sondern das Blut kann sich auch in zwei Venen (*v*₁ und *v*₂) sammeln, die gesondert in eine größere Vene (*V*) eintreten (Fig. 38). — In den meisten Fällen bleiben die Wundernetzbezirke nicht isoliert, sondern sie treten zu Wundernetzgruppen zusammen; es entstehen auf diese Art Kombinationen von 2, 3, 4, 5 und mehr einzelnen Wundernetzen zu einem einheitlichen Ganzen. Fig. 36 zeigt 3 Wundernetze kombiniert, und auf Fig. 35 sind 4 Wundernetzbezirke zu einer wohl umschriebenen Wundernetzgruppe vereinigt. Meist stehen einzelne benachbarte von verschiedenen Arterienästchen erzeugte Wundernetze miteinander durch zarte Venenbrücken *c* in unmittelbarer Verbindung, wie dies in den Figg. 40, 37 und 36 angedeutet ist. Um nochmals auf die Gestalt und die Anordnungsweise der Wundernetze zurückzukommen, zeigen die beiden Photographien (Fig. 21 und 22), wie auf der äußern Labyrinthtasche die Wundernetze im großen und ganzen eine mehr gedrungene Form aufweisen, während die des innern Taschenteils im allgemeinen schlanker gebaut und großzügiger angelegt sind. Dieselben Wundernetze, wie sie für die Tasche beschrieben wurden, finden sich auch auf den Labyrinthlamellen wieder, was nach dem auf S. 258 Gesagten

1) Zu Fig. 40 und den übrigen Abbildungen von Wundernetzen ist zu bemerken, daß in keinem der abgebildeten Präparate die Injektionen nach allen Richtungen hin vollständig ausgefallen sind. Da, wo sich zwischen den Capillarschlingen größere Lücken befinden, sind weitere Capillarschlingen vorhanden, die mit den benachbarten Capillaren parallel laufen. Die Präparate erscheinen auf diese Weise auch übersichtlicher, weil die Arterien, die Venen und die Capillarschlingen in dreierlei Ebenen liegen, die in der Zeichnung alle in eine Ebene projiziert werden müssen. Auf der Außenseite der Tasche verlaufen die Arterien, ganz nach innen liegen die Capillarschlingen und zwischen beiden ziehen sich die Venen hin. Bei Eintragung sämtlicher Capillarschlingen würde die Übersichtlichkeit über die Ursprungsstellen besonders notleiden.

eigentlich selbstverständlich ist.¹⁾ Auf dem Labyrinth sind die Wundernetze verhältnismäßig zahlreicher anzutreffen als auf der Tasche (Fig. 30).

Im Vorhergehenden wurde versäumt, auf die von ZOGRAFF (1886 und 1888) beschriebenen Wundernetze zu sprechen zu kommen. Da er die Ringvenen nicht gesehen hat und die Capillarschlingen nur andeutungsweise, so entsprechen seine Abbildungen auch nicht der Wirklichkeit. GRIGORIAN (1901) weiß von der parallelschnurförmigen Anordnung der Capillarschlingen, aber von deren Einmündung in irgend ein abführendes Gefäß hat auch er keine Kenntnis.

Die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Das in den Wundernetzen der Labyrinthorgane zum zweiten Male durchgeatmete Blut wird, dem Gesagten zufolge, in Ringvenen abgeführt, welche die Arterien zu beiden Seiten flankieren (Fig. 36 *R. v.*). Da sämtliche Arterien sich nach zwei Richtungen hin aufteilen, also sowohl zu ihrer Rechten wie zu ihrer Linken Wundernetze entstehen lassen, werden auch diese größeren Arterien zur Rechten und zur Linken je von einer Sammelvene (*V*) begleitet, wie dies im mikroskopischen Bilde (Fig. 21 und 22) zu erkennen ist und auch am Totalpräparat (Fig. 17) deutlich hervortritt. Ebenso wie die Sammelvenen der Taschen zustande kommen, verhält es sich auch mit den Ring- und Sammelvenen des Labyrinths, nur sind dort diese Verhältnisse etwas schwieriger zu studieren (Fig. 30). Alle auf den Labyrinthplatten sich vereinigenden Sammelvenen fließen in eine mächtige Vena labyrinthica zusammen, welche an der Basis des Stilets aus dem Labyrinth austritt, um ihr Blut der Vena jugularis zuzuführen (Fig. 27 *v. l.*). — Die Sammelvenen, welche die Arterien der äußern Labyrinthtasche flankieren (Fig. 17), fließen in der Gegend der Austrittsstelle der Arteria sacc. ext. in eine einzige Vena sacc. ext. (*v. s. e.*) zusammen, welche auf die hintere innere Seite der Tasche übertritt und eine Strecke weit mit dem einen Hauptast der Arteria sacculi interna parallel läuft, um in die Vena labyrinthica (*v. l.*) einzumünden (Fig. 23). Kurz vor dem Eintritt der Vena sacc. ext. nimmt die Vena labyrinthica noch die beiden

1) Daß die Ränder der Lamellen nicht der Capillarnetze entbehren, wie ZOGRAFF (1886, p. 683) angibt, ist aus der Photographie deutlich zu ersehen.

Venae sacc. int. (*v. s. i*) auf, um vereint mit diesen das Blut der Labyrinthorgane der Vena jugularis (*v. j*) zuzuführen.

Die Einschaltung der Labyrinthorgane zwischen die beiden ersten Kiemen und die Aorta dorsalis hat also ganz bedeutende Verschiebungen der Kreislauforgane zustande gebracht. Vor allem wird jetzt die Frage von Interesse sein, was aus der Carotis geworden ist und woher der Körper (im Gegensatz zum Kopfe) sein Blut bezieht. Um diese Fragen zu beantworten, wird am besten eine Ventralansicht der Aorta und der sie zusammensetzenden Gefäße hergestellt (Fig. 29). Aus dieser Ansicht ist zunächst zu entnehmen, daß die beiderseitigen Carotiden ihren Ursprung aus den vereinigten abführenden Kiemenarterien III und IV nehmen, daß also der Arterienbogen III zum Carotidenbogen geworden ist. Was die Aorta betrifft, so entsteht sie vornehmlich aus den beiden Arteriae branch. eff. III und IV der linken Seite (vgl. auch Fig. 27).¹⁾ Die beiden Arteriae branch. eff. III und IV der rechten Seite schicken nur einen schwachen Arterienast zur Aorta. Dafür lassen die beiden letztgenannten Gefäße eine mächtige unpaare Arteria coeliacomesenterica entstehen, die sich am Magen, Darm und dessen Anhanggebilden aufteilt. Ferner versorgt sie die Geschlechtsorgane, die Schwimmblase und teilweise auch die Niere.²⁾ Der Hauptteil der Niere wird von der Aorta versorgt, und der Aorta allein kommt die Versorgung der Rumpf- und Schwanzmuskulatur zu.

Der Grund, warum die frühern Autoren immer daran festhielten, die Venen des Labyrinths müßten ihr Blut zur Aorta dorsalis schicken, ist verschiedener Natur. Einmal dachten sie sich den Gefäßverlauf bei den Labyrinthfischen ähnlich dem bei den übrigen Teleosteen, sodann kam die Schwierigkeit der Injektionen hinzu, und schließlich vielleicht noch mehr die der Präparation (selbst der injizierten Fische). Nur durch sorgfältigste Präparation kann das am Stilet austretende Gefäß freigelegt werden, weil die Labyrinthplatten und die Tasche dasselbe vortrefflich verbergen. Wer sich zum ersten Male mit diesen Verhältnissen befaßt, wird verschiedener

1) Die Aorta entsteht somit asymmetrisch.

2) Auch die beiden Arteriae subclaviae gehen aus der vereinigten 3. und 4. abführenden Kiemenarterie der rechten Seite hervor.

Versuche bedürfen, bis er so weit in der Präparation ist, das fragile Gefäß (trotz dessen Dicke) überhaupt zu sehen, ohne dasselbe aus seinem Zusammenhang zu reißen. Zudem verläuft die Vena labyrinthica eine Strecke weit über der Carotis, ferner ist ein Teil der Vene (samt der Jugularis) mit ihren zarten Gefäßwänden innig mit der nach innen liegenden Gehörkapsel und an einer Stelle mit der Carotis verwachsen, sodaß es bei der Präparation sehr leicht zu Rissen in den Gefäßwänden kommt, wobei zuweilen Einmündungsstellen vorgetäuscht werden können, die natürlich nicht vorhanden sind. — Was das abführende Taschengefäß anlangt, ist ohne weiteres zu sehen, wie die Sammelvenen alle nach dem 1. Kiemenbogenende zustreben (Fig. 17). Dann aber gehört die weitere Verfolgung dieser Vena sacc. ext. bis zu ihrer Vereinigung mit der Vena labyrinthica schon mit zu den schwierigeren präparatorischen Arbeiten.

Daß vor der Präparation der Fisch in den meisten Fällen entkalkt wurde, bedarf wohl keiner besondern Erwähnung.

2. *Trichogaster fasciatus*.

Die zuführenden Kiemengefäße sind bei *Trichogaster* in derselben Weise angeordnet wie bei *Anabas*; nur die 4. Kieme ist nicht in dem Maße reduziert wie bei letztgenanntem Fisch, und darum ist die 4. Kiemenarterie etwas kräftiger entwickelt.

Die zuführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Das Labyrinth wird von der Arteria labyrinthica (*a. l*) versorgt, welche bekanntermaßen eine Abzweigung der Arteria branch. eff. I darstellt (Fig. 26). Parallel mit dem ins Labyrinth eintretenden Stamm verläuft ein zweites Gefäß, das auch bei *Macropodus* vorhanden ist. Dieses zweite Gefäß wurde von GRIGORIAN (1900, p. 166) gesehen und für eine Vene gehalten. Dies ist nicht der Fall, denn es handelt sich hier nur um einen Seitenast der Arteria labyrinthica welcher die Grundplatte *II* mit Blut versorgt. Die außen gelegene Platte (*IV*) sowie die innere Lamelle (1) erhalten je einen Seitenast der Arteria labyrinthica, der sich auf diesen Blättern in Wundernetze aufteilt. Dasselbe gilt für Platte *III*, nur bezieht sie 2 Hauptäste von der Arteria labyrinthica. — Nach Abgabe der Arteria labyrinthica sammelt die Arteria branch. eff. I das in dem obern

Kiemendrittel durchgeatmete Blut und tritt als Arteria sacc. ext. auf die äußere Seite der Labyrinthtasche über. Dort teilt sie sich in 2—3 Hauptäste, welche sich capillar auflösen und den äußern Taschenteil mit Wundernetzen übersäen (Fig. 26 u. 28). Ähnlich verhält es sich mit der Arteria branch. eff. II. Als Arteria sacc. int. tritt sie in 2 Hauptästen, von denen der eine auf Fig. 28 dargestellt ist, auf den basalen und hintern Teil der Tasche über, um in die Aufteilung in Wundernetze einzugehen. Die Teilung der Arteria sacc. int. in ihre beiden Hauptäste erfolgt kurz nach dem Austritt aus der 2. Kieme, wobei die beiden Hauptäste etwa einen rechten Winkel einschließen (bei *Anabas* war die Zweiteilung erst später erfolgt, Fig. 23).

Die Wundernetze der Labyrinthorgane.

Über die allgemeine Anordnung der Wundernetze gibt Fig. 24 Aufschluß. Sie sind nach demselben Typus gebaut wie bei *Anabas* und sind noch etwas enger zusammengedrängt als bei dem zuerst beschriebenen Labyrinthfisch.

Die abführenden Gefäße der Labyrinthorgane.

Bei *Trichogaster* sammelt sich das auf den Labyrinthplatten hoch arteriell gewordene Blut in 4 größern Sammelvenen, die an der Basis des Stilets zusammenfließen und sich als Vena labyrinthica in die Jugularis ergießen (Fig. 28). Die Vena sacc. ext. läuft eine Strecke weit parallel mit dem einen Hauptast der Arteria sacc. int. und mündet in die Vena labyrinthica kurz vor deren Eintritt in die Jugularis.¹⁾ Die streng doppelte Flankierung der Arterien mit Venen ist bei *Trichogaster* nicht mehr in dem Maße durchgeführt wie bei *Anabas*; meist haben sich die Begleitvenen der größern Arterien nur auf einer Seite erhalten.

Ein Blick auf die Figg. 19 u. 20 zeigt die weitgehende Übereinstimmung der Carotiden-, Aorten- und Coeliacabildung mit *Anabas*.

1) Durch eine starke Eindellung der Tasche sind die hintern und innen gelegenen Gefäßpartien teilweise sichtbar gemacht worden; betreffs Normalform der Tasche s. Fig. 9.

3. *Macropodus viridi-auratus*.

Die zuführenden Kiemengefäße stimmen mit denen der beiden zuerst untersuchten Fische überein; ebenso die Gefäßversorgung der Labyrinthorgane. Die auch hier bipolaren Wundernetze sind nach demselben Typus gebaut wie bei *Anabas*, nur sind sie vielleicht bei *Macropodus* etwas dichter zusammengeordnet (Fig. 31, 25 u. 39). — Nur in der Carotiden- und Aortenbildung ist ein kleiner Unterschied gegenüber *Anabas* und *Trichogaster* zu verzeichnen, indem der 3. Arterienbogen nahezu selbständig geworden ist; d. h. die 3. und die 4. Arteria branch. eff. fließen nicht direkt ineinander über, wie bei *Anabas* und *Trichogaster*, sondern sie sind nur noch durch eine schwache Querbrücke miteinander verbunden. Der 3. Arterienbogen entwickelt aus sich allein heraus die Carotis, und der 4. Arterienbogen, speziell wieder der linke, ist somit allein auf die Bildung der Aorta angewiesen, da die Gefäßbrücke zwischen dem 3. und 4. Arterienbogen, wie gesagt, nur schwach entwickelt ist.

Ehe zur weitem Besprechung der Wundernetze geschritten wird, muß nochmals auf die Abhandlungen ZOGRAFF'S aus den Jahren 1886 (p. 680) und 1888 (p. 502) zurückgekommen werden. Schon bei Beschreibung des Labyrinths als Abkömmling eines Kiemenbogens ist die Unklarheit, mit der er den ersten und letzten Kiemenbogen behandelt, geradezu auffallend. Offenbar ist er der Meinung [obwohl seine Abbildung des Macropodenlabyrinths (1888, tab. 41, fig. 1) im großen und ganzen richtig ist], der Labyrinthapparat entspringe am 4. Kiemenbogen (the hindermost branchial arch). Dies geht auch aus seiner Schemafigur des Gefäßverlaufs hervor (fig. 13), wo er die Labyrinthapparatgefäße sich von der 4. Kiemenbogenarterie abzweigen läßt.

Der ungeheure Reichtum der Labyrinthorgane an capillaren Wundernetzen muß notwendigerweise auf die Funktion dieser Organe Rückschlüsse ziehen lassen. Zunächst soll darauf hingewiesen werden, daß überall im Tierreiche, wo sich Wundernetze ausgebildet finden, es auf eine Oberflächenvergrößerung der Blutbahn abgesehen ist. „Ihre Oberflächenvermehrung kann bald hauptsächlich auf die Vermehrung des Widerstandes und lokale Veränderungen der Schnelligkeit der Blutbewegung, bald aber zugleich vorzugsweise auf mehr qualitativ chemische Wirkung der Oberflächen auf die Flüssigkeit der Röhren berechnet sein“ (MÜLLER, 1839, p. 277 u. 278). Mit der

Hemmung des Blutstromes in den Capillaren geht somit eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse Hand in Hand. Der freien Lage der Wundernetze entsprechend, ist eine Veränderung der Diffusionsverhältnisse zugunsten der Ernährung von vornherein ausgeschlossen, und so kann die Oberflächenvergrößerung der Blutbahn bei den Labyrinthorganen nur für eine ergiebigeren Respirationsmöglichkeit in Frage kommen. Es ist daher von Interesse, auch auf die histologischen Verhältnisse des Labyrinthapparats etwas näher einzugehen.

C. Histologie der Labyrinthorgane.

Der Histologie der Labyrinthorgane wurde bislang wenig Beachtung geschenkt. Es liegen in dieser Hinsicht nur die Mitteilungen ZOGRAFF'S (1886 u. 1888), GRIGORIAN'S (1900) und P. E. MEYER'S (1904) vor. ZOGRAFF hat den histologischen Aufbau des Labyrinths gut beschrieben, nur betreffs der Epithelverhältnisse sind seine Anschauungen unrichtig. Daß aber gerade die Kenntnis des Epithels in den Vordergrund der Untersuchung gestellt werden muß, dazu zwingt schon die eigenartige Ausbildung der Wundernetze sowie deren Deutung als Organe im Dienste der Respiration. Darum soll auch die folgende Beschreibung vornehmlich auf das Epithel und die unmittelbar unter dem Epithel gelegenen Partien beschränkt bleiben. Für die histologische Bearbeitung der Labyrinthorgane standen mir nur Macropoden zur Verfügung. Nach einigen Präparaten, die ich von der Labyrinthtasche von *Anabas* und *Trichogaster* anfertigte, kann wohl mit Recht angenommen werden, daß die Histologie des Labyrinths bei den 3 genannten Fischen in den wesentlichen Punkten übereinstimmt.

Ein injiziertes und mit Karmin nachgefärbtes Flächenpräparat der Tasche zeigt einen großen Kernreichtum um die einzelnen Wundernetzgebiete, sodaß diese gleichsam von einem Kernrahmen eingefast werden. Es verlaufen dort keine Gefäße, und schon früher (S. 268) wurden diese gefäßlosen Straßen, welche zwischen den einzelnen Gefäßbezirken hindurchführen, als Zwischenfelder bezeichnet. Im Capillargebiet dagegen springt die Tatsache in die Augen, daß direkt über den Capillaren der Wundernetze sich keine Kerne nachweisen lassen, während zwischen je zwei benachbarten, parallel verlaufenden Gefäßschlingen sich von Strecke zu Strecke ein Kern erkennen läßt. Der Weg dieser Kernreihen führt nach den Zwischen-

feldern. Im allgemeinen liegen die Kernreihen etwas tiefer als die Oberfläche der Capillaren.

Wie schon früher dargelegt wurde, ist die Labyrinthtasche von der Überkleidung des Labyrinths prinzipiell nicht verschieden; es stimmen die Wundernetze der Tasche mit denen auf dem Labyrinth vollkommen überein. Eine ähnliche Übereinstimmung ergibt sich wieder aus der histologischen Untersuchung der Labyrinthorgane. — Die knöcherne Grundlage des Labyrinths ist nach außen von einem Fettgewebe überzogen, das an den Lamellenrändern in ein „fächerförmig“ angeordnetes Bindegewebe, ganz nach außen aber in die eigentliche Cutis übergeht (s. ZOGRAFF, 1888, tab. 41, fig. 8). Auf die Cutis folgt das Epithel. Die Capillaren liegen in Reihen angeordnet dicht unter dem Epithel. Dasselbe gilt für die Capillarschlingen der Tasche. So einfach diese allgemeinen Verhältnisse liegen, so schwierig ist es, sich über die Beschaffenheit des Epithels und dessen Beziehungen zur Cutis Klarheit zu verschaffen. Zunächst soll daran erinnert werden, daß ZOGRAFF sich in seiner im Jahre 1886 erschienenen Mitteilung nicht näher über das Epithel ausspricht, und in seinen Untersuchungen vom Jahre 1888 (p. 508) beschreibt und zeichnet er „an epidermis of many layers“. GRIGORIAN (1900, p. 165 u. 167) zeichnet über den Capillaren der Tasche von *Trichogaster* ein ein- „oder“ zweischichtiges plattes Epithel, geht aber auf weitere histologische Einzelheiten nicht ein. — Auffallend ist die Beschreibung von P. E. MEYER (1904, p. 33) gegenüber seinen beiden Abbildungen von „*Macropus*“. Jedenfalls habe ich auf meinen Präparaten nichts dergleichen gesehen. Zudem fehlen die Bezeichnungen auf beiden Abbildungen, und so können MEYER'S Befunde nicht weiter besprochen werden.

Was die Art der Konservierung der von mir untersuchten Tiere betrifft, so wurde meist ZENKER'Sche Flüssigkeit oder Sublimat verwandt. In Fig. 33 ist ein Schnitt durch das respiratorische Labyrinthepithel von *Macropodus* dargestellt (Eosin-Hämatoxylinfärbung). Es ist ein deutlich einschichtiges Plattenepithel (*ep*), welches sich dicht den durchschnittenen Blutcapillaren auflegt. Die Capillaren stecken gleichsam in Löchern des Bindegewebes. Das Epithel ist jedoch durchaus nicht immer mit dieser Deutlichkeit zu erkennen. Insbesondere machen die zwischen den Capillaren sich befindenden Bindegewebszapfen (*c*) bisweilen große Schwierigkeit in der richtigen Beurteilung des Ganzen. Sind die Capillaren prall gefüllt, so sind diese Bindegewebszapfen kaum oder gar nicht zu entdecken; sind die

Capillaren weniger prall oder leer, so erwecken die Zapfen häufig sehr den Anschein, als ob sie Fortsätze des Epithels darstellten, die (ähnlich wie die bei der Froschlunge beschriebenen Epithelzapfen) bis auf die äußere faserig bindegewebige Grundlage des Labyrinths oder der Tasche herabreichen. Eine Bindegewebsfärbung (Doppelfärbung mit Tetrabromfluorescein gelöst in Pikrinsäure und Wasserblau) ergab ein Bild, wie es in Fig. 32 abgebildet ist. Zufällig ist das Tascheepithel über den Capillaren teilweise abgehoben. Unter dem platten Epithel (*ep*) läßt sich sehr schön eine scharfe Linie (*bs*) verfolgen, die als eine Basalmembran aufgefaßt werden kann. — Für die Capillaren ließ sich stets eine eigne kernhaltige Wand nachweisen, besonders an den blutleeren Stellen (Fig. 32, 33 *e. k*). Es liegen also echte Endothelzellen und somit auch echte Capillaren bei den Luftatmungsorganen der Labyrinthfische vor. — Interessant sind die Übergänge der Wundernetzgebiete, sei dies nun auf dem Labyrinth oder auf der Tasche. Die Übergänge werden durch die schon bekannten Zwischenfelder gebildet (Fig. 34). Auf den meisten Präparaten hatten sie sich vom darunter liegenden Bindegewebe abgehoben, was ihr Studium oft wesentlich erleichterte. Auch das in Fig. 34 wiedergegebene Zwischenfeld hat sich etwas von seiner Unterlage entfernt. Da sich unterhalb der Zwischenfelder keine Capillarschlingen vorfinden in der Art, wie dies bei den Wundernetzen der Fall ist, geht an den betreffenden Stellen auch keine Atmungstätigkeit vor sich, und darum ist das Epithel der Zwischenfelder normal mehrschichtig geblieben (meist sind 3 Schichten zu zählen).

Über die Zwischenfelder muß noch eine Bemerkung angefügt werden. GRIGORIAN (1900) schreibt p. 167: „Die innere Fläche der Tasche (von *Macropodus*) ist nicht glatt wie bei *Trichogaster*, sondern sie ist von einer Anzahl sehr kleiner Auswüchse, welche die innere Taschenfläche erweitern, bedeckt. Diese Auswüchse, deren Hauptmasse aus der Bindegewebsschicht der Taschenwand besteht, sind auf ihrer Oberfläche mit Capillargefäßen bedeckt.“

Es ist nun durchaus nicht sicher, ob die von Zwischenfeld zu Zwischenfeld ziehenden Capillarhöcker direkt als Auswüchse der Tasche aufgefaßt werden dürfen. In den vordern Partien der Tasche finden sich so gut wie keine oder nur ganz leichte Versenkungen der Zwischenfelder, wenigstens nicht in dem Maße, daß von einer erheblichen Oberflächenvergrößerung der Tasche gesprochen werden könnte. Ebenso zeigen sich die Zwischenfelder auf dem Labyrinth

nur wenig vertieft. Je mehr jedoch die Präparate den hintern Partien der Tasche entstammen, um so auffallender werden die Übergänge zwischen zwei Wundernetzgebieten. Die Ränder der Wundernetze können hier so weit zusammenstoßen, daß nur eine enge Spalte in einen rinnenartigen Hohlraum führt, der von den eingesenkten Zwischenfeldern gebildet wird. Fig. 34 stellt ein mittleres Stadium dar zwischen völliger Zusammenfaltung des Zwischenfeldes zu einer Rinne und zwischen einem nur wenig eingebuchteten normalen Zwischenfeld. Wie bereits früher hervorgehoben wurde, kommt insbesondere der hintern Partie der Tasche von *Macropodus* eine bedeutende Muskulatur zu, und so werden die eben beschriebenen Zustände vielleicht zum Teil auch auf Kontraktionserscheinungen der Tasche zurückzuführen sein. Vielleicht spielt auch die Art der Konservierung dabei eine Rolle.

Auf Fig. 34 sind noch die vielen Schleimdrüsen (s. z) bemerkenswert. Dieselben sind zum Teil sehr zahlreich in den Zwischenfeldern anzutreffen.

Physiologische Untersuchungen.

Fast alle Berichte, die uns über die Labyrinthfische aus deren Heimat zugekommen sind, erzählen immer wieder von der Fähigkeit dieser Tiere, unter Lebensbedingungen existieren zu können, denen unsere gewöhnlichen Fische vielfach erliegen würden. Schon in der Wahl ihrer Wohnstätte sind sie äußerst anspruchslos; in kleinen schlammigen Gräben, Teichen und Tümpeln finden sie ihr gutes Fortkommen. Der Sauerstoffgehalt des Atemwassers scheint also für die Labyrinthpneumata von nur geringer Bedeutung zu sein, was sich auch in der Tatsache ausspricht, daß manche dieser merkwürdigen Fische während der heißen Jahreszeit ein vorübergehendes Austrocknen des bewohnten Gewässers ohne Schaden ertragen können. Insbesondere wird aber in diesen Mitteilungen stets das eine versichert, daß nämlich die Anabatinen und die Ophiocephaliden kürzere oder längere Zeit auch außerhalb des Wassers zu leben vermögen und daß sie selbst imstande sind, ganz bedeutende Wanderungen auf dem Lande zu unternehmen.

Es scheint nun das Gegebene zu sein, die Ermöglichung eines Aufenthaltes auf dem Lande den Labyrinthorganen zuzuschreiben, und nach Kenntnis der Lage, des Baues und der Blutversorgung

dieser fraglichen Organe kann für uns kein Zweifel mehr bestehen, daß sie nur im Dienste der Respiration stehen können.

CUVIER, welche keine Gelegenheit hatte, lebende Labyrinthfische zu untersuchen¹⁾, sondern nur über konserviertes Material verfügte und im übrigen auf die Reiseberichte früherer Forscher angewiesen war, erkannte auch ohne weiteres in den Labyrinthorganen Hilfseinrichtungen für die Atmung; dabei dachte er, wie dies bei den Fischen eben meist der Fall ist, nur an eine Wasseratmung: „Das Labyrinth schaffe durch seine zahlreich gewundenen Lamellen kleine Höhlen, deren Wandungen als ein Wasserspeichergewebe aufzufassen seien. Verlasse der Fisch das Wasser, um eine Landwanderung zu unternehmen, so verhindern die an den Körper angepressten Kiemendeckel ein zu rasches Verdunsten des in den Labyrinthen mitgeführten Wasservorrats, welcher die Kiemen feucht erhalte und so den Kreislauf in denselben auch auf dem Lande ermögliche.“ — Für die die nächsten 40 Jahre blieb die Ansicht CUVIER's die herrschende, und alle bedeutendern Lehrbücher über Fischkunde und allgemeine Physiologie aus jener Zeit wie die von MECKEL, BERGMANN u. LEUCKART, SIEBOLD u. STANNIUS und von OWEN schließen sich CUVIER im großen und ganzen an. Allerdings hält es BERGMANN (wohl unter Berücksichtigung der Befunde TAYLOR's) nicht für ausgeschlossen, daß den Labyrinthorganen auch eine selbständige respiratorische Bedeutung zukommen könne. — Im Jahre 1863 trat der Wiener Anatom HYRTL (1863, p. 14) mit der Behauptung auf, daß auch das blätterreichste Labyrinth nicht imstande sei, Wasser zurückzuhalten. Er bewies dies durch einen einfachen Versuch. Bei einem großen Exemplar eines blätterreichen Labyrinthfisches durchbohrte er das Os parietale und schaffte so einen künstlichen Zugang zur Aufnahmehöhle des Labyrinths. Durch diese Öffnung führte er einen mit Wasser gefüllten „Glastubus“ ein, um das Labyrinth mit Wasser zu füllen. Da zeigte sich, daß bei geschlossenen Kiemendeckeln und geschlossenem Munde das Wasser in der Labyrinthhöhle verblieb, sobald er aber vermittels einer feinen Nadel den einen Kiemendeckel auch nur ein wenig lüftete, lief alles Wasser aus, weil es eben das Labyrinth nicht zurückhalten konnte. — Durch Profilansichten des Labyrinths (vgl. Fig. 4) kam auch ZOGRAFF zu der

1) Nach DÜRIGEN, Fremdländische Zierfische, 2. Aufl., p. 71, wurden im Jahr 1869 die ersten lebenden Labyrinthfische (Macropoden) in Europa eingeführt.

Überzeugung, daß ein Zurückhalten des Wassers im Labyrinth unmöglich sei. Zudem wäre die geringe Flüssigkeitsmenge, die eine ganze Labyrinthhöhle fassen kann, bedeutungslos für die Respiration während eines längern Landaufenthalts. — Dieselbe Tatsache konstatiert man mit Leichtigkeit und dazu sehr anschaulich bei der Präparation eines *Anabas* unter Wasser. Ist diese soweit gediehen, wie dies auf Fig. 2 dargestellt ist, braucht man nur den Fisch aus der Präparierschale herauszuheben und in aufrechte Stellung zu verbringen, so geht das Wasser sehr schnell aus dem Labyrinth heraus, da die Labyrinthlamellen so zusammengelagert sind, daß ein möglichst rasches Ausfließen event. vorhandenen Wassers erfolgen kann. In biologischer Hinsicht ist diese Einrichtung von großer Wichtigkeit. Ist nämlich die Labyrinthhöhle einmal mit Wasser erfüllt, so ist eine Funktion des Labyrinths ausgeschlossen und nach kurzer Zeit schon geht der betreffende Fisch ein. — Der wahre Zweck der merkwürdigen Labyrinthbildung muß also ein anderer sein als der eines Wasserreservoirs, und mit ein wenig Überlegung ist auch hier das in der Natur so häufig angewandte Prinzip der Oberflächenvergrößerung wiederzufinden, indem das lamellenreiche Labyrinth auf kleinem Raume ein mächtiges Gefäßnetz aufnehmen kann, wodurch ein ergiebiges Respirationsgeschäft ermöglicht wird.

Auf Grund einer Reihe einwandfreier Versuche gelangte FRANCIS DAY (1868, p. 274—288) zu dem Ergebnis, daß die Labyrinthfische unbedingt atmosphärische Luft zum Leben brauchen, und daß demnach die Labyrinthorgane als Luftatmungsorgane aufzufassen seien. — Eine Bestätigung bzw. eine kleine Erweiterung fand DAY'S Arbeit in den Beobachtungen DOBSON'S (1874, p. 312—321); ebenso erfuhr unsere Kenntnis über Luftatmungsorgane überhaupt weitere Bereicherungen durch die Untersuchungen ZOGRAFF'S (1886 u. 1888), SAGEMEHL'S (1887), GRIGORIAN'S (1900 u. 1901), SCHACHMAGANOW'S (1900) und MEYER'S (1904). DAY hatte seine Versuche, die sich auf einige Ophiocephaliden und auf *Anabas scandens* sowie auf verschiedene andere nicht zu den Labyrinthopneumata gehörige Schlammfische bezogen, in der Heimat dieser Fische angestellt, ebenso DOBSON, der noch *Trichogaster* in den Kreis seiner Beobachtungen zog. Seitdem scheinen in Indien keine weitem Versuche, welche den unumstößlichen Beweis des Luftatmens bei Labyrinthfischen erbringen, gemacht worden zu sein, und außer den Versuchen MEYER'S (1904) scheinen auch bei uns keine wissenschaftlichen Untersuchungen über

die physiologischen Verhältnisse der Labyrinthorgane vorzuliegen. Somit erschien es wünschenswert, die bekannten Tatsachen teils nachzuprüfen, teils zu ergänzen.

Um die Versuche möglichst einwandfrei zu gestalten und keine Versuchsvorbedingungen unerfüllt zu lassen, wurde fast nie mit den Labyrinthopneumata als Versuchsfischen allein operiert; meist wurde unter denselben Bedingungen das Verhalten eines oder zweier Vergleichsfische ohne Labyrinth beobachtet. Die weitaus größere Mehrzahl der Versuche wurde in den Monaten Dezember 1905, Januar und Februar 1906 ausgeführt. Die jeweilige Temperatur ist bei den einzelnen Versuchen angegeben; der Barometerstand wurde nicht berücksichtigt (er beträgt für Tübingen im Durchschnitt 735 mm). — Es mag zunächst zweifelhaft erscheinen, ob der Winter die geeignete Jahreszeit ist, um an Fischen physiologische Versuche anzustellen. Da es sich jedoch in letzter Instanz nur darum handelt, zu entscheiden, ob die Labyrinthfische tatsächlich direkte atmosphärische Luft zum Leben benötigen, kann die Jahreszeit die Endergebnisse der physiologischen Untersuchung nicht beeinflussen. Überhaupt ist bei den einzelnen Versuchen nicht zu vergessen, daß sich keine absolut festen Zahlen oder Befunde ergeben können, da einmal Tiere derselben Art individuell oft sehr verschieden sind und da zweitens die Untersuchung in kaum zwei Fällen genau gleich angestellt werden dürfte. Aber ein Allgemeinbild, das eine wahre Beurteilung der Atemverhältnisse gestattet, muß sich immer ergeben.

A. Verhalten der Labyrinthopneumata unter normalen Verhältnissen.

a) Mehrere Macropoden werden zusammen mit *Alburnus bipunctatus* beobachtet. Die Temperatur des Aquarienwassers beträgt 17° C. Bald läßt sich die Tatsache feststellen, daß die Macropoden in ziemlich regelmäßiger Zeitfolge an die Oberfläche des Wassers geschwommen kommen, um Luft zu schnappen. Fast im selben Augenblick entweicht unter den beiden nunmehr vom Körper sich abhebenden Kiemendeckeln je eine, bisweilen mehrere Gasblasen. Die Austrittsstelle entspricht der hintern Öffnung der Labyrinthtasche, durch welche die Labyrinthhöhle mit der Außenwelt in Verbindung steht. Der Vorgang des Luftholens soll kurzerhand als „Aufstieg“ bezeichnet werden. Es liegt die Vermutung nahe, daß

diese, in Pausen von 3 zu 3 Minuten erfolgenden Aufstiege funktionell die Kiemenatmung unterstützen sollen. Bei genauerm Zusehen findet sich diese Annahme auch bestätigt. Während der als Vergleichsfisch eingesetzte *Alburnus* durch regelmäßige kräftige Atembewegungen seinen Kiemen fortwährend frisches Wasser zuführt (in 1 Minute sind es ca. 86 Atembewegungen), sind bei den Macropoden nur kurze Zeit vor und nach dem Aufstiege einige ganz minimale Atembewegungen wahrnehmbar, dann setzt die Kiemenatmung aus, bis sie kurz vor dem nächsten Aufstieg wieder einsetzt. — Dem Gesagten zufolge können die Labyrinthorgane jetzt schon als Luftatmungsorgane angesehen werden, nachdem dargelegt wurde, daß sich innerhalb derselben bei dem ungeheuren Gefäßreichtum respiratorische Vorgänge abspielen müssen und daß, auf Grund der verschiedensten Erwägungen, diese Organe für eine Wasseratmung unbrauchbar sind. — Werden die Macropoden zu lebhaftern Bewegungen veranlaßt, etwa durch Sonnenbestrahlung oder infolge fortgesetzt unruhigen Verhaltens des Beobachters, so gehen die Aufstiege in rascherer Folge vor sich (von 2,25 zu 2,25 Minuten), und die Kiemenatmung wird kontinuierlich. (In 1 Minute sind zwischen 70 und 75 Atembewegungen zu zählen.) Allerdings lassen sich die Atembewegungen bei den Macropoden durchaus nicht denen des beigesetzten *Alburnus* gleichstellen, da sie so schwach sind, daß durch sie nur eine äußerst geringe Menge Atemwassers an die Kiemen geworfen werden kann. Der Mund verrät die Kiemenatmung in keiner Weise, und nur durch leichte, undulierende Bewegungen der Branchiostegalmembran sowie an schwachen Hebungen und Senkungen der Kehlgegend lassen sich die Atembewegungen feststellen und zählen. Die Wechselbeziehung zwischen Kiemenatmung und Labyrinthatmung läßt sich aber auch unter diesen Verhältnissen nicht verkennen, indem kurze Zeit vor den Aufstiegen die Kiemen in erhöhtem Maße arbeiten, um dem sich geltend machenden Sauerstoffbedürfnis der Tiere gerecht zu werden. In diesem Falle sind die Atembewegungen ziemlich energisch, bisweilen geradezu hastig, sodaß sie selbst durch Bewegungen des Mundes zu erkennen sind.

b) Dieselbe Beobachtung, die soeben an den Macropoden gemacht wurde, läßt sich auch bei *Trichogaster* anstellen. Da die *Trichogaster* sehr scheue, leicht erregbare Tiere sind, werden 2 Exemplare schon einen Tag vor der Beobachtung in einem Versuchsaquarium isoliert. Die Temperatur des Wassers beträgt 17° C.

Bald zeigt sich, daß entweder die *Trichogaster* ein geringeres Sauerstoffbedürfnis haben oder daß der Kiemenatmung der *Trichogaster* eine größere Bedeutung zukommt oder daß schließlich die Labyrinthorgane der *Trichogaster* funktionell höher stehen müssen als diejenigen der Macropoden (vgl. auch Versuch 1b u. 7). Die Aufstiege erfolgen nämlich nur alle 110 Minuten (gegen 3 Minuten bei den Macropoden). — Sehr schön läßt sich bei *Trichogaster* die erhöhte Tätigkeit der Kiemen längere Zeit vor und kurz nach den Aufstiegen feststellen. Im allgemeinen sind keine Atembewegungen wahrnehmbar; bei Tieren, die sich in leichter Erregung befinden, sind deren 40—28 pro Minute zu zählen; kurz vor oder nach einem Aufstieg sind es gewöhnlich 67—50. Etwa 2 Minuten nach einem Aufstieg verlangsamen sich die Atembewegungen wieder, sodaß ihre Zahl bis auf 28 und noch weniger in der Minute herabsinken kann. — Der kleinere der beiden *Trichogaster* fühlte sich durch die Nähe des Beobachters so belästigt, daß er nahezu $5\frac{1}{2}$ Stunden keinen Aufstieg zu unternehmen wagte. Schließlich veranlaßte ihn doch der überhandnehmende Sauerstoffmangel, gegen den seine heftig arbeitenden Kiemen nicht mehr aufkommen konnten, zum Luftschöpfen. Kurz vor diesem Aufstieg war die Zahl der Atembewegungen auf 72 pro Minute gestiegen.

c) Wie sehr es von Wichtigkeit ist, die Tiere möglichst so zu beobachten, daß sie von der Anwesenheit des Beschauers keine Ahnung haben, zeigt auch das Verhalten eines großen *Anabas scandens*. Die Wassertemperatur beträgt 18° C. Während der beiden ersten Stunden der Beobachtung wird nur von einiger Entfernung aus festgestellt, daß die Aufstiege von 18 zu 18 Minuten erfolgen. Wird nun direkt vor dem Aquarium weiter beobachtet, so ist der Fisch und die Beobachtung durch die Nähe des Beschauers so sehr gestört, daß statt der Pause von 18 Minuten zwischen dem vorletzten und letzten Aufstieg nunmehr eine solche von 57 Minuten zu verzeichnen ist.

Die einfache Beobachtung der Art der Respiration bei den Labyrinthfischen weist darauf hin, daß der Luftatmung eine größere Rolle zukommt als der Wasseratmung und daß die Kiemenatmung allein nicht auszureichen scheint, dem Körper den zum Leben nötigen Sauerstoff zu liefern. Zum Beweis dessen bedarf es jedoch einer Reihe von Versuchen, die einerseits die Kiemenatmung isoliert von der Labyrinthatmung und umgekehrt die Luftatmung isoliert von der Kiemenatmung darzustellen geeignet sind.

B. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinthatmung.

Versuch 1 wird bei einer Wassertemperatur von 18° C ausgeführt und bezweckt, daß die Fische von der atmosphärischen Luft abgeschlossen werden, um das Labyrinth außer Funktion zu setzen.

a) 6 Stunden vor Beginn des Versuchs wird ein Macropode, *Alburnus bipunctatus* und *Phoxinus laevis* in das Versuchsaquarium eingesetzt. Für ein sauerstoffreiches Atemwasser ist durch einen reichen Pflanzenbestand sowie durch künstliche Durchlüftung Gewähr geleistet. Beim Macropoden sind in einer Minute 67 Atembewegungen zu zählen, bei *Alburnus* 107 und bei *Phoxinus* ca. 75. In Zeiträumen von je 2½ Minuten unternimmt der Macropode einen Aufstieg. Unmittelbar nach einem solchen wird einige Centimeter unter der Wasseroberfläche ein Netz eingespannt, sodaß die Fische von der atmosphärischen Luft abgeschlossen sind. Auf die beiden Vergleichsfische macht das Netz weiter keinen Eindruck. Dagegen stellt sich bei dem Macropoden bald eine große Unruhe ein. Erregt sucht er das ganze Netz nach einem Durchlaß ab, bis er ermattet auf den Boden sinkt. Dort atmet er so stark, daß die Atembewegungen mit Leichtigkeit auch am Munde wahrgenommen werden können. Die Versuche des Macropoden, Luft zu holen, wiederholen sich, aber bereits nach einer halben Stunde macht er ganz den Eindruck eines kranken Fisches; er hat Mühe das Gleichgewicht zu behaupten. Von nun ab erfolgen die Steigversuche nach immer größern Pausen. (¾ Stunden nach Einspannen des Netzes beträgt eine solche 1 Stunde und 17 Minuten, während welcher Zeit das Tier, unfähig, sich im Gleichgewicht zu erhalten, heftig atmend am Boden liegt). Während der Macropode zu Beginn des Versuchs 67 ganz minimale Atembewegungen pro Minute ausgeführt hatte, sind es jetzt 107 energische, tiefe Atemzüge, die ohne weiteres an den machtvollen Bewegungen des Mundes und der Kiemendeckel festgestellt werden können. Jeder dieser Atemzüge ist so kräftig, daß er sich dem ganzen Körper des Fisches mitteilt, sodaß sich dieser fortgesetzt in krampfhaft pendelnder Bewegung befindet. Die Atemnot nimmt mehr überhand. Die Aufstiegversuche gehen, unter Aufbietung aller Energie, wieder in rascherer Folge vor sich. Mit Gewalt will das Tier immer wieder das Netz durchbrechen, ermattet und halb betäubt taumelt es dann zu Boden. So dauert dieser Kampf 2 Stunden

lang fort; jedoch während des Ringens nach Luft werden die Atembewegungen allmählich langsamer und schwächer, bis sie am Munde kaum mehr wahrzunehmen sind. Mit verzweifelter Kraft wirft sich der Fisch noch einige Male hoch und stößt mitunter wild ans Netz, dann aber hört das Atmen ganz auf, bewußtlos taumelt das Tier auf die Seite und verendet 7 Stunden 42 Minuten nach Beginn des Versuchs.

Während des ganzen Versuchs und auch nach demselben befanden sich die Vergleichsfische vollständig wohl. Futter, das eine Stunde vor dem Tode des Macropoden durch das Netz hindurch gereicht wurde, verzehrten sie mit großer Begierde.

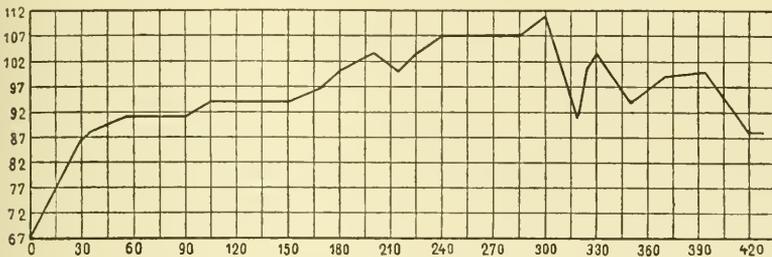


Fig. C.

Auf Textfig. C habe ich die Tätigkeit und den Verlauf der Kiemenatmung bei dem Macropoden von Anfang bis Schluß des Versuchs graphisch veranschaulicht. Die Abscisse führt die Zeitenfolge (in Minuten) der auf der Ordinate eingetragenen Zahl der Atembewegungen in je 60 Sekunden auf.

b) Bei einer Wassertemperatur von durchschnittlich 17°C wird obiger Versuch auch an einem *Trichogaster* ausgeführt. Als Vergleichsfisch wird *Alburnus* eingesetzt. Erst nach vierstündiger Beobachtung unternimmt der *Trichogaster* einen Aufstieg. (Dieser ging so rasch vor sich, daß es mir fraglich erschien, ob das Tier seinen ganzen Luftvorrat im Labyrinth erneuert habe.) Sofort nach dem Aufstieg wird das Netz eingespannt. Es dauert nicht lange, da stellen sich auch bei diesem Labyrinthfisch dieselben bedenklichen Erscheinungen ein, wie sie beim Macropoden beschrieben wurden und die in einer immer mehr sich steigenden Sauerstoffarmut des Blutes ihre Ursache haben. Eine Stunde nach Einsetzen des Netzes hat der *Trichogaster* das Gleichgewicht verloren. Trotzdem macht

er viele und energische Aufstiegversuche. Bis zu 50, ja 60mal hintereinander kann er durch heftige Stöße das Netz zu sprengen suchen. Die gesteigerte Kiemenatmung gibt sich durch wuchtige Bewegungen der Kiemendeckel und des Mundes kund. $1\frac{1}{2}$ Tage lang hält die Steigerung der Kiemenatmung an, und bis dahin ist der Fisch immer noch in einem Zustand, daß er, in normale Verhältnisse zurückversetzt, sich wahrscheinlich wieder erholt hätte. Von nun ab macht sich eine allgemeine Erschlaffung bemerkbar. Die Kiemenatmung wird matter und immer schwächer, und auch auf die ursprüngliche Steigerung der Steigversuche tritt eine Gegenreaktion ein. Die große Ruhe, eine Art leichte Betäubung, in der das Tier verharret, scheint dessen Allgemeinbefinden etwas zu bessern; während mehrerer dieser Ruhe folgenden Stunden kann der *Trichogaster* das Gleichgewicht wieder halten. Lange dauert dieser Zustand der Erholung nicht an. Am 4. Tag der Beobachtung ist die Zahl der Atembewegungen zeitweilig auf 18 pro Minute gefallen (die Höchstzahl derselben betrug 67, die Normalzahl 28—33), und das Tier liegt, mit tief in die Orbita eingesunkenen Augen, in einer Ecke des Aquariums. Schließlich geht die Kiemenatmung nur noch unterbrochen und stoßweise vor sich, um allmählich ganz aufzuhören. — Dieser Versuch, vom Einspannen des Netzes bis zum Tode des *Trichogasters*, dauerte ca. 112 Stunden, also rund $4\frac{1}{2}$ Tage.

Auch hier zeigte der als Vergleichsfisch eingesetzte *Alburnus* keine ungewöhnlichen Erscheinungen.

c) FRANCIS DAY (1868, p. 277 f.) machte darauf aufmerksam, daß sich bei solchen unter Netz erstickten Labyrinthfischen keine Luft mehr in der Labyrinthhöhle nachweisen lasse und daß an Stelle der Luft Wasser in dieselbe eingedrungen sei. Dasselbe finde ich bei meinen Versuchstieren. Was jedoch das Wasser zum Eintritt in die Labyrinthhöhle veranlaßt, darüber soll folgendermaßen eine Erklärung zu geben versucht werden. Ein etwa 300 ccm fassendes Stöpselglas mit weitem Hals wird mit Aquarienwasser gefüllt und in dasselbe ein *Anabas scandens* var. *macrocephalus* eingesetzt. Einige Minuten nach einem Aufstieg wird der Stöpsel in der Weise aufgesetzt, daß keine Spur freier Luft in dem Gefäß enthalten ist. Bald sucht der *Anabas* wieder einen Aufstieg zu unternehmen. Dabei kommt es gelegentlich vor, daß der Fisch Gasbläschen aus seinem Munde ausstößt, die zweifellos der Labyrinthhöhle entstammen. Bei den kräftigen Atembewegungen, durch die das Tier Luft zu schnappen sucht, kann statt Luft nur Wasser verschluckt werden,

und so füllt sich die Labyrinthhöhle allmählich mit Wasser. Doch nicht alle Luft wird so aus dem Labyrinth entfernt werden, denn ein gewisser Prozentsatz wird auch veratmet (DAY, 1868, p. 281). Dadurch wird etliche Kohlensäure frei, und somit belädt sich das ins Labyrinth eingedrungene Wasser zudem noch mit Kohlensäure, und darin liegt eine große Gefahr für das Leben des Fisches. — Während des ganzen Versuches betrug die Temperatur des Wassers 18° C. Er endigte, wie vorausszusehen, mit dem Tode des *Anabas*, 1 Stunde und 50 Minuten, nachdem er von der Luft abgeschlossen worden war.

Demnach erlaubt Versuch 1 mit aller Bestimmtheit zu behaupten, daß die Labyrinthfische direkte atmosphärische Luft zum Leben unbedingt nötig haben, daß demnach die Tätigkeit der Kiemen allein nicht genügt, eine genügende Menge Sauerstoff ins Blut zuzuführen. Die Versuchsbefunde an *Macropodus* und an *Trichogaster*, miteinander verglichen, führen zu der Vermutung, daß entweder die Kiemen des *Trichogaster* funktionsfähiger sind oder, was vielleicht noch wahrscheinlicher ist, daß das Labyrinth des *Trichogaster* besser seine Funktion zu erfüllen vermag als dasjenige des *Macropoden*.

Versuch 2 wird mit einem *Macropoden* in derselben Weise angestellt wie Versuch 1. Nachdem der Fisch ziemlich erschöpft am Boden liegt und die Zahl der Atembewegungen auf 115 pro Minute gestiegen ist, wird das Netz entfernt. Sofort unternimmt der *Macropode* einen Aufstieg; bald darauf beträgt die Zahl der Atembewegungen nur noch 80. Bis der 2. Aufstieg erfolgt, verstreichen 30 Minuten. Nach Verlauf eines halben Tages hat sich der Fisch wieder vollständig erholt. Dadurch, daß das Netz zeitig entfernt wurde, ist also das Tier dem Tode des Erstickens entkommen.

C. Verhalten bei ausgeschalteter Kiemenatmung.

Um die Kiemenatmung auszuschalten, sodaß die zu untersuchenden Labyrinthici zur Befriedigung ihres Sauerstoffbedürfnisses ausschließlich auf ihre Luftatmungsorgane angewiesen sind, liegt es am nächsten, die Tiere in freier Luft ohne alles Wasser ihrem Schicksal zu überlassen.

Versuch 3: Bei einer Lufttemperatur von $17\frac{1}{2}^{\circ}\text{C}$ wird ein *Macropode*, ein *Trichogaster* und *Alburnus bipunctatus* in ein großes trockenes Porzellanbecken verbracht. Durch die Sprünge, welche die erregten Tiere ausführen, wird die Beobachtung zunächst etwas gestört. Trotzdem läßt sich eine gewisse Regelmäßigkeit der Atembewegungen bei allen 3 Fischen nicht verkennen.

a) So schnappt der *Macropode* während der ersten 10 Minuten alle 17 Sekunden Luft, ein Vorgang, der mit den Aufstiegen im Aquarium in Parallele zu stellen wäre. Für kurze Zeit ist eine Beschleunigung der einzelnen Luftaufnahmeakte zu beobachten, so daß letztere eine halbe Stunde nach Beginn des Versuchs alle 6 Sekunden ausgeführt werden. Dann aber tritt eine Verlangsamung ein. Nach $2\frac{1}{2}$ Stunden erfolgen die Atembewegungen in Pausen von 2 zu 2 Minuten; nach 3 Stunden in solchen von $2\frac{1}{4}$ zu $2\frac{1}{4}$ Minuten. Während der nun folgenden $1\frac{1}{2}$ Stunden wird nur noch alle 15 Minuten Luft geschöpft, und schließlich geht der *Macropode* unter krampfartigen Zuckungen ein, nachdem er 5 Stunden 44 Minuten in freier Luft ausgehalten hatte.

b) Sofort nach Verbringen in das Porzellanbecken macht der *Trichogaster* eine Atembewegung, worauf er 10 Minuten lang bewegungslos daliegt. Nach dieser Ruhe springt er einige Male hoch, und nun wird ziemlich regelmäßig Luft geschöpft. Zunächst schnappt er jede Minute 1mal Luft; dann tritt eine Steigerung der Atembewegungen ein, so daß er alle 48 Sekunden seinen Sauerstoffvorrat erneuert. Auf die Steigerung der Atembewegungen folgt, wie wir dies bei allen derartigen Versuchen gesehen haben, eine Verlangsamung derselben, die mit dem Tode des Tiers endigt. 2 Stunden nach Beginn des Versuchs betragen die Pausen zwischen den einzelnen Luftaufnahmen je 1,2 Minuten, nach $2\frac{1}{2}$ Stunden 1,5 Minuten, nach $4\frac{1}{2}$ Stunden 3 Minuten und nach $5\frac{1}{2}$ Stunden 4,7 Minuten. Sodann hört das normale Luftschnappen auf, und 6 Stunden nach Verweilen in freier Luft geht der *Trichogaster* ein.

Der als Vergleichsfisch mit beobachtete *Alburnus* hatte nur $\frac{1}{2}$ Stunde ausgehalten.

Versuch 3 gibt wohl eine Vorstellung von dem Werte des Labyrinths für das Leben der Labyrinthopneumata, aber der Versuch leidet unter einem großen Mißstand. Die beiden Labyrinthfische waren nämlich nicht deshalb verendet, weil die Kiemenatmung außer Funktion sich befand, sondern der Tod war infolge vollständiger Eintrocknung des Schuppenkleides beider Tiere eingetreten.

Bereits 4 Stunden nach Aussetzen der Fische an die Luft war deren Haut ganz eingetrocknet. — Bei weitem Versuchen in dieser Richtung muß demnach in erster Linie dafür Sorge getragen werden, daß ein Eintrocknen der Haut tunlichst vermieden wird.

Versuch 4: In einen Eimer, dessen Boden entfernt und durch ein Drahtnetz ersetzt worden ist, wird eine mehrere Centimeter hohe lockere Schicht Wasserpflanzen eingelegt und auf dieselbe bei einer Lufttemperatur von 18° C ein *Macropode*, ein *Trichogaster* und *Alburnus* verbracht. Um einem Eintrocknen möglichst zu begegnen, wird von Zeit zu Zeit frisches Wasser eingeleitet, welches durch das Drahtnetz sofort abläuft.

a) Der *Macropode* scheint sich aus seiner ungewohnten Umgebung nicht viel zu machen. Seine Atembewegungen (den Aufstiegen im Aquarium entsprechend) vollziehen sich während der ersten Stunde sehr regelmäßig. Jede Minute schnappt er 2mal Luft. Dann verlangsamen sich die Luftaufnahmen, sodaß alle 2—4 Minuten neuer Sauerstoff eingenommen wird. Dasselbe ist 20, ja 27 Stunden nach Beginn des Versuchs immer noch der Fall, und der Fisch hätte sich, ins Wasser zurückversetzt, sicher wieder erholt. Die Schleimhülle überzieht noch den ganzen Körper. Leider wurde während der nun folgenden 12 Stunden versäumt, die Pflanzen frisch zu befeuchten, und so lag am andern Morgen der *Macropode* tot in dem Eimer. Seine eine Körperseite war vollständig eingetrocknet. Immerhin hatte der Fisch nahezu 1½ Tage auf dem Lande sein Leben gefristet, wobei das Labyrinth ausschließlich für die Atmung aufzukommen hatte.

b) Ähnlich verhält es sich mit dem *Trichogaster*. Nur ist er von Anfang an äußerst erregt. 9 Stunden nach dem Verweilen auf den Wasserpflanzen ist seine eine Körperseite eingetrocknet. Offenbar hat das Tier nicht mehr die Kraft, sich zu kehren oder sich in die Pflanzen hineinzuarbeiten. Eine Stunde später, also nach 10stündigem Aushalten ohne Atemwasser verendet er.

Der Vergleichsfisch (*Alburnus*) war nach einer halben Stunde tot.

Versuch 5: Eine weitere Art, die Kiemenatmung auszuschalten, wandte FRANCIS DAY (1868, p. 279) bei Ophiocephaliden mit gutem Erfolge an. Durch eine Binde befestigte er die Kiemendeckel derart am Körper, daß kein Atemwasser die Kiemen passieren konnte. Für meine Labyrinthfische erwies sich diese Methode als völlig un-

brauchbar. Wurde die Binde auch so klein als irgend möglich gewählt, so konnten die zierlichen Fische wegen der zu großen Last doch nicht unbehindert umherschwimmen. Keines der so behandelten Tiere überlebte den Versuch, selbst wenn die Binde schon nach einer halben Stunde wieder abgenommen wurde, auch nur um einen halben Tag.

Die Ausschaltung der Kiemenatmung läßt sich weit eleganter auf eine andere Art erreichen als nach den bisher genannten qualvollen Methoden. Frisch ausgekochtes Wasser enthält keinen Sauerstoff; und somit ist bei Fischen, die in solch ein sauerstoffreies Wasser eingesetzt werden, eine Erfüllung der Kiemenfunktion unmöglich. Obwohl sich die Fische in ihrem natürlichen Elemente befinden, ist die Kiemenatmung illusorisch geworden.

Versuch 6: Etwa 4 Liter Wasser werden in einer großen Kochflasche sauerstofffrei gemacht.

a) Bei einer Temperatur von 19° C wird ein Macropode, *Alburnus bipunctatus* und *Phoxinus laevis* in das sauerstofffreie Wasser eingesetzt. Nach dem, was bis jetzt über die Atmung des Macropoden festgestellt wurde, ist es nicht verwunderlich, daß dieser Fisch bei einem Aufenthalt von 20, 30 und mehr Stunden in diesem sauerstoffarmen Wasser keine Krankheitserscheinungen zeigt. Die Luftatmung reicht eben allein zur Befriedigung des Sauerstoffbedürfnisses aus. Weil aber Labyrinthatmung und Kiemenatmung unter normalen Verhältnissen einander ergänzen, gehen die Aufstiege in ausgekochtem Wasser viel rascher vor sich als im Aquarium. Da lag zwischen zwei Aufstiegen eine Pause von $2\frac{1}{2}$ —3 Minuten, jetzt schnappt der Macropode alle 50 Sekunden Luft. — Die Zahl der Atembewegungen bleibt sich während des ganzen Versuches annähernd gleich, es sind etwa 75 in einer Minute.¹⁾

5 Minuten nach Einsetzen der Fische kann *Alburnus* das Gleichgewicht nicht mehr halten. Seine Atembewegungen sind äußerst hastig (200—300 in 1 Minute gegen 86 in normalem Wasser). Er

1) In einem andern Fall hielt ich 2 Macropoden und 1 *Anabas* 14 Tage lang in einer verdunkelten Kochflasche, das Wasser wurde in keiner Weise durchlüftet, und trotzdem waren die Fische nach den 14 Tagen so kerngesund wie zuvor. Die Kochflasche war bis an den Hals gefüllt, sodaß nur eine äußerst kleine Wasseroberfläche mit der Luft in Berührung stand.

schnellt sich nach oben und hängt sich gleichsam einige Minuten an die kleine Wasseroberfläche. Nach 35 Minuten sinkt er erschöpft zu Boden, und nach 42 Minuten schwimmt er nochmals erregt umher. Das Atmen wird eingestellt, und nach 50 Minuten, vom Anfang des Versuchs an gerechnet, ist der Fisch tot.

Im Gegensatz zu *Alburnus* zeigt *Phoxinus* ein recht auffälliges Benehmen. Er schnappt von Zeit zu Zeit Luft und schwimmt $1\frac{1}{4}$ Stunden nach Einsetzen in das ausgekochte Wasser noch ganz munter umher. Natürlich sind auch seine Atembewegungen sehr beschleunigt. Nun wird der Fisch in ein kleineres Gefäß versetzt, dessen Wasser zuvor sauerstofffrei gemacht wurde, und von der Luft abgeschlossen. Selbst dort lebt er noch $1\frac{1}{2}$ Stunden. Im ganzen hatte er unter denkbar ungünstigsten Verhältnissen 3 Stunden ausgehalten, eine für einen Flachwasserfisch ziemlich auffallende Erscheinung.¹⁾

b) Bei einer Temperatur von 15° C wird ein *Trichogaster* mit *Alburnus* in eine Flasche ausgekochten Wassers eingesetzt. Im normalen Wasser hatte der *Trichogaster* alle 110 Minuten Luft geschöpft; der Sauerstoffmangel des ausgekochten Wassers veranlaßt ihn, alle 18 Minuten einen Aufstieg zu unternehmen. — Dieser Versuch zeigt besonders schön den Zusammenhang zwischen Kiemen- und Labyrinthatmung. Schon mehrere Minuten vor (und auch nach) den Aufstiegen versucht der Fisch durch mächtige Atembewegungen seinen Kiemen eine ergiebigerere Funktionsmöglichkeit zu schaffen. — Der Vergleichsfisch (*Alburnus*) war erst nach 84 Minuten tot, derjenige desselben Versuchs mit dem Macropoden bereits nach 50 Minuten. Offenbar waren die verschiedenen Temperaturen, unter denen die Fische beobachtet wurden, die Ursache des verschiedenen Verhaltens beider. Dieser Versuch findet sich im 10. Versuche wiederholt, wo die Aufstiege bei verschiedenen Temperaturen beobachtet werden.

Auch Versuch 6 zufolge kann dem Labyrinth ein höherer physiologischer Wert beigemessen werden als den Kiemen, welche in re-

1) Daß hierbei jedoch der Schwimmblasensauerstoff keine Rolle spielt, beweist eine Analyse, die Herr Prof. Dr. v. HÜFNER so liebenswürdig war auszuführen, und dem ich auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank aussprechen möchte. Der Analyse zufolge setzt sich das Schwimmblasengas bei *Phoxinus* folgendermaßen zusammen: Stickstoff 90,49%, Sauerstoff 6,71% und Kohlensäure 2,80%.

spiratorischer Hinsicht von ganz untergeordneter Bedeutung für das Leben der Labyrinthfische sind.¹⁾

D. Verhalten bei ausgeschalteter Labyrinth- und Kiemenatmung.

Versuch 7: Bei einer Temperatur von 18° C wird ein *Macropode*, ein *Trichogaster*, *Alburnus* und *Phoxinus* in dem ausgekochten Wasser einer großen Kochflasche beobachtet, nachdem sofort nach Einsetzen der Fische diese durch ein Netz von der Luft abgeschlossen wurden.

Der *Macropode* kann schon nach 6 Minuten das Gleichgewicht nicht mehr behaupten; er atmet sehr heftig und unternimmt energische Aufstiegsversuche. Es folgt ein Zustand einer immer größer werdenden Erschlaffung, das Atmen verlangsamt sich und hört schließlich ganz auf. Bereits 27 Minuten nach Einsetzen der Fische ist der *Macropode* tot.

Etwas weniger sauerstoffbedürftig erweist sich der *Trichogaster*. Seine Atembewegungen sind kolossal beschleunigt, seine Aufstiegsversuche gleichen wilden Sprüngen. Es vergehen 17 Minuten, bis er nicht mehr das Gleichgewicht halten kann. Dann aber befällt den Fisch eine große Mattigkeit, die sich insbesondere an den abgebrochenen, immer langsamer werdenden Atembewegungen bemerkbar macht. Bald darauf wird das Atmen ganz eingestellt, und 10 Minuten später ist der *Trichogaster* verendet. Er hatte 44 Minuten ausgehalten.

Am längsten leben die Vergleichsfische. *Alburnus* geht erst nach 57 Minuten ein, und *Phoxinus* fristet unter den gegebenen Bedingungen 1 Stunde und 40 Minuten sein Leben.

1) MEYER (1904, p. 15), der einem *Anabas* durch ein Gummiband die Kiemendeckel festlegte, beschreibt, wie dieser Fisch in „altem“ Wasser bald matt auf der Seite lag, „während ihm das übergestreifte Gummiband in reinem Wasser das Wohlbefinden nicht minderte“. Diese Angabe ist meines Erachtens unwahrscheinlich. Entweder übte das Band, solange der Fisch in „altem“ Wasser war, einen zu starken Druck aus, sodaß dieser den Fisch betäubte (ein kunstgerecht angebrachtes Band würde dem Fisch auch in „altem“ Wasser nichts schaden), und in „reinem“ Wasser war die Binde gut angebracht, oder aber hatte die Beobachtung in „reinem“ Wasser zu kurz gedauert; nach $\frac{1}{2}$ — $\frac{3}{4}$ Stunden wäre der Fisch vielleicht doch matt auf der Seite gelegen.

Versuch 7 ist in mehrfacher Hinsicht interessant. Einmal zeigt er, daß die Labyrinthopneumata bei ihrem Leben außerhalb des Wassers tatsächlich auf ihr Labyrinth angewiesen sind, daß sie also kein anderweitiges Sauerstoffreservoir besitzen, das ihnen auch nur einen kurzen Aufenthalt auf dem Lande ermöglichen könnte (sonst wären die Labyrinthici während des Versuchs nicht so rasch eingegangen). Dann aber deutet dieser Versuch, wie so viele andere, immer wieder daraufhin, daß den Labyrinthopneumata ein größeres Sauerstoffbedürfnis zukommt als Fischen ohne akzessorische Atmungsorgane. Die Leistungsfähigkeit der Kiemen erscheint herabgesetzt; die Kiemenatmung verschwindet nahezu gegenüber der Labyrinthatmung, kurzum die Kiemen scheinen bei den Labyrinthfischen im Laufe der Zeit einer immer mehr sich geltend machenden Reduktion anheimzufallen.

Der Vollständigkeit halber soll nochmals auf einige eigentümliche Lebensgewohnheiten bei den Labyrinthopneumata zurückgekommen werden. Den bis jetzt besprochenen physiologischen Versuchen zufolge liegt darin, daß gewisse Labyrinthfische wohl imstande sind, auf feuchtem Grase bedeutende Landwanderungen zu unternehmen, keine auffallende Erscheinung mehr. Zudem weiß jeder, der schon lebende Anabatinen gehalten hat, wie sich diese Fische gewandt mit Hilfe ihrer gespornten Kiemendeckel in aufrechter Lage auf dem Lande fortbewegen.

Was die Kletterkunst der „*Perca scandens*“ betrifft, so läßt sich experimentell nur das feststellen, daß er auf steilen Unterlagen (mit 45—60% Steigung) emporklettern kann, insofern seinen Kiemendeckeln nur die nötigen Angriffspunkte geboten sind. Daß er zu gewissen Jahreszeiten, während eines Monsuns (MITCHELL, 1864, p. 119), gelegentlich an Palmstämmen kletternd angetroffen wird, ist ja möglich, jedenfalls aber eine rein zufällige Erscheinung. Statt der Palme hätte es ebensogut eine steile Böschung sein können, an der er hinaufzuklettern versuchte.

Die Mitteilungen über die Fähigkeit verschiedener indischer Schlammfische, ein vorübergehendes Austrocknen der bewohnten Gewässer ohne Schaden ertragen zu können, sind nicht ohne weiteres ins Reich der Fabel zu verweisen (DAY, 1868, p. 286). Immerhin wäre es sehr erwünscht, wenn jetzt endlich einmal diese Verhältnisse einwandfrei nachuntersucht würden.

E. Verhalten bei verschiedenen Temperaturen.

Bei einem Vergleich einiger physiologischer Versuche DOBSON'S mit den meinen ergaben sich so große Zahlendifferenzen, daß zunächst starke Zweifel in mir aufkamen, ob DOBSON seine Versuche auch in geeigneter Weise angestellt habe. So soll ein *Anabas* unter Netz bereits nach 12 Minuten verenden, meine Tiere gingen erst nach 1—2 Stunden ein. Oder *Trichogaster* soll ebenfalls bei ausgeschalteter Labyrinthatmung nach ca. 4 Stunden erstickt sein, während mein Versuchsfisch $4\frac{1}{2}$ Tage am Leben blieb. Bald wurde ich gewahr, daß die Differenzen nur von den verschiedenen Temperaturen herrührten, bei denen wir operierten. DOBSON machte seine Beobachtungen bei 30—33° C (DAY die seinigen bei Temperaturen bis zu 36° C); meine Versuche beziehen sich auf Wassertemperaturen von 15—20° C. Ich war demgemäß genötigt, einige der früher erledigten Versuche bei höherer Temperatur zu wiederholen.

Versuch 8: a) Ein Macropode wird bei 23° C in einem kleinen Aquarium von der Luft abgesperrt. Er verendet nach einer Stunde und 20 Minuten. (Der Macropode bei 18° C hielt, allerdings in einem viel größern und besser durchlüfteten Aquarium, 7 Stunden und 42 Minuten aus.)

Derselbe Versuch bei 32° C mit einem kleinen Macropoden ausgeführt, führt den Erstickungstod des Tieres bereits nach 8 Minuten herbei.

Ebenso wird bei $32\frac{1}{2}$ ° C ein alter und ein junger Macropode unter Netz erstickt. Das kräftigere Tier hält 13 Minuten aus, der kleinere Fisch nur 10 Minuten.

Um mich zu vergewissern, ob nicht die ungewohnt hohe Temperatur die Fische getötet habe, setzte ich einen jungen Macropoden in das kleine Aquarium bei einer Temperatur von 17° C ein und erwärmte das Wasser ganz allmählich (wie dies bei den erstickten Fischen auch gemacht wurde), bis dasselbe eine Temperatur von $32\frac{1}{2}$ ° C angenommen hatte. Meist hielt sich der Fisch an der Oberfläche des Wassers auf, schwamm wenig, hielt aber während einiger Stunden ganz gut aus. Beim langsamen Abkühlen des Wassers fühlte sich der Fisch wieder besser und schwamm bei einer Temperatur von 26—23° C besonders lebhaft umher.

b) In einem kleinen gut durchlüfteten Aquarium wird bei einer Wassertemperatur von 31° C ein *Trichogaster* von der atmosphärischen Luft abgesperrt. Nach $3\frac{1}{2}$ Stunden ist der Fisch erstickt. (Der bei 17° unter Netz gehaltene *Trichogaster* lebte $4\frac{1}{2}$ Tage.)¹⁾

Das Sauerstoffbedürfnis wechselt demnach ungeheuer mit der Temperatur. Da nun bei den Labyrinthici der Sauerstoffbedarf größtenteils durch die Luftatmung gedeckt wird, diese aber direkt der Beobachtung in Form der Aufstiege zugänglich ist, soll im folgenden das Atembedürfnis bei verschiedenen Temperaturen experimentell festgelegt werden.

Versuch 9: In einem ca. 2 Liter haltenden Becherglas, welches als Beobachtungsaquarium hergerichtet wurde, wird dieser Versuch an einem kräftigen Macropoden ausgeführt. Für ein sauerstoffreiches Atemwasser ist durch reichlichen Pflanzenwuchs Sorge getragen. Die Beobachtung wird bei niedrigerer Temperatur begonnen und letztere ganz langsam gesteigert. Wenn die nächstfolgende Beobachtungstemperatur erreicht ist, wird erst $\frac{1}{2}$ —1 Stunde später die Beobachtung bei der betreffenden Temperatur gemacht. Es ergibt sich, daß das Sauerstoffbedürfnis direkt proportional der Temperaturerhöhung ist:

Bei 10° C betragen die Aufstiegsintervalle je 18 Min.						
„	$14,6^{\circ}$ C	„	„	„	7	„
„	20° C	„	„	„	2,5	„
„	$25,5^{\circ}$ C	„	„	„	1,5	„
„	30° C	„	„	„	40	Sek.
„	32° C	„	„	„	29	„

Mein Freund Herr cand. rer. nat. EUGEN BENZ hatte die Liebenswürdigkeit, mit dem Wasser dieses Versuchs einige Sauerstoffanalysen

1) Es ist nicht ratsam, mit derartig hohen Temperaturen zu arbeiten. Geschieht die Überführung von der niedern zur hohen Temperatur auch ganz langsam, so setzt man sich doch leicht der Gefahr aus, für die physiologische Beurteilung des Labyrinths unbrauchbare Befunde zu erhalten. Die *Trichogaster* z. B., die bei uns eingeführt sind und an das verhältnismäßig kalte Aquarienwasser sich angewöhnt haben, leiden bei Temperaturen von 33 — 35° C so sehr, daß sie bald das Gleichgewicht verlieren und ernstlich krank werden. Bei allen Versuchen in dieser Richtung zeigte sich, daß bei einer Temperatur von ca. 26° C die Lebensäußerungen der Labyrinthopneumata energischer sind als bei jeder andern Temperatur.

auszuführen. Bei 14° C war in einem Liter Wasser 6,4 ccm Sauerstoff enthalten, und bei 30° C war immer noch ein Sauerstoffgehalt von 2,94 ccm pro Liter nachweisbar. — Bei 19° C (Versuch 6) waren in vollständig sauerstofffreiem Wasser die Aufstiege alle 50 Sekunden erfolgt, nun gehen sie bei 30° C, obwohl noch ca. 3 ccm Sauerstoff im Liter Wasser enthalten ist, alle 40 Sekunden vor sich. Es kann somit zum geringsten Teil nur die mit der steigenden Temperatur überhand nehmende Sauerstoffarmut des Wassers diese erhöhte Zahl der Aufstiege bedingen, sondern es handelt sich dabei hauptsächlich um die direkte Einwirkung der Wärme auf die Fische selbst. Die gesamten Lebensäußerungen (vermehrtes Atmen, raschere Circulation, lebhaftere Bewegungen, vermehrter Stoffwechsel u. s. f.) sind somit nichts anderes als eine Funktion der Temperatur. Auch die beiden folgenden Versuche bestätigen dies in ganz anschaulicher Weise, wo der Einfluß des Sauerstoffs, so gut als dies praktisch möglich ist, eliminiert wird.

Versuch 9: Die Aufstiege eines *Macropoden* und eines *Trichogaster* werden in einem im Vacuum luftfrei gemachten Wasser bei 27 $\frac{1}{2}$ ° C beobachtet. Die Aufstiegsintervalle betragen beim *Macropoden* 32 Sekunden, beim *Trichogaster* 1 Minute. Bei der nachfolgenden Abkühlung des Wassers auf 16° C unternimmt der *Macropode* alle 1,6 Minuten, der *Trichogaster* alle 3,6 Minuten einen Aufstieg.

Versuch 10 (Gegenversuch von 9): Bei einer Temperatur von 14° C wird ein *Macropode* und ein *Trichogaster* in das im Vacuum luftfrei gemachte Wasser einer Spritzflasche eingesetzt. Der *Macropode* erneuert seinen Luftvorrat alle 1,6 Minuten, der *Trichogaster* alle 17 Minuten. Nun wird das ausgekochte Wasser angewärmt, und bei 27° C werden die Tiere von neuem beobachtet. Da schnappt der *Macropode* alle 30 Sekunden Luft, und der *Trichogaster* alle 1,8 Minuten.¹⁾

Die physiologischen Versuche haben, ebenso wie die morphologischen Untersuchungen, dargetan, daß das Atmen der freien atmo-

1) Einen andern *Trichogaster* in ausgekochtem Wasser beobachtete ich bei einer Wassertemperatur von 15° C. Die Aufstiege erfolgten in Pausen von 7,5 zu 7,5 Minuten. Bei einer Steigerung der Temperatur auf 22° C gingen die Aufstiege alle 4 Minuten vor sich.

sphärischen Luft bei den Labyrinthfischen nicht zu leugnen ist. Warum gerade die Labyrinthfische, wie noch so viele andere Schlammfische, Luftatmer sind, sieht SAGEMEHL (1887, p. 321) in den biologischen Verhältnissen, wie sie bei diesen Fischen angetroffen werden, begründet: Für das Leben im Schlamm oder für Wanderungen auf dem Lande ist unter allen Umständen das Atmen der direkten atmosphärischen Luft rationeller als das Mitführen einer geringen Menge respirablen Atemwassers. Obwohl der Sauerstoff der Luft in höherem Maße vom Wasser aufgenommen wird als der Stickstoff, ist doch der Prozentsatz, den selbst ein mit Luft gesättigtes Wasser an Sauerstoff aufweist, ein äußerst geringer. Dagegen führt die Luft konstant ca. 22 % Sauerstoff. Das umgekehrte gilt für die Kohlensäure. Ein Wasser kann nahezu mit Kohlensäure gesättigt sein, während die Luft fast immer nur ca. 0,04 % Kohlensäure enthält.

Eine eigentümliche Erscheinung, die vielleicht mit dem Luftatmen in Zusammenhang steht, ist die dorsale Lage, die der Mund bei den Labyrinthfischen einnimmt, sowie dessen bedeutende Protraktilität. Gezwungen, in regelmäßigen Pausen aufzusteigen und die Lufterneuerung durch den Mund vorzunehmen, haben die Labyrinthfische allmählich die ursprünglich tiefere frontale Lage des Mundes eingeübt, und es wurde dieser immer mehr dorsalwärts verschoben. Bei der Nahrungsaufnahme wäre aber eine solche Lage des Mundes recht unbequem, ja nahezu unmöglich, wenn die Fische auf dem Grunde ihrer Nahrung nachgehen; darum ist der Mund in so hohem Maße vorstülpter.

Schließlich dürfte es von vergleichend anatomischem Interesse sein, nochmals auf die Tatsache hinzuweisen, daß das Herz der Labyrinthfische gemischtes Blut enthält. Daß auch diese Erscheinung mit dem Luftatmen in Zusammenhang steht, kann wohl kaum bestritten werden, indem es noch eine ganze Reihe von Beispielen gibt, wo amphibisch lebende Fische ihrem Herzen gemischtes Blut zuführen. Insbesondere ist der Kreislauf des *Monopterus javanensis*, der vor kurzem von VOLZ (1906) nachuntersucht wurde, sehr nahe mit dem der Labyrinthfische verwandt, nur sind bei *Monopterus* die Kiemen in bedeutend höherem Maße reduziert als bei den Labyrinthfischen.¹⁾ Aber auch bei den Dipnoern und selbst den Amphibien

1) Daß der Darm von *Monopterus*, wie es sich VOLZ (1906, p. 178 f.) vorstellt, respiratorisch sein soll, halte ich der von VOLZ dargestellten

mit Kiemen und Lungen erinnert der Kreislauf in gewissen Punkten immer noch so sehr an den der Labyrinthopneumata, daß bei der Übereinstimmung gewisser Abschnitte des Gefäßverlaufs bei amphibisch lebenden Tieren von Zufälligkeiten nicht die Rede sein kann.

Abbildung 3 zufolge nicht für erwiesen, da die in der betreffenden Abbildung eingezeichneten Blutgefäße gerade so gut nutritiver Art sein können.

Literaturverzeichnis.

1797. DALDORFF, Natural history of *Perca scandens*, in: Trans. Linn. Soc. London, Vol. 3, p. 62—63.
1831. CUVIER et VALENCIENNES, Histoire naturelle des Poissons, Vol. 7, p. 241—330.
1831. TAYLOR, On the respiratory organs and air-bladder of certain fishes of the Ganges, in: Edinburgh Journ. Sc. (N. S.), Vol. 5, p. 33—50.
1833. MECKEL, J. F., System der vergleichenden Anatomie, Teil 6, Halle.
1838. HYRTL, Beobachtungen aus dem Gebiete der vergleichenden Gefäßlehre, in: Med. Jahrb. österr. Staates (N. F.), Vol. 24, p. 69—91.
1839. MÜLLER, JOH., Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, in: Abh. Acad. Wiss. Berlin aus dem Jahre 1839, p. 175—303.
1846. PETERS, WILH., Ueber eine neue Gattung von Labyrinthfischen aus Quellimane, in: Arch. Anat. Physiol., p. 480—482.
1852. BERGMANN und LEUCKART, Anatomisch-physiologische Uebersicht des Tierreichs. Vergleichende Anatomie und Physiologie, Stuttgart, p. 224.
1853. HYRTL, Ueber das Labyrinth und die Aortenbogen der Gattung *Ophiocephalus*, in: SB. Acad. Wiss., math.-nat. Cl., Vol. 10, Heft 1, p. 148—153.
1853. PETERS, WILH., Ueber das Kiemengerüst der Labyrinthfische, in: Arch. Anat. Physiol., p. 427—430.
1854. STANNIUS, H., Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, 2. Aufl., Berlin, p. 215—216.
1858. CANESTRINI, J., Ueber die Stellung von *Ophiocephalus* im System, in: Verb. zool.-bot. Ges. Wien, Vol. 8, p. 437—440.
1860. —, Zur Systematik und Charakteristik der Anabatinen, *ibid.*, Vol. 10, p. 697—712.

1863. HYRTL, J., Ueber das Leben von *Polyacanthus*, in: Denkschr. Acad. Wiss. Wien, math.-nat. Cl., Vol. 21, p. 11—16.
1864. MITCHELL, On the climbing habits of *Anabas scandens*, in: Ann. Mag. nat. Hist. (3), Vol. 13, p. 117—119.
1866. OWEN, Compar. Anatomy and physiology of Vertebrates, Vol. 1, p. 487.
1868. DAY, FRANCIS, Observations on some of the fresh-water fishes in India, in: Proc. zool. Soc. London, p. 274—288.
1874. DOBSON, G., Notes on the respiration of some species of Indian fresh-water fishes, *ibid.*, p. 312—321.
1886. GÜNTHER, ALB. C. L. G., Handbuch der Ichthyologie (übers. v. HAYEK), Wien, p. 365—369.
1886. ZOGRAFF, NICH., Ueber den sogen. Labyrinthapparat der Labyrinthfische, in: Biol. Ctrbl., Vol. 5, p. 679—686.
1887. SAGEMEHL, M., Die accessorischen Branchialorgane von *Citharinus*, in: Morphol. Jahrb., Vol. 12, p. 307—324.
1888. ZOGRAFF, NIK., On the construction and purpose of the so-called labyr. apparatus of the lab. fishes, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 28, p. 501—512.
1897. DÜRIGEN, BRUNO, Fremdländische Zierfische, 2. Aufl., Magdeburg, p. 69—159.
1900. GRIGORIAN, CONST., Beitr. zur Kenntnis der Luftatmungsorgane der Labyrinthici und der Ophiocephaliden, in: Zool. Anz., Vol. 23, p. 161—170.
1900. SCHACHMAGANOW, TH., Ein eigentümlicher Luftatmungsapparat bei *Betta pugnax*, *ibid.*, Vol. 23, p. 385—387.
1901. GEGENBAUR, CARL, Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, Leipzig.
1901. GRIGORIAN, CONST., Die Luftatmung der Fische, Ref. in: Zool. Ctrbl., Jg. 9, No. 7, p. 218—219.
1904. MEYER, P. E., Die Kiemenhöhle und das Kiemengerüst bei den Labyrinthfischen, Diss. Bern, 1904.
1906. VOLZ, WALTER, Der Circulations- und Respirationsapparat von *Monopterus javanensis* LAC., in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., p. 163—186.
1906. WIEDERSHEIM, R., Grundriss der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere, 6. Aufl.
-

Erklärung der Abbildungen.¹⁾

<i>lh</i> Labyrinthhöhle	<i>lt</i> Labyrinthtasche
<i>ll</i> Labyrinthlamellen	<i>mh</i> Mundhöhle
<i>lst</i> Labyrinthstamm	

Tafel 6.

Fig. 1. *Anabas scandens* var. *macroceph.* Die Mundhöhle der linken Seite ist eröffnet und der Fisch in ventraler schiefer Ansicht dargestellt. *r* Rand, *s* Sinus. 4:3.

Fig. 2. *Anabas scandens.* Das Labyrinth der linken Seite ist freigelegt. *ku* tellerförmiges Nebenorgan, welches den Eingang zur Labyrinthhöhle verschließt. 2:3.

Fig. 3. *Anabas scandens.* Die verschiedenen Knochenstücke, welche den Abschluß der Labyrinthhöhle nach außen und oben bedingen, sind entfernt, um die Lage und Größe der Labyrinthtasche zu zeigen. *r* Rand. 2:3.

Fig. 4. Profil des linken Labyrinths eines *Anabas* *sc.* *v. m.* Der Kiemenbogen ist vom „tellerförmigen Nebenorgan“ ab bis zum Kiemenbogenende (*Kē*) verdickt. *II*, *III* und *IV* sind die Grundplatten, *1* und *5* die Lamellen des Labyrinths. *st* Stilet. 3:1.

Fig. 5. Schädel eines *Anabas scandens* von der Seite gesehen. Bez. folgt in Fig. 7. *pfr* Postfrontale. 1:1.

Fig. 6. *Anabas* *sc.* Der 1. Kiemenbogen ist mit dem Labyrinth herausgenommen, um die Insertion der Labyrinthtasche am 2. Kiemenbogen zu zeigen. *Ki. I* 1. Kieme, *Ki. II* 2. Kieme. 2:3.

1) Die Figg. 1—14 wurden von Herrn KIENNINGERS gezeichnet, die übrigen (mit Ausnahme der Photographien) habe ich selbst angefertigt.

Fig. 7. *Anabas sc.* Schädel in ventraler Ansicht schief von hinten. 1 : 1.
bs Basisphenoid, *ep* Epioticum, *fr* Frontale, *g* Gehörkapsel, *hy*
 Hyomandibularbogen, *o* Operculum, *o. b* Occ. basilare, *o. l* Occ.
 laterale, *orb* Orbitalknochen, *o. s* Occ. superius, *pa* Parietale, *p. o*
 Präoperculum, *p. s* Parasphenoid, *pt* Pteroticum; *s. o* Suboperculum,
vo Vomer.

Fig. 8. *Anabas sc. v. m.* Das Mundhöhlendach ist bloßgelegt, um
 die Verbindung zwischen Mund- und Labyrinthhöhle zu veranschaulichen.
e Eingang zur Labyrinthhöhle; derselbe ist halb geöffnet, von unten her
 ragt der knopfförmige Fortsatz (*kn*) des 1. Kiemenbogens in die Öffnung.
g verdickte Gaumenschleimhaut, *kn* tellerförmiges Nebenorgan. 2 : 1.

Fig. 9. Labyrinthtasche von *Trichogaster fasc.* *a* Austrittsöffnung
 aus der Labyrinthhöhle. 1 : 1.

Fig. 10. Labyrinth des *Trichogaster.* *II, III, IV* sind die 3 Grund-
 platten des Labyrinths. 4 : 3.

Fig. 11. Rechtes Labyrinth des *Trichogaster* im Profil. *1* ist die
 durch Umkrepelung von *III* entstandene, am weitesten nach innen gelegene
 Lamelle. 3 : 1.

Fig. 12. *Trichogaster fasc.* Das Labyrinth ist mit einem Teil des
 1. Kiemenbogens herausgenommen, um die Befestigung der Tasche am
 obern Drittel des 2. Kiemenbogens zu demonstrieren. *Ki. I* 1. Kieme,
Ki. II 2. Kieme, *q* Hauptverankerungsstelle der Tasche. 4 : 3.

Fig. 13. Labyrinthtasche von *Macropodus viridi-auratus.* Die Taschen-
 wand ist an ihrem ventralen äußern Ende etwas hochgezogen, um den
 wulstig verdickten Taschenrand *r* zu zeigen, der in eine entsprechende
 Grube des 1. Kiemenbogens paßt. *s* Verwachsungsstreifen. 4 : 3.

Fig. 14. Linkes Labyrinth von *Macropodus.* *I, II* und *III* sind die
 das Labyrinth zusammensetzenden Platten. 4 : 1.

Fig. 15. Jungdliches Labyrinth von *Macropodus.* Platte *I* ist erst
 andeutungsweise vorhanden. 4 : 1.

Fig. 16. Linkes Labyrinth eines erwachsenen *Macropodus*; die
 Platte *I* hat ihre größtmögliche Ausbildung erreicht. 2 : 1.

Fig. 17. Zuführende und abführende Labyrinthtaschengefäße der
 äußern Seite von *Anabas sc. v. m.* *a. s. e* Art. sacculi ext., *1, 2, 3* die
 Hauptäste dieser Arterie. 11 : 3.

Fig. 18. Labyrinth eines *Anabas sc. v. m.*, in welches die größern
 zuführenden Labyrinthgefäße eingezeichnet sind. *II, III, IV* Grundplatten,
u Umbiegungsrand der Platte *IV* zur Bildung der Lamelle *5*. Der Um-
 biegungsrand der Platte *III* in die Lamelle *1* ist nicht angedeutet. *kn*
 tellerförmiges Nebenorgan. 3 : 1.

a. l Art. labyrinthica, *a. b. e* Art. branch. eff., *a. b. a* Art.
 branch. aff.

Fig. 19. Aortenbildung bei *Trichogaster.* Linke Seite. 8 : 3.

ao Aorta, *car* Carotis, *g* Gehörkapselregion, *n* Nierengefäßchen,
sel A. subclavia (entspringt rechterseits).

Fig. 20. Aortenbildung bei *Trichogaster*. Rechte Seite. Bezeichnung wie in Fig. 19. 8:13.

int Intestinalarterie, *z* vereinigte abführende Kiemenarterien 3 und 4 der linken Seite.

Tafel 7.

Fig. 21. Photographische Aufnahme der injizierten Labyrinthtasche der linken Seite von *Anabas sc. v. m.*, äußerer Teil. Diese Photographie soll ein Übersichtsbild über die Anordnungsweise und die Gestalt der Wundernetze auf der Tasche geben. 15:1.

Fig. 22. Photographie eines Teils der innern Labyrinthtasche von *Anabas sc. v. m.* 16:1.

Fig. 23. Profilansicht der Labyrinthtasche von *Anabas sc. v. m.* zur Darstellung der innern, hintern und obern Gefäßverhältnisse der Tasche. 6:1.

a. s. e Art. sacc. ext., *a. s. i* Art. sacc. int., *v. j* Vena jugularis, *v. l* Vena labyrinthica, *v. s. e* Vena sacc. ext., *v. s. i* Vena sacc. int.

Fig. 24. Photographie eines Teils der injizierten Labyrinthtasche von *Trichogaster*. 25:1.

Fig. 25. Photographie eines Taschenteils von *Macropodus*. Nur die Arterien sind injiziert, in den Venen haben sich die Blutkörperchen angestaut und bringen die Venen auf diese Art zur Darstellung. 20:1.

Fig. 26. Zuführende Labyrinth- und zuführende Taschengefäße von *Trichogaster fasc.* *a. l* Art. labyrinthica, *a. s. e* Art. sacc. ext. 4:1.

Fig. 27 zeigt die Einmündung der Vena labyrinthica (*v. l*) in die Vena jugularis (*v. j*) bei *Anabas. ao* Aorta, *car* Carotis, *v. s* Venae sacculi, *III* 3. Kieme, *IV* 4. Kieme. 5:2.

Tafel 8.

Fig. 28. Die abführenden Labyrinthganggefäße und die zuführenden Taschengefäße von *Trichogaster fasc.* 10:3.

a. s. i Art. sacc. int., *v. j* Vena jugularis, *v. l* Vena labyrinthica, *v. s. e* Vena sacc. ext.

Fig. 29. *Anabas sc. v. m.* Ventralansicht der Aorta und der sie zusammensetzenden Gefäße. 8:3.

ao Aorta, *coel* Coeliaca, *car* Carotis, *ps* Pseudobranchie, *sc* A. subclavia.

Fig. 30. Photographie eines Teils der Labyrinthplatte *III* von *Anabas sc. v. m.* Zur Demonstration der Verteilung der Wundernetze auf dem Labyrinthapparat. 20:1.

Fig. 31. Photographie eines Labyrinthtaschenteils von *Macropodus* zur Demonstration der injizierten Wundernetze. 26:1.

Fig. 32. Labyrinthtasche von *Macropodus* quer geschnitten. *cp* Plattenepithel, *bs* Basalmembran, *ek* Endothelkern. ZEISS, Ok. 4, Öl-imm. $\frac{1}{12}$; Zeichenapparat von ABBÉ.

Fig. 33. Querschnitt durch das Labyrinthepithel von *Macropodus*. *ep* Plattenepithel, *e* Bindegewebszapfen, *ek* Endothelkern. ZEISS Ok. 4, Ölimm. $\frac{1}{12}$; Zeichenapparat von ABBÉ.

Fig. 34. Brücke zwischen 2 Capillargebieten der Tasche. *Q* (Eos.-Häm.), *ep* Epithel, *cap* Capillaren, *s. z* Schleimzellen. ZEISS, Ok. 1, Ölimm. $\frac{1}{12}$; Zeichenapparat von ABBÉ.

Tafel 9.

Fig. 35. Kombination von 4 Wundernetzen bei *Anabas* 1, 2, 3, 4, 90:1.

Fig. 36. Kombination von 3 Wundernetzen bei *Anabas* 1, 2, 3. *R. v* Ringvenen, die in die Sammelvenen *V* übergehen. 90:1.

Fig. 37. Wundernetz der Tasche von *Anabas*. *A* Hauptast der Arteria sacc. ext., *V* Begleitvene. Die übrigen Bezeichnungen wie in Fig. 40. 90:1.

Fig. 38. Wundernetz der *Anabas*-Tasche. *r*₁ und *r*₂ sind Ringvenen. Bezeichnungen wie in Figur 40. 90:1.

Fig. 39. Einzelnes Wundernetz der Tasche von *Macropodus*. *a* zuführende Wundernetzarterie, *R. v* Ringvene, *v* Venenstämmchen, das sich aus dem Zusammenfluß der beiderseitigen Ringvenen gebildet hat. 66:1.

Fig. 40. Einzelnes Wundernetz der Tasche von *Anabas*. Das durch die Arterie *a* in das Wundernetz eintretende Blut sammelt sich in der Ringvene *v*, die dann ihrerseits in eine größere Vene einmündet. *c* Verbindungsbrücke zu einem benachbarten Wundernetz. 90:1.

Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.

Von

Samuel Schaub aus Basel.

Mit Tafel 10–11 und 18 Abbildungen im Text.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Vorwort	306
B. Die postembryonale Entwicklung der äußern Körpergestalt	307
I. Einleitende Bemerkungen	307
II. Die Proportionen von <i>Ardea purpurea</i>	310
III. Die Proportionen von <i>Ardea cinerea</i>	317
IV. Die Proportionen von <i>Nycticorax griseus</i>	322
C. Die postembryonale Entwicklung der Fußbekleidung von <i>Ardea purpurea</i>	326
I. Die Fußbekleidung von Nestling II	326
II. Die Fußbekleidung von Nestling IV	328
D. Die postembryonale Entwicklung des Gefieders von <i>Ardea purpurea</i>	331
I. Einleitende Bemerkungen	331
II. Die Pterylose des Erwachsenen	337
III. Die Pterylose von Nestling II	354
IV. Die Veränderungen des Gefieders im Laufe der post- embryonalen Entwicklung	365
V. Allgemeine Charakteristik des Nestkleides	374
VI. Die Mechanik der Federanordnung	376
VII. Die Puderdunen von <i>Ardea purpurea</i> und ihre Onto- genese	383
VIII. Zur vergleichenden Anatomie der Puderdunen	388
E. Zusammenfassung der Resultate	398

A. Vorwort.

Die vorliegende Arbeit ging von dem Gedanken aus, die Entwicklung eines Vogeltypus vom Moment des Ausschlüpfens bis zum erwachsenen Zustand in allen ihren Einzelheiten zu verfolgen und im Anschluß daran, ausgehend von diesem ersten Typus, die postembryonale Entwicklung einer möglichst großen Zahl verwandter Formen mit diesem zu vergleichen.

Diese Aufgabe wurde aber nur teilweise gelöst, indem nur die Entwicklung der äußern Körpergestalt und des Integuments von *Ardea purpurea* untersucht worden ist. Vergleiche mit verwandten Formen konnten nur in dem Abschnitt über die Proportionen gezogen werden.

Die Untersuchung des Federkleides förderte so empfindliche Lücken in unserer Kenntnis dieses Organs zutage, daß sich die Notwendigkeit ergab, diese Lücken vorerst nach Möglichkeit auszufüllen und erst auf Grund des neuen Tatbestandes die postembryonale Entwicklung des Gefieders festzustellen. Das Federkleid bot infolgedessen Stoff zu so eingehender Betrachtung, daß der pterylographische Abschnitt der Arbeit einen ganz unvorhergesehenen Umfang erreichte und darum auch ihren Hauptbestandteil bildet.

Zur Untersuchung gelangten:

1. Eine Serie von 4 Nestlingen von *Ardea purpurea*.
2. 2 erwachsene Exemplare von *Ardea purpurea*.
3. 2 Nestlinge und 1 erwachsenes Exemplar von *Ardea cinerea*.
4. 2 Nestlinge und 1 erwachsenes Exemplar von *Nycticorax griseus*.

Diese Vögel wurden einem umfangreichen Material entnommen, das mir Herr Prof. RUD. BURCKHARDT freundlichst zur Verfügung gestellt hatte und das mir auch Gelegenheit bot, mich über Nestvögel im allgemeinen zu orientieren.

Außerdem wurden noch verschiedene Vögel in bezug auf die Puderdünen untersucht. Sie sind am Anfang des betreffenden Kapitels aufgezählt.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. RUD. BURCKHARDT. Ich spreche ihm an dieser Stelle meinen wärmsten Dank für die vielen wertvollen Unterstützungen, die er mir bei der Ausführung derselben zuteil werden ließ, aus.

Ferner bin ich Herrn Prof. FR. ZSCHOKKE, dem Direktor der Zoologischen Anstalt, in welcher ich meine Arbeit ausführte, sowie

Herrn Dr. F. SARASIN für die freundliche Überlassung von Vergleichsmaterial aus dem Basler Museum, endlich Herrn Dr. ROUX, Assistenten am Museum, zu besonderm Dank verpflichtet.

B. Die postembryonale Entwicklung der äußern Körpergestalt.

I. Einleitende Bemerkungen.

Im Folgenden soll der Versuch gemacht werden, die Entwicklung der äußern Körpergestalt einiger Ardeiden zu verfolgen und zwar durch die Bestimmung der Wandlungen, welche die Proportionen im Laufe des postembryonalen Lebens erfahren.

Das Studium der Proportionen embryonaler Formen und ihre Vergleichung mit den Größenverhältnissen der Erwachsenen ist bisher gänzlich vernachlässigt worden. Wir kennen bis heute nur die Proportionsverschiebungen eines einzigen Vogels, *Rhinocetus jubatus*, durch die Monographie des Nestlings von R. BURCKHARDT. Außerdem gibt nur STUDER in der Beschreibung der Nestvögel der Kerguelen einige Angaben über Flügelproportionen, die aber zu keinen weitem Schlußfolgerungen verwertet werden und auch nicht in allen Fällen den Proportionen der Erwachsenen gegenübergestellt werden.

Ich ließ es mir in erster Linie angelegen sein, eine Methode zu finden, welche gestattet, auf Grund weniger Messungen die Proportionen eines Vogels in ihren wesentlichen Zügen festzulegen. Die Messungen wurden auf solche Körperteile beschränkt, deren Grenzen ohne weiteres kenntlich sind. Die Proportionen des Rumpfskelets, obschon einzelne Maße, wie die Längen des Brustbeins und des Beckens, auch äußerlich wenigstens annähernd bestimmbar sind, wurden weggelassen. Die Veränderungen ihrer Größenverhältnisse werden nur durch Bestimmung ihrer Beziehungen zur Wirbelsäule verständlich und können nur richtig eingeschätzt werden, wenn das Skelet in seiner Gesamtheit als Ausgangspunkt für die Forschung dient.

Die Messungen wurden an allen Vögeln in derselben Weise durchgeführt, sodaß die unvermeidlichen Ungenauigkeiten bei sämtlichen Maßen annähernd gleichgroß sind und demnach für die Vergleichung außer Betracht fallen dürfen. Im übrigen muß ich, wie FÜRBRINGER es getan hat, um eine möglichst freie Auffassung der gegebenen Zahlen bitten.

FÜRBRINGER betont, daß absolute Zahlen nicht imstande sind,

einen anschaulichen Vergleich der Größenverhältnisse verschiedener Individuen zu ermöglichen. Er begegnet diesem Mangel dadurch, daß er sämtliche Maße auf die mittlere Länge eines Dorsalwirbels bezieht und somit Zahlen erhält, die ohne weiteres miteinander verglichen werden können.

Für unsere Zwecke war es unumgänglich notwendig, die Einheit, auf welche die Messungen zu beziehen sind, an dem gemessenen Individuum selbst zu bestimmen. Es gilt dies sowohl für Nestvögel als auch für Erwachsene, da es bei jenen fast unmöglich, bei diesen wenigstens sehr unwahrscheinlich ist, daß man Individuen von derselben Größe und demselben Alter erhält. Es mußte darum ein Weg gefunden werden, der erlaubte, die Dorsalwirbeleinheit ohne weitgehende Präparation des Skelets zu bestimmen. Es war dies aber nur möglich, wenn auf die Messung der Wirbelkörper verzichtet wurde und an ihrer Stelle die Länge der Spinalfortsätze gemessen wurde. Bei den Nestlingen genügte ein Einschnitt in die Haut, um die interspinalen Ligamente sichtbar zu machen, während es bei den ältern Vögeln nötig war, die Muskulatur teilweise wegzupräparieren. Es wurden jeweils 4 Dorsalwirbel gemessen und daraus die mittlere Länge eines Wirbels berechnet. Die so erhaltene Einheit wird wohl kaum von der am Skelet gemessenen Dorsalwirbeleinheit wesentlich differieren, jedenfalls ersetzt sie diese vollkommen.

Um die Veränderungen der relativen Längen der einzelnen Abschnitte der Wirbelsäule und der Extremitäten möglichst anschaulich darzustellen, wurden diese Maße zu schematischen Zeichnungen der untersuchten Stadien zusammengestellt. An der Hand dieser Schemata läßt sich das relative Wachstum dieser Körperteile ohne weiteres ablesen.

Im folgenden Kapitel sollen zunächst die Proportionen von 3 verschiedenen Stadien von *Ardea purpurea* geschildert werden. Der darauf folgende Abschnitt über die Proportionsverschiebungen im Lauf der postembryonalen Entwicklung muß im großen ganzen ebenfalls auf eine Schilderung beschränkt werden, da an eine Deutung dieser Veränderungen noch kaum gedacht werden kann. Es läßt sich höchstens die Richtung angeben, in welcher die zukünftige Forschung diesem Ziel näher zu rücken imstande sein wird. Daß es möglich sein wird, bei genügendem Vergleichsmaterial eine große Zahl von Proportionsverschiedenheiten der Entwicklungsreihen physiologisch zu deuten, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ihre Deutung hat in erster Linie nach 2 Richtungen hin anzusetzen. Auf der

Tabelle I. *Ardea purpurea*.

Maße von 3 Nestlingen (N I, N III, N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

	N I		N III		N IV		E	
	mm	DV	mm	DV	mm	DV	mm	DV
1. Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3		4		7,3		13,5	
		1		1		1		1
2. Steiß - Schnabelspitze	140		182		355		710	
		43,3		45,6		48,6		52,6
3. Kopflänge (dorsal)	47		60		102		170	
		15,6		15		14		12,6
4. Kopfhöhe	19		27		32		33	
		6,3		6,2		4,4		2,4
5. Schnabellänge (dorsal)	16		21		45		108	
		5,3		5,3		6		8
6. Hinterer Rand des Ohres—Oberschnabelspitze	35		45		77		163	
		11,6		11,3		10,5		12,1
7. Hinterrand der Nasenspalte—Oberschnabelspitze	12,5		18		35		97	
		4,2		4,5		4,8		7,2
8. Umfang der Schnabelwurzel	33		38		50		60	
		11		9,5		6,8		4,4
9. Umfang des Schnabels über dem Nasenloch	27		35		50		55	
		8,7		8,7		6,8		4
10. Länge des Halses	47		73		160		380	
		15,6		18,2		22		29
11. Mittlere Länge eines Halswirbels	2,5		3,8		8,5		20	
		0,82		0,96		1,16		1,48
12. Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	41		53		90		150	
		13,6		13,2		12,3		11,1
13. Länge des Oberarmes	17		30		62		130	
		5,8		7,5		8,5		9,6
14. Länge des Unterarmes	17		27		55		155	
		5,8		6,9		7,5		11,5
15. Länge der Hand	15		22		45		115	
		5		5,6		6,2		8,5
16. Länge des Unterschenkels	22		37		65		160	
		7,5		8,7		8,9		11,8
17. Länge des Laufes	17		22		45		105	
		5,6		5,6		6,2		7,8
18. Länge von Zehe I	15,5		22		50		70	
		5,2		5,5		6,8		5,2
19. Länge von Zehe II	16		25		62		97	
		5,3		6,2		8,7		7,2
20. Länge von Zehe III	23		32		80		130	
		7,6		8,1		11		9,6
21. Länge von Zehe IV	18		26		67		100	
		6		6,5		9,2		7,4

einen Seite wird es sich um Merkmale handeln, die bei Embryonalformen sich allgemein finden, andererseits werden sich einzelne Eigentümlichkeiten der Proportionen auf die speziellen Bedürfnisse des Nestlebens zurückführen lassen. Erst nach Ausscheidung dieser Merkmale wird es möglich sein zu prüfen, ob einige der Größenverschiebungen genealogisch deutbar sind. Über die Proportionen von Embryonalformen im allgemeinen und von ältern Vogelembryonen im speziellen wissen wir leider noch gar nichts, da die bisherigen Arbeiten nur jüngere Stadien berücksichtigten. Wir werden uns darum darauf beschränken müssen, in den einzelnen Fällen anzudeuten, in welcher Richtung eine Erklärung zu suchen wäre.

Im Anschluß an die Proportionen von *Ardea purpurea* werden diejenigen von *Ardea cinerea* und *Nycticorax griseus* mit ihnen verglichen. Ziel dieses Kapitels ist weniger die Feststellung von Differenzen zwischen den Nestlingen der 3 Reiher, als die Herausarbeitung der allen gemeinsamen Proportionen und Wachstumsverschiebungen.

II. Die Proportionen von *Ardea purpurea*.

a) Die einzelnen Entwicklungsstadien.

Das am meisten in die Augen fallende Merkmal des erwachsenen Purpureihers ist der Schlankwuchs des Tieres, der sich hauptsächlich in der großen Länge des Halses und in der auffallenden Streckung der Zehen äußert. In der Größe der letztern unterscheiden sich die Purpureihler von allen übrigen Reiher, sodaß sie auf Grund dieses Merkmals schon als Genus *Phoyx* von *Ardea* abgetrennt worden sind.

Die folgenden Maße, die in der Tabelle I übersichtlich zusammengestellt sind, wurden an einem Exemplar von 13,5 mm Dorsalwirbeleinheit gefunden.

Der Kopf ist 170 mm oder 12,5 Dorsalwirbeleinheiten (DV) lang. Er verdankt diese Länge in erster Linie dem langen dünnen Schnabel, dessen dorsale Länge 105 mm beträgt. Er mißt also nicht weniger als $\frac{3}{5}$ der ganzen Kopflänge. Das Nasenloch liegt beinahe am hintern Schnabelende und ist 15 mm lang. Mehr als die Hälfte der Körperlänge entfällt auf den Hals. Von 52,6 DV nimmt er 29 DV in Anspruch, sodaß auf Kopf und Rücken zusammen noch 23,6 DV kommen. Die beiden letztern Abschnitte verhalten sich zueinander wie 1,1:1, d. h. der Kopf ist ein wenig länger als die

thoracocaudale Wirbelsäule. Nur wenig länger als der Hals ist der Flügel mit 29,6 DV Länge. Der freie Abschnitt der Hinterextremität steht mit 29,2 DV zwischen Hals und Flügel. Die absoluten Maße dieser Körperteile sind: Hals 380 mm, Hinterextremität 395 mm, Flügel 400 mm, sie differieren also nur um wenige Millimeter.

Der längste Abschnitt des Flügels ist der Unterarm, am kürzesten ist die Hand. An der Hinterextremität hat hingegen der Unterschenkel die größte Länge, während der Lauf 4 DV kürzer ist. Ungefähr die Mitte zwischen Lauf und Unterschenkel hält die Mittelzehe. Sie ist 2 DV länger als der Lauf. Die Reihenfolge der Zehen nach ihrer Länge geordnet, ist folgende: I = 5,2 DV; II = 7,2 DV; IV = 7,4 DV; III = 9,6 DV.

Ganz andere Proportionen zeigt N IV, ein Nestling von der Dorsalwirbeleinheit 7,3 mm. Das Tier läßt sich eben noch als Reiher erkennen, doch ähnelt der Kopf viel eher dem einer Rohrdommel als dem schlanken, fast pfriemenartigen Kopf des Purpurreihers.

Die Kopflänge beträgt 102 mm = 14 DV. Davon entfallen nur 6 DV, also weniger als die Hälfte, auf den Schnabel. Die Nasenspalte liegt 10 mm vor der Schnabelwurzel (beim Erwachsenen 11 mm), sodaß sie infolge der Verkürzung des Schnabels mehr in seine Mitte gerückt erscheint. Die Kopfhöhe verhält sich zur Kopflänge wie 1 : 2,3.

Der Hals tritt bei weitem nicht so stark hervor wie beim Erwachsenen. Er mißt nur 22 DV, d. h. weniger als die Hälfte der Gesamtwirbelsäule. Die thoracocaudale Wirbelsäule mißt wie der Kopf mehr DV als beim Erwachsenen, nämlich 12 DV. Die beiden Körperteile, Kopf und Rumpf, stehen noch in demselben Verhältnis zueinander wie bei diesem.

Der Flügel ist um wenigens länger als der Hals (22,1 DV). Von seinen Abschnitten prävaliert der Oberarm mit 8,5 DV, am kürzesten ist die Hand.

Eigentümliche Proportionen zeigt die Hinterextremität. Ihr freier Abschnitt mißt 26 DV, ist also länger als Flügel und Hals. Von diesen 26 DV entfallen 11 DV auf die Mittelzehe, welche beinahe doppelt so lang ist wie der Lauf und relativ länger als beim Erwachsenen.

Das nächstjüngere Stadium N III mit 4 mm Dorsalwirbeleinheit zeigt in seinen Proportionen gar keine Anklänge mehr an den erwachsenen Purpurreiher. Der Kopf hat mit 15 DV eine bedeutende relative Größe. Nur ein Drittel dieser Länge entfällt auf den

kurzen gedrunghenen Schnabel, in dessen Mitte die Nasenspalte liegt. Kopfhöhe und Kopflänge verhalten sich wie 1:2,2. Der Hals hat eine bedeutende Reduktion erfahren, indem er nur noch 18,2 DV mißt. Dagegen ist die Rumpfwirbelsäule relativ länger als bei N IV. Thoracocaudale Wirbelsäule und Kopf stehen in demselben Verhältnis wie bei den ältern Stadien, ebenso Flügel und Hals. Der längste Abschnitt der Vorderextremität ist der Oberarm, wenig kürzer ist der Unterarm, die geringste Länge besitzt die Hand. Die freie Hinterextremität mißt 22,4 DV. Davon entfallen 8,1 DV auf die 3. Zehe, 5,6 DV auf den Lauf und 8,7 DV auf den Unterschenkel. Die Zehen sind relativ viel kürzer als bei N IV.

Die beiden jüngsten Nestlinge stimmen in ihren Proportionen beinahe überein. Der ältere hat eine Dorsalwirbeleinheit von 3,2 mm, der jüngere eine solche von 3 mm. Ich beschränke mich deshalb auf die Beschreibung des jüngsten Stadiums N I.

Der etwa 2 Tage alte Nestling ist ein komisches Geschöpf, anscheinend nur aus dem Rumpf und dem ihm durch seinen Dunenschopf an Größe nicht nachstehenden Kopf bestehend (s. Taf. 10).

Der Kopf zeigt in seiner relativen Größe eine geringe Zunahme gegenüber N III. Der Hals mißt bloß 15,6 DV, also 13,4 DV weniger als beim Erwachsenen. Die thoracocaudale Wirbelsäule verhält sich auch hier zum Kopf wie 1:1,1, ist aber nur 2 DV kürzer als der Hals, der dieselbe Länge hat wie der Kopf.

Der Flügel mißt 16,6 DV, ist also wie bei den ältern Stadien etwas länger als der Hals. Oberarm und Unterarm sind gleich lang, die Hand ist etwas kürzer. Die Länge der freien Hinterextremität beträgt 20,7 DV. Davon entfällt mehr als ein Drittel auf die Mittelzehe, welche schon bei diesem Stadium eine bedeutende Länge hat. Wie beim Erwachsenen ist sie 2 DV länger als der Lauf.

b) Die Proportionsverschiebungen während der Entwicklung.

Wie sich schon aus der Beschreibung der einzelnen Entwicklungsstadien ersehen läßt, sind die Veränderungen der Proportionen während des postembryonalen Lebens ganz gewaltige. In welcher Weise diese Verschiebungen vor sich gehen, soll im Folgenden des Nähern besprochen werden (vgl. Fig. A).

Das Wachstum eines Körperteils drücke ich aus durch einen Wachstumsquotienten (Wq), der nach folgender Formel gefunden wurde:

$$\frac{El}{E DV} : \frac{Nl}{N DV} = x : 1$$

wobei l die absolute, DV die auf einem Dorsalwirbel bezogene Länge des betreffenden Körperteils bedeutet. El und E DV sind die Maße des Erwachsenen. Nl und N DV diejenigen des jüngsten Nestlings. Dieser Quotient gibt also an, wieviel mal mehr ein Körperteil an Länge zunimmt als ein Dorsalwirbel.

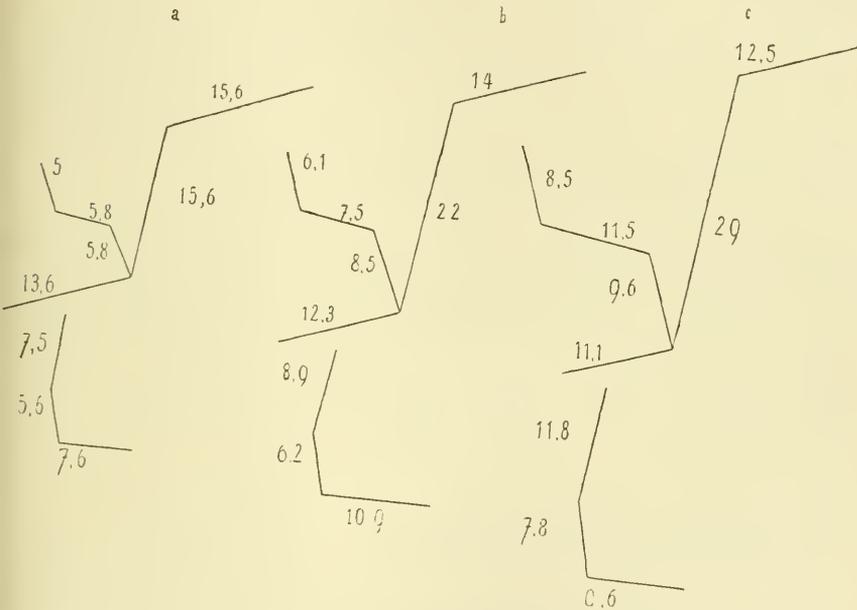


Fig. A. *Ardea purpurea*.

Schematische Darstellung der Proportionen von 3 Entwicklungsstadien.

a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 7,3 mm.

c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 13,5 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Die Wirbelsäule (Steiß—Schnabelspitze) zeigt eine konstante Zunahme, sie wächst von 43 DV auf 53 DV. Ihr Wq ist demnach 1,2. Ihre einzelnen Abschnitte verhalten sich aber ganz verschieden. Die relative Größenzunahme ist nämlich allein durch die starke Streckung des Halses bedingt. Die Wq der Abschnitte sind:

Kopf	0,8
Hals	1,8
Rumpf	0,8

Der Hals wächst demnach fast doppelt so rasch wie ein Dorsalwirbel, während die übrigen Teile beim Erwachsenen weniger DV messen als beim Nestling, also langsamer wachsen. Die mittlere Länge eines Halswirbels wächst von 0,82 DV auf 1,48 DV.

Die Rumpfwirbelsäule zeigt in ihrem vordern Abschnitt, den Dorsalwirbeln, stärkeres Wachstum als im lumbosacralen Teil. Ersterer hat den Wq 1, die ganze thoracocaudale Wirbelsäule hingegen nur 0,8. Es tritt also während des postembryonalen Lebens insofern eine Verschiebung ein, als die 4 Dorsalwirbel nach und nach einen größeren Teil der Rumpfwirbelsäule in Anspruch nehmen, nämlich beim jüngsten Nestling etwas weniger, beim Erwachsenen etwas mehr als ein Drittel der thoracocaudalen Wirbelsäule.

Der Wq des Kopfes ist trotz der augenfälligen Streckung des Schnabels nur 0,8. Gehirnkapsel + Augen und Schnabel verhalten sich gerade entgegengesetzt. Jene dominieren beim Nestling und treten während der Entwicklung mehr und mehr zurück, dieser wächst dagegen zu bedeutender Länge heran. Sein Wq ist 1,5. Die relative Abnahme der gesamten Kopflänge ist demnach auf die relative Abnahme von Gehirn und Augen zurückzuführen. Die Gewichtsverhältnisse der beiden Teile des Kopfes sind folgende:

	N II	E
Gewicht von Gehirn + Augen	3,53 g	8,2 g
Gewicht der übrigen Kopfteile	5,2 „	37,5 „

Die Prävalenz von Gehirn und Augen über die übrigen Teile des Kopfes ist eine allgemeine Eigenschaft embryonaler Formen, die in der frühzeitigen Ausbildung jener Teile ihre Erklärung findet. Es scheint, daß diese embryonalen Proportionen bei Vögeln auffallend lange beibehalten werden.

Sehr deutlich läßt sich die starke Beteiligung der Schädelkapsel bei der Umgestaltung des Kopfes an der Länge Ohr—Schnabelspitze erkennen. Diese wächst in den ersten Entwicklungsperioden langsamer als ein Dorsalwirbel und zeigt erst von N IV bis E eine Zunahme an Dorsalwirbeleinheiten, während die dorsale Schnabellänge schon von N III—N IV relativ zunimmt. Die zwischen Ohr und Schnabelwurzel liegende Partie der Schädelkapsel verzögert also die relative Zunahme jener Länge beträchtlich.

Das Wachstum des Schnabels selbst ist keineswegs einheitlich. Vielmehr verhalten sich die Abschnitte vor und hinter dem Nasenloch völlig verschieden. Der Wq des vor diesem gelegenen Teiles ist 1,7, also größer als der des ganzen Schnabels. Hieraus ergibt sich ein relativ geringes Wachstum des Schnabelgrundes, das sich darin äußert, daß beim Nestling die Distanz Nasenloch—Schnabelwurzel nur wenig kürzer ist als beim Erwachsenen. Das bedeutet aber nichts anderes, als daß das Nasenloch bei diesem am Hinterende des Schnabels liegt, bei jenem aber in seiner Mitte. Die Streckung der Schnabelspitze erfolgt erst in einer verhältnismäßig späten Periode des Nestlebens (N IV—E). Der relative Umfang des Schnabels nimmt während der Entwicklung allmählich ab, mit einiger Beschleunigung in den spätern Perioden.

Von besonderm Interesse ist die Tatsache, daß Kopflänge und Rumpfwirbelsäule während der ganzen postembryonalen Entwicklung in demselben Verhältnis stehen. Beide haben denselben Wachstumsquotienten, wachsen also gleich rasch. Etwas ähnliches zeigt sich bei der Vergleichung von Flügel und Hals. Beide haben den Wq 1,8, beide stehen während der ganzen Entwicklung in demselben Verhältnis. Die Wq der einzelnen Flügelabschnitte sind:

Hand	1,7
Unterarm	2
Oberarm	1,6

Der Unterarm eilt in den spätern Perioden der Entwicklung den andern Teilen im Wachstum voraus, sodaß er beim Erwachsenen den längsten Abschnitt des Flügels bildet, während bei den Nestlingen der Oberarm die größte Länge hat.

Die Bedeutung des großen Wachstumsquotienten der Vorderextremität erfährt eine Beleuchtung durch den Vergleich von *Ardea purpurea* und *Rhinocetus*. Bei diesem beträgt der nach unserer Formel berechnete Wq des Flügels bloß 1,4. Nun ist aber der Kagu ein Vogel mit unzweifelhaft reduziertem Flugvermögen, während der Reiher sehr gut fliegt. Es scheint demnach, daß kleinere Wachstumsquotienten des Flügels ein Merkmal geringerer Flugfähigkeit bilden können, doch läßt sich die Frage bei dem geringen Vergleichsmaterial noch nicht beantworten. Zutreffend wird die obige Deutung jedenfalls nur in solchen Fällen sein, wo die Unfähigkeit zum Fliegen sich bereits in einer Reduktion der Flügellänge kund gibt. Im übrigen ist sehr beachtenswert, daß der Wachstumsquotient des

Flügels viel größer ist als der der freien Hinterextremität, während beide beim Erwachsenen gleichlang sind. Dies weist darauf hin, daß das Hauptwachstum der letztern in eine frühere Periode fällt als das des Flügels. Die Folge davon ist, daß die Hinterextremität beim Nestling prävaliert, die Vorderextremität aber als ontogenetisch retardiert erscheint.

Der Wachstumsquotient der freien Hinterextremität ist 1,4. Sie wächst um ca. 8 DV. Davon entfallen 2 DV auf die Mittelzehe, 2 DV auf den Lauf und 4 DV auf den Unterschenkel. Die Wq dieser Abschnitte sind:

Unterschenkel	1,6
Lauf	1,4
Mittelzehe	1,3

Der Unterschenkel wächst am stärksten am Anfang und am Ende der postembryonalen Entwicklung. Zwischen den Stadien N III und N IV ist sein Wq = 1. Der Lauf erfährt erst in den spätern Perioden eine wesentliche Streckung.

Eigentümliche Wachstumsverhältnisse haben die Zehen. In den ersten Perioden des Nestlebens zeigen sie eine konstante Zunahme an Dorsalwirbeleinheiten. So ist z. B. der Wq der Mittelzehe von N I—N IV = 1,4. Bei N IV hat aber diese rasche Streckung ihren Höhepunkt erreicht und der Wq sinkt von da an unter 1. Für die Mittelzehe ist er von N IV—E bloß 0,8.

Aus den Beschreibungen des Nestlebens der Reiher durch NAUMANN und BREHM scheint hervorzugehen, daß die ältern Nestlinge sich nicht nur zeitweise am Rande des Horstes aufhalten, sondern diesen oft völlig verlassen und die umliegenden Äste zu ihrem Standpunkt wählen. Diese Gewohnheit setzt aber voraus, daß die Zehen bereits so kräftig entwickelt sind, daß sie dem noch nicht flugfähigen Tier einen sichern Halt gewährleisten können. Ich möchte deshalb in der frühzeitigen Streckung der Zehen eine Anpassungserscheinung an das Nestleben erblicken. Entscheiden läßt sich die Frage aber erst, wenn Entwicklungsreihen anderer Vögel, die unter andern Bedingungen aufwachsen, gemessen worden sind.

Das postembryonale Wachstum des Purpurreihers läßt sich nach dem Obigen folgendermaßen charakterisieren:

Stärkeres Längenwachstum als ein Dorsalwirbel besitzen: Hals, Flügel, Unterschenkel, Lauf und in den frühen Perioden auch die Zehen.

Weniger als ein Dorsalwirbel wachsen: Kopf, Rumpfwirbelsäule und in den spätern Perioden die Zehen.

Hieraus ergibt sich: Kopf und Rumpf prävalieren auffallend beim Nestling. Die Extremitäten und der Hals treten ganz in den Hintergrund. Während der Entwicklung machen sich diese Körperteile immer mehr geltend und überflügeln Kopf und Rumpfwirbelsäule. Flügel und Hals sowie Kopf und Rumpfwirbelsäule stehen immer im gleichen Verhältnis, laufen also einander parallel.

Bei dem allmählichen Hervortreten der Extremitäten wird zunächst das Hauptgewicht auf die Streckung des Oberarms und der Zehen verlegt. Die letztern eilen in ihrem Wachstum den übrigen Extremitätenabschnitten weit voraus, später aber wachsen sie nur noch proportional der Rumpfwirbelsäule, während der Zeit nämlich, in der der Unterarm seine größte Streckung erfährt.

III. Die Proportionen von *Ardea cinerea*.

(Vgl. Tab. II und Fig. B.)

a) Die einzelnen Entwicklungsstadien.

Der erwachsene Fischreiher ist ein viel stattlicherer Vogel als der Purpurreiher. Die Dorsalwirbeleinheit des von mir untersuchten Exemplars betrug 16,7 mm. In den Proportionen unterscheidet er sich von seinem Verwandten durch folgende Punkte: Der Hals ist kürzer als die halbe Wirbelsäule. Von 50 DV entfallen auf ihn nur 23 DV. Dagegen ist die thoracocaudale Wirbelsäule relativ länger als beim Purpurreiher, sodaß der Vogel schon auf den ersten Blick viel gedrungener gebaut erscheint als dieser. Der Kopf mißt bei beiden gleichviel Dorsalwirbeleinheiten, hat aber verschiedene Proportionen. Der Schnabel von *Ardea cinerea* mißt nur wenig mehr als die halbe Kopflänge, ist demnach bedeutend kürzer als derjenige von *Ardea purpurea*. Ferner ist bei jenem das Nasenloch etwas weiter caudal verlegt als bei diesem, sodaß es beinahe die Schnabelwurzel erreicht.

Der Flügel mißt 31,6 DV, ist also bedeutend länger als der Hals. Wie beim Purpurreiher steht die freie Hinterextremität mit 25,8 DV zwischen Hals und Flügel, ist aber um 3 DV kürzer als bei diesem, was hauptsächlich durch die kürzere Mittelzehe bedingt wird. Setzen wir die Länge des Laufes = 1, so ist die Länge der Mittelzehe bei *Ardea purpurea* 1,2, bei *Ardea cinerea* 0,8.

Tabelle II. *Ardea cinerea*.

Maße von 2 Nestlingen (N I und N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

	N I		N IV		E	
	mm	DV	mm	DV	mm	DV
1. Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3,9		8		16,7	
		1		1		1
2. Kopflänge (dorsal)	53		101		209	
		13,6		12,6		12,5
3. Kopfhöhe	20		35		39	
		5,1		4,4		2,5
4. Schnabellänge (dorsal)	16,5		38		114	
		4,2		4,7		6,8
5. Ohr—Schnabelspitze	36		76		183	
		9,2		9,5		10,9
6. Hinterrand der Nasenspalte—Oberschnabelspitze	15,5		34		111	
		4		4,3		6,6
7. Umfang der Schnabelwurzel	32		71		76	
		8,2		8,9		4,5
8. Umfang des Schnabels über dem Nasenloch	26		55		64	
		6,7		6,9		3,8
9. Länge des Halses	61		159		380	
		15,6		19,8		22,8
10. Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	65		125		237	
		16,7		15,1		14,2
11. Länge des Oberarmes	22,5		63		180	
		5,8		7,9		10,8
12. Länge des Unterarmes	21		53		197	
		5,4		6,6		11,8
13. Länge der Hand	19		47		150	
		4,9		5,9		9
14. Länge des Unterschenkels	29		66		177	
		7,4		8,3		10,6
15. Länge des Laufes	18		50		142	
		4,6		6,3		8,5
16. Länge von Zehe I	12		33		53	
		3,1		4,1		3,2
17. Länge von Zehe II	16		49		83	
		4,1		6,1		5
18. Länge von Zehe III	19		60		112	
		4,9		7,5		6,7
19. Länge von Zehe IV	17		53		90	
		4,4		6,6		5,4

Dem Stadium N IV von *Ardea purpurea* entspricht in der äußern Erscheinung ziemlich genau ein Nestling von *Ardea cinerea* mit der Dorsalwirbeleinheit 8 mm. Seine Größenverhältnisse weichen in folgenden Punkten von ersterm ab: Kopf und Hals sind relativ kürzer, die thoracocaudale Wirbelsäule dagegen um 3 DV länger. Am Kopf finden wir dieselben Unterschiede wie beim Erwachsenen.

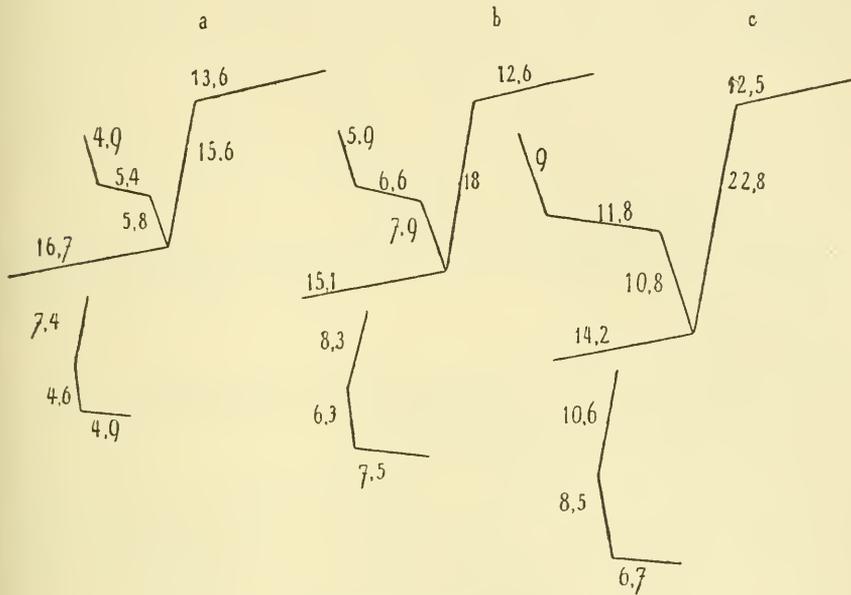


Fig. B. *Ardea cinerea*.

Schematische Darstellung der Proportionen von 3 Entwicklungsstadien.

a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3,9 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 8 mm.
c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 16,7 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Der junge Fischreiher besitzt einen relativ kürzern Schnabel, an welchem das Nasenloch mehr der Schnabelwurzel genähert ist. Der Flügel mißt 20,4 DV, ist also 2,4 DV länger als der Hals. Die Hinterextremität ist mit 22,1 DV auch hier länger als Hals und Flügel. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf, doch nicht in dem Maße wie bei N IV von *Ardea purpurea*. Auch die Längen von Lauf und Unterschenkel differieren nicht so sehr wie bei diesem.

Der jüngste Nestling von *Ardea cinerea* mit der Dorsalwirbeleinheit 3,9 mm entspricht dem Stadium N I von *Ardea purpurea*.

Der Größenunterschied zwischen beiden Arten macht sich bekanntlich schon in den Dimensionen des Eies geltend, der Fehler wird daher nicht allzugroß sein, wenn wir beide Stadien trotz ihrer verschiedenen Dorsalwirbeleinheiten als gleich alt auffassen.

Ardea cinerea unterscheidet sich auf diesem Stadium von *Ardea purpurea* durch den kürzern Kopf und die längere Rumpfwirbelsäule. Schnabel und Nasenloch zeigen bereits die für den Erwachsenen typischen Verhältnisse. Der Flügel nähert sich mit 16,1 DV der Länge des Halses und ist ungefähr gleichlang wie bei *Ardea purpurea*. Dagegen sind Lauf und Mittelzehe viel kürzer, wodurch die freie Hinterextremität auf 16,9 DV sinkt, gegenüber 21 DV beim Nestling der Purpurreiher. Das Verhältnis von Zehe III zum Lauf ist bei letzterm 1,4 : 1, beim Fischreiher aber 1,1 : 1.

Von den spezifischen Merkmalen, welche den erwachsenen Fischreiher vom Purpurreiher unterscheiden, sind nach den obigen Angaben bei dem jüngsten Nestling von *Ardea cinerea* bereits vorhanden:

1. Der kürzere Schnabel.
2. Die mehr caudal verschobene Lage des Nasenlochs.
3. Die längere Rumpfwirbelsäule.
4. Die kürzere Mittelzehe.

In der Halslänge differieren die beiden Nestlinge noch nicht, die großen Unterschiede zwischen den Extremitäten einerseits und dem Hals andererseits sind deshalb noch nicht ausgebildet. Außerdem unterscheiden sich die beiden Nestlinge in der Kopfgröße. Dieses Merkmal geht aber im spätern Alter völlig verloren.

Beiden Nestlingen gemeinsam sind folgende Proportionen:

1. Die Annäherung der relativen Längen von Kopf, Hals und Rumpf, wobei der Hals im Verhältnis zum Erwachsenen kurz, Kopf und Rumpf aber groß sind.
2. Die geringe Ausbildung des Gesichtsschädels gegenüber dem cerebralen Teil.
3. Flügel und Hals sind annähernd gleichlang.
4. Oberarm und Unterarm sind annähernd gleichlang, die Hand ist etwas kürzer.
5. Die Hinterextremität ist länger als der Flügel.
6. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf.

Es ergibt sich also, daß die Nestlinge von *Ardea purpurea* und *Ardea cinerea* bereits Unterschiede in den Proportionen aufweisen,

welche sie sofort als zu verschiedenen Species gehörig erkennen lassen. Diese Unterschiede sind größtenteils solche, welche schon für die Erwachsenen charakteristisch sind, daneben kommen aber auch Differenzen vor, welche sich nur bei den Nestlingen finden und später verschwinden. Von den spezifischen Unterscheidungsmerkmalen der Erwachsenen findet sich hingegen ein großer Teil bei den Nestlingen nicht ausgebildet, und zwar ist hierher gerade jenes Merkmal zu zählen, welches die Verschiedenheit der Proportionen der beiden Reiher in erster Linie bedingt, nämlich die ungleiche Halslänge.

b) Die Proportionsverschiebungen.

Die Differenzen in den Proportionsverschiebungen der beiden Reiher lassen sich am besten an Hand einer Nebeneinanderstellung der Wachstumsquotienten, wie sie in Tabelle III gegeben ist, diskutieren.

Es ergeben sich daraus folgende Unterschiede im Wachstum von *Ardea cinerea* gegenüber *Ardea purpurea*: Kopf und Rumpf wachsen stärker und erreichen beinahe das Wachstum eines Dorsalwirbels. Der Hals hat einen kleinern Wachstumsquotienten. Der Schnabel ist schon beim Nestling kürzer und bleibt es während der ganzen Entwicklung. Sein Wq übertrifft aber denjenigen des Schnabels von *Ardea purpurea*.

Der Flügel hat den Wq 2, wächst also etwas mehr als beim Purpurreiher. Ob diese Differenz bereits als ein Merkmal verschiedenen Flugvermögens bei den beiden Reihern anzusehen ist, ist sehr fraglich. Aus den mir bekannten Beschreibungen ihrer Lebensweise ist zu entnehmen, daß *Ardea purpurea* eher leichter fliegt als der Fischreiher, was also darauf hindeuten würde, daß solche Differenzen in den Wachstumsquotienten der Flügel durch andere Faktoren bedingt werden.

Von den Abschnitten des Flügels übertrifft der Oberarm an Zunahme die Hand.

Die Hinterextremität ist beim Nestling von *A. cinerea* unverhältnismäßig kurz. Es ist deshalb nicht zu verwundern, daß ihr Wq denjenigen von *A. purpurea* übertrifft. Der Unterschenkel nimmt zwar weniger zu als beim Purpurreiher, dafür aber hat die Mittelzehe und insbesondere der Lauf einen größern Wachstumsquotienten. Für den letztern Abschnitt beträgt er nicht weniger als 1,8.

Beiden Reihern gemeinsam sind folgende Wachstumserscheinungen: Kopf und Rumpf wachsen weniger als ein Dorsalwirbel, der Hals hingegen mehr. Der Wq des Schnabels ist viel größer als 1, Gehirn + Augen zeigen also eine gewaltige Abnahme. Der Flügel hat einen sehr großen Wq, von seinen Abschnitten streckt sich der Unterarm am stärksten. Die Hinterextremität nimmt weniger zu als der Flügel. Das Wachstum der Zehen ist zunächst stärker als das eines Dorsalwirbels, in den spätern Perioden der post-embryonalen Entwicklung sinkt ihr Wq hingegen unter 1.

Tabelle III.

Wachstumsquotienten von *Ardea purpurea*,
Ardea cinerea und *Nycticorax*.

	<i>A. p.</i>	<i>A. c.</i>	<i>N.</i>
Kopf	0,8	0,98	0,8
Hals	1,8	1,5	1,3
Thoracocandale Wirbelsäule	0,8	1,9	0,7
Schnabel	1,5	1,6	1,4
Flügel	1,8	2	1,6
Hand	1,7	1,8	1,5
Unterarm	2	2,2	1,8
Oberarm	1,6	1,9	1,5
Hinterextremität	1,4	1,5	1,1
Unterschenkel	1,6	1,4	1,0
Lauf	1,4	1,8	1,1
Mittelzehe	1,3	1,4	1,1

IV. Die Proportionen und die Wachstumsverschiebungen von *Nycticorax griseus*.

(Vgl. Tabelle IV und Fig. C.)

Der Vergleich des erwachsenen *Nycticorax* mit den beiden Tagreihern ergibt folgende Differenzen in den Proportionen: Der Kopf zeigt dieselbe relative Länge wie bei den Tagreihern, hingegen ist der Hals viel kürzer. Der Rumpf steht etwa in der Mitte zwischen *A. purpurea* und *A. cinerea*, der Schnabel ist etwas kürzer als beim Fischreihher. Der Flügel mißt nur 28,1 DV, also weniger als beim Purpurreihher; dasselbe gilt von der Hinterextremität, deren relative Länge nur 23,3 DV beträgt. Die Abschnitte des Flügels stimmen am ehesten mit *A. purpurea* überein, nur ist der Unterarm etwas kürzer. Die Mittelzehe steht in der Mitte zwischen denjenigen der beiden Tagreihher.

Von diesen Differenzen läßt sich beim jüngsten Nestling von *Nycticorax* nur der kürzere Hals mit Sicherheit nachweisen. Der Schnabel steht noch innerhalb der bei den Tagreihern möglichen Grenzen, die Vorderextremität ist nicht kürzer, sondern eher länger als bei diesen, dasselbe gilt für die Hinterextremität. Dagegen sind folgende Proportionsdifferenzen gegenüber den Nestlingen der beiden

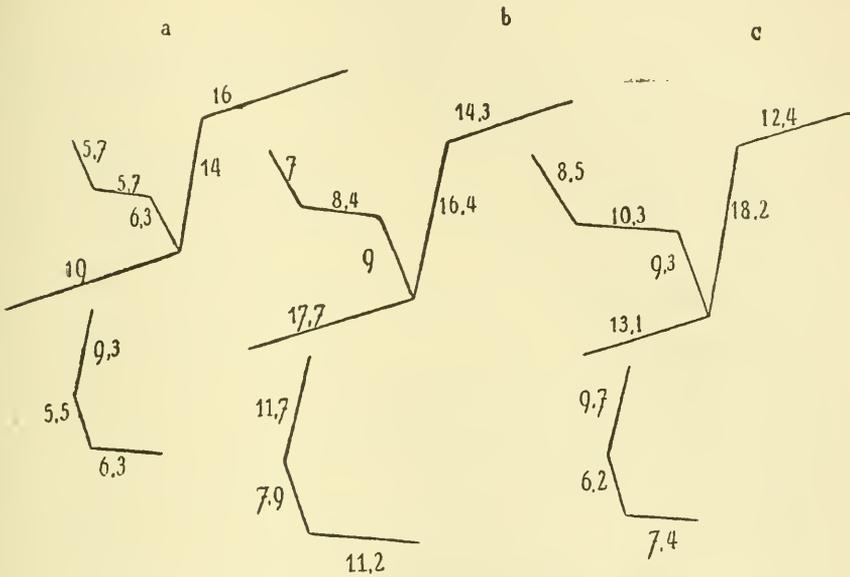


Fig. C. *Nycticorax griseus*.

Schematische Darstellung der Proportion von 3 Entwicklungsstadien.

- a Nestling I, Dorsalwirbeleinheit 3 mm. b Nestling IV, Dorsalwirbeleinheit 7 mm.
c Erwachsener, Dorsalwirbeleinheit 11,8 mm.

Sämtliche Maße sind in Dorsalwirbeleinheiten ausgedrückt.

Tagreihern zu verzeichnen: 1. Kopf, Hals und Rumpflängen sind einander nicht angenähert; Kopf und Rumpf übertreffen den Hals an relativer Länge, letzterer am meisten. 2. Der Flügel ist bedeutend länger als der Hals, von seinen Abschnitten sind Unterarm und Hand gleichlang, der Oberarm ist am kürzesten.

Allen 3 untersuchten Reihernestlingen sind demnach folgende Merkmale gemeinsam:

1. Die geringe Ausbildung des Gesichtsschädels gegenüber dem cerebralen Teil.

Tabelle IV. *Nycticorax griseus*.

Maße von 2 Nestlingen (N I und N IV) und einem erwachsenen Exemplar (E) in Millimetern (mm) und Dorsalwirbeleinheiten (DV).

	N I		N IV		E	
	mm	DV	mm	DV	mm	DV
1. Mittlere Länge eines Dorsalwirbels	3		7		11,8	
		1		1		1
2. Kopflänge (dorsal)	48		100		146	
		16		14,3		12,4
3. Kopfhöhe	19		35		45	
		6,3		5		3,8
4. Schnabellänge (dorsal)	14		43		77	
		4,7		6,1		6,5
5. Ohr—Schnabelspitze	30		82		131	
		10		11,7		11,1
6. Hinterrand der Nasenspalte—Schnabelspitze	9		36,5		71	
		3		5,2		6
7. Umfang der Schnabelwurzel	35		53		69	
		11,7		7,6		5,8
8. Länge des Halses	42		115		215	
		14		16,4		18,2
9. Länge der thoracocaudalen Wirbelsäule	57		124		155	
		19		17,7		13,1
10. Länge des Oberarmes	19		63		110	
		6,3		9		9,3
11. Länge des Unterarmes	17		59		122	
		5,7		8,4		10,3
12. Länge der Hand	17		48		100	
		5,7		7		8,5
13. Länge des Unterschenkels	28		82		115	
		9,3		11,7		9,7
14. Länge des Laufes	16,5		55		73	
		5,5		7,9		6,2
15. Länge der Mittelzehe	20,5		78,5		86	
		6,8		11,2		7,4

2. Die Hinterextremität ist länger als die Vorderextremität.

3. Die Mittelzehe ist länger als der Lauf.

Aus dem Vergleich der Wachstumsquotienten von *Nycticorax* mit denjenigen der Tagreiher in Tabelle III ergibt sich, daß Kopf und Rumpf ebenfalls weniger zunehmen als ein Dorsalwirbel, daß der Hals aber mehr wächst. Der Wq des letztern ist aber viel geringer als bei den Tagreihern. Auffallend ist die relative Größe des Rumpfes beim Nestling. Seine Länge nimmt während des postembryonalen Lebens um 6 DV ab, was auf eine gewaltige Verkürzung der lumbosacralen Region zugunsten der Dorsalwirbel schließen läßt. Der Wq des Flügels ist bei *Nycticorax* bloß 1,4, also gleichgroß wie bei *Rhinochetus*. Da der Nachtreiher ohne Zweifel ein viel besserer Flieger ist als der Kagu, so zeigt diese Übereinstimmung, daß das postembryonale Wachstum des Flügels dem Flugvermögen nicht proportional ist. Daß *Nycticorax* einen viel kleinern Wq hat als die Tagreiher, rührt jedenfalls daher, daß der Flügel sich schon während des Embryonallebens mehr entwickelt hat, als es bei diesen der Fall ist, und daß deshalb nur ein geringer Teil seines Wachstums in die von uns untersuchte postembryonale Periode fällt. Es muß bei dieser Gelegenheit darauf hingewiesen werden, daß das embryonale Wachstum der Vögel möglicherweise so verschiedenartig abläuft, daß die Voraussetzung, eben ausgeschlüpfte Junge seien ohne weiteres vergleichbare Stadien, nur in sehr unvollkommener Weise zutrifft. Vielleicht hängt die postembryonale Entwicklung in ganz ungeahnter Weise von der fötalen Entwicklung ab. Jedenfalls kann nur auf Grund einer genauen Kenntnis der Embryonalentwicklung an eine physiologische oder genealogische Deutung des postembryonalen Wachstums gedacht werden, und diese Grundlage wird nur durch genaue vergleichend embryologische Studien geschaffen werden.

Das Wachstum der Hinterextremität übertrifft nur wenig dasjenige eines Dorsalwirbel. Der Unterschenkel hat den Wq 1, Lauf und Mittelzehe dagegen 1,1. Auch die Hinterextremität ist demnach embryonal so weit vorgebildet, daß nur ein kleiner Teil ihres Wachstums postembryonal beobachtet werden kann. Äußerst interessant ist aber ihr Verhalten während dieses Wachstums. Sie mißt nämlich bei einem ältern, ziemlich genau dem Stadium N IV von *Ardea* entsprechenden Nestling nicht weniger als 30,8 DV. Ihr Wq ist also in der ersten Hälfte des postembryonalen Lebens größer als 1. Während bei den Tagreihern diese Verhältnisse nur für die

Zehen charakteristisch sind, nehmen beim Nachtreiher alle Abschnitte der Hinterextremität an diesem unregelmäßigen Wachstum teil, allerdings tut es auch bei ihm die Mittelzehe in verstärktem Maße. In den Schilderungen des Nestlebens von *Nycticorax* wird besonders hervorgehoben, daß die Nestlinge auf dem Baum, der das Nest trägt, herumklettern. Es ist demnach wohl möglich, daß sie mehr außerhalb des Nestes leben als die jungen Tagreiher und deshalb auf eine möglichst frühe Ausbildung der Hinterextremität angewiesen sind.

Den von uns untersuchten Reiheren sind nach den obigen Vergleichen folgende Wachstumsverhältnisse gemeinsam:

Kopf und Rumpfwirbelsäule wachsen weniger als ein Dorsalwirbel. Beim Kopf wird dieses geringe Wachstum verursacht durch die relative Abnahme des Gehirnteiles zugunsten des rascher als ein Dorsalwirbel wachsenden Schnabels. Die Extremitäten und der Hals haben ein größeres Längenwachstum als ein Dorsalwirbel. Die Hinterextremität wird dabei immer von der Vorderextremität übertroffen. Von den Abschnitten der letztern wächst der Unterarm am stärksten. An der Hinterextremität zeigen mindestens die Zehen insofern ein anormales Verhalten, als sie zunächst das Wachstum eines Dorsalwirbels übertreffen, später aber hinter ihm zurückbleiben.

C. Die postembryonale Entwicklung der Fußbekleidung von *Ardea purpurea*.

I. Die Fußbekleidung von Nestling II.

(Vgl. Fig. D.)

Etwa 8 mm über dem Intertarsalgelenk hört die Befiederung des Unterschenkels auf. Auf seiner Vorderseite ist die Haut zunächst durch etwa 5 Querfalten gegliedert, zwischen denen eine größere Zahl von Längsfältchen verlaufen, welche die Haut in unregelmäßige Felder einteilen. Wirkliche Schuppen finden sich aber an dieser Stelle nirgends angedeutet. Erst unterhalb des Intertarsalgelenks treten die äußerst feinen Konturen der Laufschuppen auf. Wie beim Erwachsenen (vgl. dazu Fig. F) liegen sie in einer Reihe, welche proximal auf der Vorderseite des Laufes beginnt und mit ihren

distalen Gliedern allmählich auf seine laterale Fläche hinübergreift. Im Gegensatz zum Erwachsenen, wo diese Reihe aus 14 wohl ausgebildeten Schuppen besteht, kann ich beim Nestling II bloß deren 9 erkennen. Medial von ihnen liegen kleinere polygonale Felder, ebenso gegen das distale Laufende hin. Über den Gelenken ver-

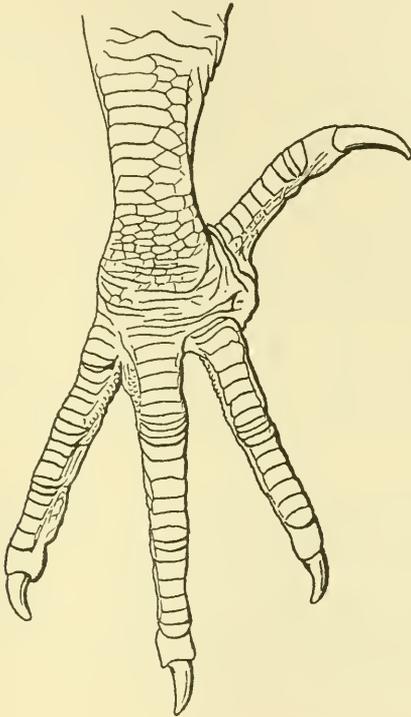


Fig. D. *Ardea purpurea*.

Vorderseite des Fußes von Nestling II. 2:1.

schwinden die Schuppen wieder, indem ihre Konturen schwächer werden und allmählich durch Querfalten verdeckt werden, welche vom Ansatz der ersten Zehe her das distale Ende des Laufes umfassen. Die kleinen polygonalen Schilder, welche die entsprechende Stelle beim Erwachsenen in mehreren Querreihen bedecken, sind noch nicht sichtbar.

Die Vorderseite der Zehen ist mit je einer Reihe von Querschildern bedeckt. Wie beim Erwachsenen sind sie über den Ge-

lenken zusammengedrängt, zeigen aber noch nicht die beinahe quadratischen Umrisse, sondern sind in allen Fällen breiter als lang. Sodann treten sie in viel geringerer Zahl auf als beim Erwachsenen (vgl. Tab. V).

Neben diesen Schildern ist die Haut im Bereiche der ersten Phalangen etwas gekörnelt.

Die Krallen sind an sämtlichen Zehen noch sehr kurz, doch ist diejenige der 1. Zehe bereits beträchtlich größer als die andern. Ihre Kanten und Spitzen sind nirgends ausgebildet, die Zähnelung der 3. Kralle ist sogar nicht einmal angedeutet.

Auf der Hinterseite des Fußes zeigt das distale Unterschenkelende ein System von Querfalten, zwischen welche sich vom Intertarsalgelenk an abwärts polygonale Schuppen einschieben. Das Schuppenpflaster, welches die Unterseite dieses Gelenkes, also die Ferse, überzieht, hat bereits einen bedeutenden Grad von Verhornung erreicht und ist viel kräftiger entwickelt als die Schuppen der Vorderseite des Fußes. Diese frühzeitige Verhornung steht jedenfalls im Zusammenhang mit dem starken Gebrauch der Ferse, welche während des Nestlebens das gesamte Körpergewicht zu tragen hat, indem der Nestling nicht nur auf den Zehen, sondern auf der ganzen Plantarfläche ruht.

Auf der Hinterfläche des Laufes ordnen sich die Schuppen in 4 Längsreihen an, welche alle gleichwertig sind und sich an die großen Schilder der Vorderseite anschließen. Am distalen Laufende werden die Reihen allmählich verwischt, und an die Stelle der Schuppen treten rundliche Hautwarzen, welche wie beim Erwachsenen die gesamte Unterfläche der Zehen bedecken.

II. Die Fußbekleidung von Nestling IV.

(Vgl. Fig. E.)

Der unbefiederte Teil des Unterschenkels ist bei diesem Stadium etwa 22 mm lang. Die schon bei Nestling II beschriebenen Querfalten bilden auch hier die wesentlichste Gliederung der Vorderfläche des Intertarsalgelenks, doch sind die Hornschuppen bereits wohl entwickelt und stellen eine kontinuierliche Hautbekleidung dar. Das distale Ende des Unterschenkels ist zunächst von 4—5 mm breiten Schildern in dachziegelartiger Anordnung bedeckt. Gegen das Gelenk hin werden sie kleiner und unregelmäßiger, auch weniger

scharf ausgeprägt, sodaß zwischen den großen Querfalten die Haut schließlich eine mehr oder weniger gekörnelte Oberfläche zeigt. An diese kleinen Schüppchen schließt sich fast ohne Übergang die Reihe

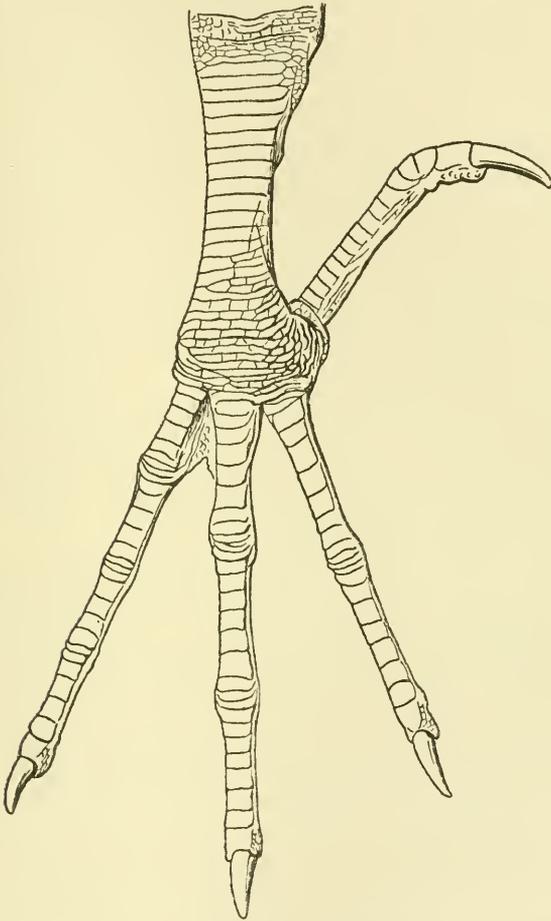


Fig. E. *Ardea purpurea*.

Vorderseite des Fußes von Nestling IV. Nat. Gr.

der großen Laufschilder an. Während sie beim Nestling II nur aus 9 Schildern bestand, zählen wir bei Nestling IV bereits ihrer 13. Die 4 hinzugekommenen Schilder sind wohl zum größten Teil aus der bei N II noch undifferenzierten Haut des proximalen Laufendes

hervorgegangen, zum kleinern Teil vielleicht durch nachträgliche Vergrößerung der schon bei N II vorhandenen kleinern Schuppen am distalen Ende der Reihe.

Der bei vorigem Stadium noch undifferenzierte Bezirk über dem Ansatz der Zehen ist bei Nestling IV in meist vierseitige Felder eingeteilt, welche sich zwischen die schon früher vorhandenen Querfalten eingereiht haben. Unmittelbar an diese Beschuppung schließen sich die Schilder der Zehen an, welche wie die des Laufes eine wesentliche Vermehrung erfahren haben. Tabelle V gibt die Anzahl der Schilder bei den beiden Nestlingen und beim Erwachsenen in übersichtlicher Zusammenstellung. Ob die Unterschiede zwischen Nestling IV und dem Erwachsenen nur individuelle Differenzen darstellen oder ob auch noch in dieser Periode eine Vermehrung der Schilder stattfindet, kann ich nicht entscheiden, da mir nicht bekannt ist, in welchen Grenzen sich die individuelle Variation bewegt.

Auf der Hinterseite des unbefiederten Unterschenkelstückes haben sich etwa 8 Schilder differenziert, die ähnlich gestaltet sind wie diejenigen der vordern Lauffläche. Das schon bei Nestling II beschriebene polygonale Pflaster, welches die Ferse überzieht, ist bei Nestling IV noch kräftiger ausgebildet und schließt sich direkt an die oben erwähnten Schilder an.

Auf der hintern Lauffläche sind dagegen bedeutende Veränderungen zu konstatieren. Die am meisten medial gelegene Schuppenreihe hat nämlich besonders am distalen Laufende auf Kosten der übrigen 3 Reihen bedeutend an Breite zugenommen. Die 2 lateralen Reihen sind bereits ganz auf die Seite gedrängt worden. Auf diese Weise ist der für den Erwachsenen charakteristische Zustand vorbereitet worden, wo wir eine mesiale Schilderreihe treffen, die lateral von kleinen polygonalen Schuppen, den Überresten der andern 3 Reihen, begleitet wird. Diese Schilderreihe ist also ursprünglich die am meisten medial gelegene von 4 gleichwertigen Längsreihen, die nach und nach die gesamte Hinterfläche des Laufes erobert hat.

In bezug auf die Beschuppung sind also die für den Erwachsenen charakteristischen Züge bei Nestling IV bereits ausgebildet. Was den Fuß dieses Stadiums vom erwachsenen Fuß unterscheidet, sind außer den Proportionen die noch unfertigen Krallen. Die Kanten der Unterseite sind an ihrem Grunde erst ganz schwach angedeutet, während die vordern Teile der Krallen durchweg rundliche Querschnitte aufweisen. Ihre Spitzen verjüngen sich rasch und sind scharf, beinahe hakenförmig nach unten gebogen.

Die Zähnelung auf der innern Seite der 3. Zehenkralle ist ganz schwach angedeutet, indem sich an jener Stelle etwa 4 Felder erkennen lassen, die den ersten Zähnen des beim Erwachsenen ausgebildeten Kammes entsprechen, aber noch in keiner Weise von der Oberfläche der Kralle abgehoben sind.

Tabelle V.

Zahl der Schilder auf der Vorderseite des Laufes und der Zehen bei 2 Nestlingen und einem erwachsenen Exemplar von *Ardea purpurea*.

	N II	N IV	E
Lauf	9	13	14
Zehe III	23	29	30
Zehe IV	21	28	28
Zehe III	16	19	21
Zehe I	16	14	16

D. Die postembryonale Entwicklung des Gefieders von *Ardea purpurea*.

I. Einleitende Bemerkungen.

Bevor wir zur speziellen Beschreibung der Pterylose übergehen können, haben wir zunächst unsere allgemeine Auffassung derselben zu begründen. Die Pterylose ist früh von den Autoren im Dienste der zoologischen Systematik verwertet worden nach dem bahnbrechenden Beispiel von NITZSCH. Dabei war es darauf abgesehen, möglichst scharfe und präzise Unterscheidungsmerkmale von ihr abzuleiten und alles beiseite zu lassen, was sich nicht im Dienste der zoologischen Klassifikation verwerten ließ. Eine genetische Betrachtung der Pterylose aber, bei welcher vor allem ihre Entstehung in erste Linie gerückt worden wäre und erst in zweite ihre systematische Verwertbarkeit, ist meines Wissens noch nicht durchgeführt worden. Die neuere Forschung über das Federkleid hat sich viel mehr der Betrachtung einzelner Spezialfälle (Farbe des Gefieders, Aquintocubitalismus, Mauserung etc.) zugewendet und damit eine spezialistische Breite erreicht, in der die Einheit des Federkleides beinahe untergegangen ist. Es versteht sich von selbst, daß bei dieser Art der Verwendung der Pterylose gerade auf die Übergangserscheinungen der Wert nicht gelegt werden konnte, den

genetische Betrachtung auf sie legt. Hierzu kommt, daß eine wirklich exakte Darstellung der Befiederung, bei welcher jede einzelne Feder resp. Federanlage eingetragen ist, nicht existiert. Ich ließ mir sonach in erster Linie angelegen sein, eine genaue Feststellung des Tatbestandes zu schaffen, die mir als Basis für weitere Forschung dienen sollte. Das Verfahren, das ich hierfür einschlug, war folgendes: Der Nestling wurde sorgfältig enthäutet und die Haut in mehrere Teile zerlegt, welche sich leicht in einer Ebene ausspannen ließen. Dann wurden die Hautstücke mit Alaunkarmin leicht gefärbt, sodaß die Federanlagen deutlich hervortraten, mit Alkohol und Carbolxylool behandelt und auf großen Objektträgern angebracht, wie man mit großen topographischen Präparaten zu verfahren pflegt. Diese Präparate bildeten die Grundlage für meine Darstellung der Pterylose. Es wurde nämlich unter der Lupe jede Federanlage in ihrer natürlichen Größe auf dem Deckglas aufgezeichnet. So entstand auf dem letztern eine genaue Kopie der gesamten Pterylose, welche auf Papier übertragen werden konnte. Obendrein stellte ich dann von den nämlichen Präparaten photographische Abzüge her, indem ich das lichtempfindliche Papier (Bromsilber) direkt unter den Objektträger brachte und aus größerer Entfernung einige Sekunden einer starken Lichtquelle aussetzte. Diese Negativbilder, die nicht alle Einzelheiten der Pterylose, dafür aber das Gesamtobjekt wiedergaben, dienten mir als Grundlage für die Darstellung der Mechanik der Federverteilung.

Nachdem so die Pterylose des Nestlings aufgenommen war, versuchte ich, mich über die Veränderung des Federkleides zu orientieren, welche sich im Lauf der postembryonalen Entwicklung abspielen. Ich gelangte aber in kurzer Zeit zu der Überzeugung, daß die bisherigen Darstellungen des Federkleides aus den oben schon erwähnten Gründen unexakt, daher völlig unbrauchbar seien. Ich sah mich darum genötigt, von dem Gefieder des Erwachsenen eine Darstellung zu geben, die es ermöglichte, die Schicksale der einzelnen Elemente im Verlauf der Entwicklung zu erkennen.

Bei der Aufnahme wurde im Prinzip dieselbe Methode verwendet wie beim Nestling, doch nötigte mich die Beschaffenheit des Materials zu wesentlichen Abänderungen derselben. Die Haut wurde in 3 Teilen (Kopf und Hals; Rücken und halber Unterschenkel; Unterseite und Rest des Unterschenkels; Flügel) abpräpariert. Die Federn wurden mit der Schere direkt über der Haut abgeschnitten, dann wurde die Haut in Alaunkarmin gefärbt. Nach dem Auswaschen

führte ich sie sofort in Glycerin über. Darauf wurde das Hautstück in ausgestrecktem Zustand auf eine Glasplatte genäht, diese in eine von unten beleuchtete Glascuvette mit Glycerin gelegt, auf das Objekt kam eine weitere Glasplatte zu liegen, und auf diese wurden die einzelnen Federn aufgezeichnet.

Nachdem ich so ein genaues Bild der Pterylose geschaffen hatte, war es möglich, den Vergleich zwischen Nestling und Erwachsenen mit der erwünschten Genauigkeit durchzuführen. Zu diesem Zwecke war aber in erster Linie das Gefieder des Erwachsenen auf Grund des neuen Tatbestandes zu beschreiben. Dazu erwies sich die bisherige Auffassung der Pterylose als unbrauchbar.

Angesichts des genauen Bildes des Federkleides erscheint es unmöglich, scharf umschriebene Abschnitte der Pterylose zu unterscheiden, da wohl bestimmte Stellen im Schema als Federfluren, andere wieder als Raine angesprochen werden können, hingegen eine genaue Grenze zwischen beiden sich nur in den wenigsten Fällen ziehen läßt. Daraus erhellt aber die Unmöglichkeit, eine Einteilung in Fluren und Raine zum Ausgangspunkt der neuen Beschreibung zu machen.

Es erhebt sich darum für uns die Frage, ob nicht andere Merkmale, die Gruppen von Federn zusammenfassen lassen und in der Genese des jetzigen Federkleides begründet sind, an Stelle der Begriffe Fluren und Raine zu setzen sind.

Zur Beantwortung dieser Frage ist zunächst in Betracht zu ziehen, daß primär das Federkleid ebenso wie ursprünglich die ganze Haut ein einheitliches Gebilde mit einheitlicher Funktion darstellt. Wir dürfen darum annehmen, daß dieses primäre Federkleid ähnlich wie manche Säugetierpelze aus völlig gleichartigen Elementen zusammengesetzt war, und gelangen damit zur Annahme einer primitiven Federform, die weder Konturfeder noch Dune war, sondern der einheitlichen Funktion des Wärmeschutzes genügte. Aus dieser ursprünglichen Feder gingen dann durch Differenzierung die Elemente des jetzigen Federkleides der Vögel hervor. Ob in Wirklichkeit je Vögel existiert haben, deren Integumentalgebilde völlig einheitlicher Natur waren, oder ob schon mit der ersten Ausbildung des Federkleides eine funktionelle Differenzierung seiner Elemente stattgefunden hat, kann zwar nicht entschieden werden, da wir weder über die Phylogenie der Vogelfeder noch über die Entwicklung des Flugvermögens etwas Sicheres wissen. Aber das Wesentliche an unserer Auffassung liegt darin, daß die Einheit des Feder-

kleides zum Ausgangspunkt für unsere Betrachtung der Pterylose gewählt worden ist und daß demnach der Differenzierungsgrad der einzelnen Elemente zum Einteilungsprinzip für die Abschnitte des Federkleides geworden ist.

Außer der morphologischen Differenzierung der einzelnen Elemente ist für unsere Zwecke noch ihre Anordnung in Betracht zu ziehen. Hierzu ist es nötig, daß wir etwas weiter ansholen.

Wenn von den ältern Autoren die einzelnen Federn auf Grund ihrer Anordnung in Gruppen zusammengefaßt wurden, so bildete die kleinste Einheit die sog. Quincunx, und man betrachtete das gesamte Federkleid als aus solchen Gruppen von je 5 Federn zusammengesetzt. Dies war die Auffassung LINNÉ'S in seinen *Fundamenta ornithologica*, wo er sagt: „Pennae quae (praeter alas et caudam) reliquum corpus servant, in quincuncem digestae sunt.“

Andere Angaben über die Stellung der einzelnen Federn zueinander sind mir nicht bekannt. Einzig bei NITZSCH findet sich eine Stelle, welche diesen Punkt berührt. Er sagt nämlich am Anfang des 2. Abschnittes seiner Pterylographie: „Nur bei sehr wenigen Vögeln stehen die Contourefedern, wie die Haare der Säugetiere gleichmäßig in ununterbrochener Folge über den ganzen Körper so verteilt, dass nur der hornige Ueberzug des Schnabels und die Zehen mit dem Lauf von ihnen nicht bedeckt werden; bei den übrigen und meisten sind sie in sich kreuzende Reihen geordnet.“ Leider wird dieser Gedanke nicht weiter ausgeführt, da der Autor sofort dazu übergeht, die Begriffe Fluren und Raine aufzustellen. Auf Grund meiner Untersuchungen bin ich aber zu der Überzeugung gelangt, daß das Federkleid ursprünglich nicht nur in morphologischer, sondern auch in geometrischer Beziehung eine Einheit bildet. Jene sich kreuzenden Reihen, in denen die Kontourefedern angeordnet sind, sind als Stücke eines ehemals den ganzen Vogelkörper umspannenden Netzes von Kurven anzusehen, die zwei sich rechtwinklig kreuzende Systeme bilden und in deren Schnittpunkten die einzelnen Federn stehen. Damit gelangen wir zu der Annahme, daß die Elemente jenes hypothetischen primären Federkleides nicht nur morphologisch gleichwertig waren, sondern auch in ihrer Gruppierung alle nach denselben geometrischen Prinzipien angeordnet waren. Die Integumentalgebilde wären demnach analog demjenigen eines Knochenfisches mit regelmäßiger Beschuppung angeordnet gewesen, nur mit dem Unterschiede, daß die Kurven einen viel komplizierteren Verlauf nahmen als bei diesem relativ einfach gestalteten Wirbeltier.

Den Prozeß der Differenzierung der Pterylose haben wir uns so zu denken, daß in dem ursprünglichen homogenen Federkleid mit geometrischer Anordnung der Elemente einzelne Federgruppen stärker hervortraten und sich zu Konturfedern ausbildeten, dabei aber im ganzen die geometrische Anordnung beibehielten, während die übrigen Elemente das andere Extrem, die Dunen, lieferten. Bei der Ausbildung dieser Form handelt es sich wohl um Reduktionsvorgänge. Diese Differenzierung hatte eine bedeutende Störung der geometrischen Anordnung der Federn zur Folge, sodaß diese nur noch an wenig differenzierten Stellen erkennbar ist und ferner die Gruppierung der Konturfedern in den Fluren beeinflusst.

Wir verfolgen nun zunächst das Bild der Pterylose an Hand unserer Schemata. Wir legen hierbei auf zwei Merkmale besondern Wert: einmal auf den Differenzierungsgrad der Einzelfelder, sodann auf den Grad der Geometrisierung, wie er sich in der gegenseitigen Stellung der Federn äußert. Hinsichtlich der Pterylose des Nestlings ist dabei noch Folgendes zu bemerken. Durch unsere Methode der Aufnahme des Nestkleides wurde der Schwerpunkt von den äußerlich sichtbaren Neoptilen verschoben und auf die in der Haut verborgenen Federkeime gelenkt. Die Anordnung und Stellung der letztern war darum maßgebend bei der Schilderung des Nestgefieders. Die Entwicklung von Neoptilen wurde nur in zweiter Linie berücksichtigt und als ein Merkmal der stärkern oder schwächern Differenzierung einer Federanlage angesehen.

Wir gliedern unsere Beschreibung folgendermaßen:

- A. Kopf und Hals.
- B. Die medianen Körperflächen.
 - a) Dorsale Paramesalzone.
 - b) Ventrale Paramesalzone.
- C. Die seitlichen Anhänge.
 - a) Flügel $\left\{ \begin{array}{l} \text{dorsal.} \\ \text{ventral.} \end{array} \right.$
 - b) Hinterextremität $\left\{ \begin{array}{l} \text{femoral-dorsal.} \\ \text{inguinal-caudal.} \end{array} \right.$

Kopf und Hals bilden hauptsächlich in geometrischer Hinsicht eine Einheit, die scharf vom Rumpfe abgesetzt ist, und wurden deshalb gesondert behandelt. Unter Paramesalzonen verstehe ich diejenigen Flächen des Rumpfes, welche zu beiden Seiten der Medianlinie sich hinziehen, ohne aber in irgend welchen Beziehungen zu den Extremitäten zu stehen. Der Ausdruck paramesal wurde darum

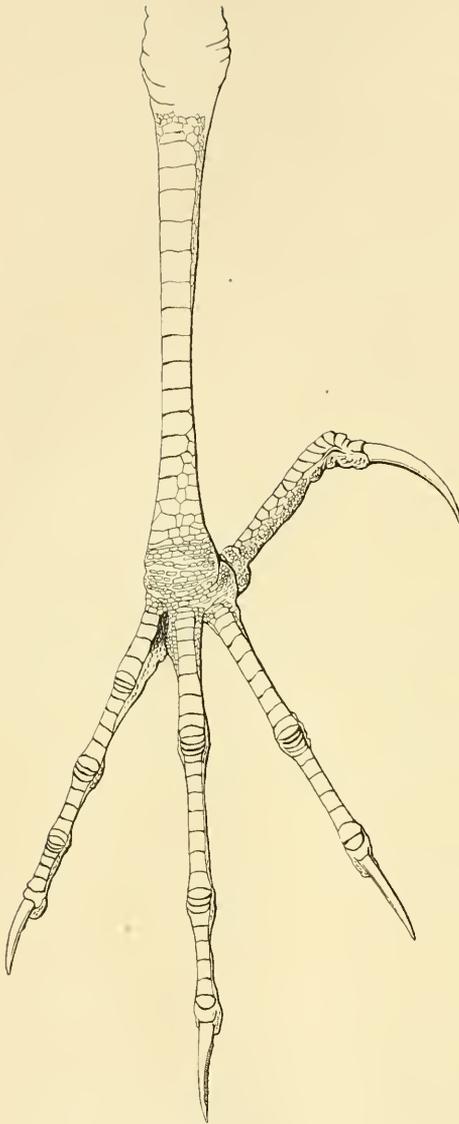


Fig. F.

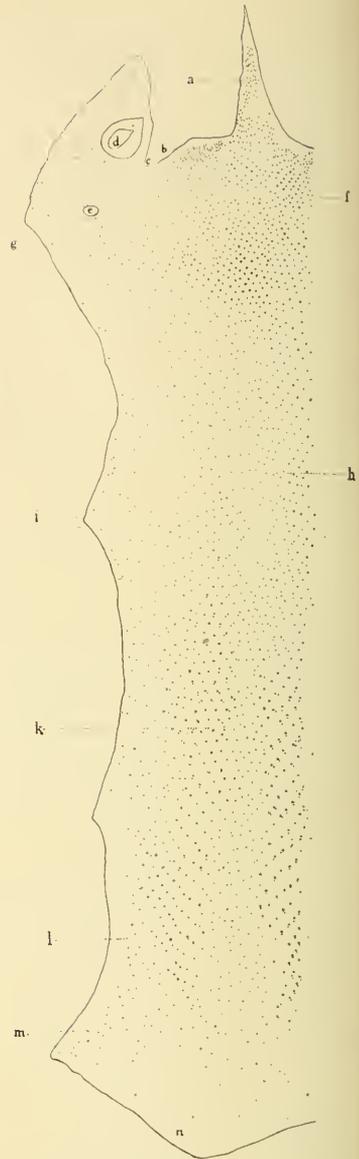


Fig. G.

Fig. F. *Ardea purpurea*. Fuß des Erwachsenen von oben. Halbe nat. Gr.
 Fig. G. *Ardea purpurea*. Befiederung von Kopf und Hals. $\frac{1}{3}$ nat. Gr.
a zwischen den Unterkieferästen liegende Federn. *b* seitliche Befiederung des Unterkiefers. *c* Mundspalte. *d* Auge. *e* Ohr. *f* diffuse Kehlbefiederung. *g* Beginn der Geometrisation der Lateralzone. *h* ventrale Medianzone. *i* dorsale Medianzone. *k* Lateralzone. *l* dorsales Apterium. *m* Anschluß der lateralen Halsbefiederung an die dorsale Rumpfbefiederung. *n* interclaviculares Apterium.

gewählt, weil die eigentliche Medianzone in dem uns vorliegenden Fall keine Federn enthält, während die seitlich von ihr liegenden Zonen eine maximale Befiederung aufweisen.

Was die weitere Terminologie unserer Beschreibung betrifft, so sind die alten Begriffe Fluren und Raine nur in seltenen Fällen angewendet worden und zwar nur dort, wo diese Einteilung mit unserer Gliederung nach dem Differenzierungsgrad in offenkundigem Einklang steht. Der Begriff Apterium ist in einem vom bisherigen wissenschaftlichen Sprachgebrauch abweichenden Sinne angewendet worden. Wir bezeichnen nämlich als Apterium nur die Stellen minimaler Befiederung, welche keine oder nur sehr wenige reduzierte Federelemente enthalten.

II. Die Pterylose des Erwachsenen.

1. Die Befiederung des Kopfes und des Halses.

(Vgl. Fig. G.)

Auf dem schmalen, spitz nach vorn auslaufenden Hautstück, das zwischen den beiden Unterkieferästen liegt und den Anfang der Kehle bildet, beginnt die Befiederung etwa 2 cm hinter dem hintern Symphysenrand. (Auf dem Schema ist das unbefiederte Hautstück an der Spitze durch die Präparation etwas verkleinert worden.) Zunächst wird dieser Hautabschnitt lateral von dem Hornschnabel begrenzt. Bald aber greift die Befiederung auf die Seiten des Unterkiefers über und steigt gegen den caudalen Abschnitt der Mundspalte empor. Sie läuft mit ihrer dorsalen Begrenzung diesem in einem Abstand von etwa 2—3 mm parallel und umfaßt sodann das Ende der Mundspalte, in ihrer Verlängerung noch einen langgestreckten Hautbezirk freilassend. Die Befiederung umgeht sodann die Vorwölbung des Augapfels und tritt über dem Auge auf die dorsale Fläche des Kopfes.

Zwischen den Unterkieferästen liegen zunächst kleine etwa 7 mm lange, im Umriß beinahe schuppenförmige Federn. Sie zeigen keinerlei Regelmäßigkeit der Anordnung, sondern lassen an einzelnen Stellen größere Bezirke frei, während sie an andern Orten dicht gedrängt stehen. An jener Stelle der befiederten Haut, die auf der Lateralfäche des Unterkiefers liegt, werden die Federn noch kleiner und unscheinbarer, nur etwa 4 mm lang. Sie stehen dichter gedrängt als an irgend einer andern Körperstelle, von den Puderdunenfluren abgesehen. In der Richtung gegen das Ohr hin nimmt

diese Dichtigkeit etwas ab, dafür macht sich aber nach und nach eine gewisse Regelmäßigkeit der Anordnung geltend. Die Federn scheinen nicht mehr regellos zerstreut, sondern treten allmählich zu kurzen Reihen zusammen. Dabei nehmen sie etwas größere Dimensionen an. Ihre Länge beträgt an dieser Stelle 10—13 mm.

Auf der Dorsalseite des Kopfes herrschen in bezug auf die Anordnung der Federn zunächst ähnliche Verhältnisse wie auf der Ventralseite. An der Schnabelwurzel beginnt das Federkleid mit dicht gedrängten unregelmäßig angeordneten Federn. Die nämliche Verteilung finden wir im Umkreis des Auges bis gegen das Ohr hin. Auf der Mitte des Kopfes hingegen nimmt die Dichtigkeit bedeutend ab.

In bezug auf die Gestalt der Federn ist die Oberseite des Kopfes viel weiter differenziert als die Ventralseite. Der Rand der „Kopffur“ trägt zunächst auch kleine schuppenförmige Federchen, doch nimmt ihre Größe gegen die Mitte des Kopfes zu. Das andere Extrem bilden 2 etwa 13 cm lange schmale Federn, die auf dem Occiput sitzen und einen besondern Schmuck des Vogels bilden. Am Hinterhaupt macht sich nun auch die Tendenz der Federn bemerkbar, sich in Reihen anzuordnen. Je mehr wir uns der lateralen Zone des Halses nähern, um so deutlicher wird diese Erscheinung, sodaß sich hinter dem Ohr auf der Halsseite bereits eine stark geometrisierte Verteilung der einzelnen Federn erkennen läßt. Die schon oben erwähnten Federreihen haben sich nämlich verlängert und bilden auf der Lateralseite des Halses zwei sich kreuzende Systeme von Kurven, die sich rechtwinklig schneiden. In der Nackengegend verläuft das eine dieser Systeme von der Dorsalseite rostralwärts über die laterale Halsfläche nach der Kehle, wo sich die Kurven in der diffusen Kehlbelegung verlieren, dabei aber deutlich eine Neigung zur Konvergenz unter sich zeigen. Das 2. Kurvensystem verläuft von der ventralen Medianlinie rostralwärts nach der Dorsalseite hin und verschwindet in der regellosen Befiederung des Scheitels.

Verfolgen wir die Befiederung des Halses caudalwärts, so erkennen wir aus dem Schema der Federverteilung, daß die Lateralzonen auf eine Breite von etwa 2—3 cm durch die eben geschilderte geometrische Anordnung der Federn gekennzeichnet sind. Dabei nimmt die Größe dieser Federn allmählich zu, je mehr wir uns dem untern Ende des Halses nähern. Es entsteht so jederseits eine Art Mähne, gebildet aus langen, -schmalen Federn, die vorn über

die Brust herabhängen und den Ansatz des Halses verdecken. Zu diesen Federn tritt etwa 20 cm caudal von der Kehle ein weiteres Element. Wir sehen nämlich die Reihen bestehen aus den beschriebenen Konturfedern, denen aber jeweilen mit ziemlicher Regelmäßigkeit eine kleine Feder beigeordnet ist. In bezug auf ihre Form stehen diese letztern in einem deutlichen Gegensatz zu den stärkern Federn, sodaß wir sie der Kürze halber als Dunen bezeichnen können.

Im Gegensatz zu den geschilderten Lateralzonen, die den Halsseitenfluren von NITZSCH entsprechen, finden wir die dorsale und ventrale Medianzone mit schwächeren, unregelmäßiger gestellten Federn bedeckt. In dem Maße wie die Schmuckfedern der Halsseiten sich verlängern, tritt die Befiederung der medianen Zonen zurück. Die Federn nehmen mehr dunigen Charakter an und werden von dem Halsseitengefieder völlig verdeckt. Auf der Ventralseite tritt diese Erscheinung erst von der Mitte des Halses an deutlich zutage, während die dorsomedianen Federn vom Nacken an eine untergeordnetere Rolle spielen. Die Reduktion der kontinuierlichen Befiederung geht in dieser Zone weiter als auf der Ventralseite, indem nach und nach ein Streifen Haut längs der Mittellinie völlig federlos wird, also ein eigentliches Apterium darstellt.

Der Abschluß der Halsbefiederung gegen den Thorax gestaltet sich folgendermaßen: An der Stelle, wo die lateralen Zonen ihre maximale Ausbildung erreicht haben, macht sich eine Störung in dem Verlauf der Federreihen geltend. Sie lassen sich nicht mehr so leicht erkennen wie weiter rostralwärts. Diese Unregelmäßigkeit wird dadurch bedingt, daß der Hals an dieser Stelle auf der Dorsalseite in den Rumpf übergeht und daß die dorsale Befiederung des letztern hier ihren Anschluß an die Halsbefiederung findet. Wir sehen darum auf dem Schema mehrere Reihen kräftiger Federn von der bisherigen Richtung abschwenken, sich mehr in die Längsrichtung des Halses stellen und allmählich die dorsale Zone gewinnen. Zuletzt wird die Lateralzone von den am stärksten differenzierten Federn ganz aufgegeben, indem die übrigen nur wenige Federn breiten Reihen sich der Ventralseite zuwenden und zwar in einer Richtung, die parallel dem Verlauf der Furcula geht. Etwa 5 cm über dem Ansatz des Halses an die Brust treten die plötzlich verschmälerten „Fluren“ in der Medianlinie mit je 1 Feder zusammen und grenzen die Halsbefiederung gegen die Brust ab. Einige kleine, dunenartig ausgebildete Federn, die sich im ganzen

der geometrischen Anordnung einfügen, lassen auf eine ursprünglich reichere Befiederung dieser Übergangszone schließen.

2. Die dorsale Paramesalzone.

(Vgl. Fig. H.)

Die verschiedene Ausbildung der Federn gestattet uns, an der paramesalen Rückenbefiederung einen scharf umgrenzten thoracalen Abschnitt zu unterscheiden. Dieser besteht aus zwei schmalen, im Maximum etwa 13 mm breiten befiederten Streifen, die lateral von Stellen minimaler Befiederung begrenzt werden. Zwischen ihnen, genau über der Wirbelsäule, zieht sich eine 20—24 mm breite, völlig unbefiederte Zone hin, die die Fortsetzung der federlosen Mittelzone des untern Halsrückens bildet. In der Mitte dieses Streifens liegt unmittelbar unter der Haut die *Crista spinalis*. Wenn nun NITZSCH die Konturfedern der paramesalen Befiederung als Spinalfluren zusammenfaßt, so wird dadurch der Glaube erweckt, als ständen diese in irgend einem Zusammenhang mit der Spina der Wirbelsäule. In Wirklichkeit fällt aber die oberflächliche Lage des Knochens mit einer völlig federlosen Stelle zusammen, ersterer scheint geradezu Federlosigkeit zu bedingen, also das Gegenteil von einer „Flur“. Eine ganz analoge Erscheinung findet sich lateral von dem zu besprechenden Federkomplex. Auch hier konstatieren wir einen Bezirk minimaler Befiederung, zwar nicht ganz federlos, aber doch mit nur wenigen unbedeutenden Dunen besetzt. Unter diesem Apterium verläuft die Scapula, nur von einer dünnen Muskel-lage bedeckt.

Die von den Lateralzonen des Halses abgeschwenkten Federreihen verbinden die Befiederung dieses Körperabschnittes mit der paramesalen Rückenbefiederung. An der Übergangsstelle wird zunächst die regelmäßige durch Kurven darstellbare Anordnung, wie wir sie am Halse angetroffen hatten, stark verwischt. Erst nach und nach treten die Federn wieder zu Reihen zusammen, doch sind diese nicht mehr so augenfällig wie auf den Halsseiten, da die einzelnen Federn bedeutende Schwankungen in ihrem Differenzierungsgrad aufweisen. Daß dadurch Verschiebungen in der Anordnung stattfinden können, die die ursprüngliche Geometrisierung stören, ist leicht begreiflich.

Die Stärke der Federn nimmt zu, je mehr wir vom Hals caudalwärts schreiten. Dabei ordnen sie sich wieder in Reihen an, die

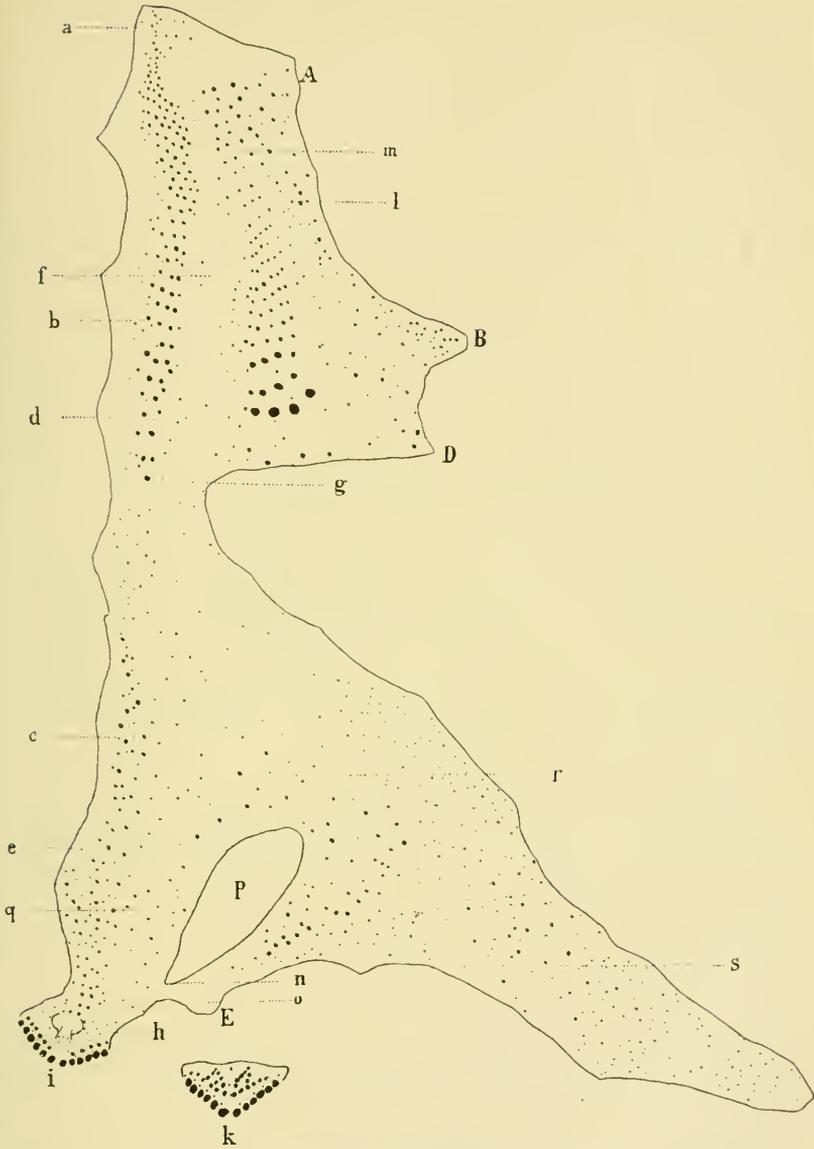


Fig. H. *Ardea purpurea*.

Befiederung des Rückens und der lateralen Fläche des Unterschenkels. Halbe nat. Gr.
a Anschluß der dorsalen Paramesalzone an die laterale Halsbefiederung. *b* thoracaler, *c* lumbosacraler Abschnitt der dorsalen Paramesalzone. *d* spinales Apterium. *e* caudales Ende desselben. *f* scapulares Apterium. *g* caudales Ende der Scapula. *h* Bürzeldrüse. *i* dorsale Fläche des Schwanzes. *k* ventrale Fläche des Schwanzes. *l* Tuberculum laterale humeri. *m* Übergang der dorsalen in die ventrale Lateralzone (Anfang der Unterflur). *n* Angulus ischiadicus. *o* Spina pubica. *p* lumbaler Puderdünenfleck. *q* Gegend des Trochanter femoris. *r* Kniegegend. *s* laterale Fläche des Unterschenkels. *A, B, D, E* Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der andern Hautstücke.

medial-rostral beginnen und lateral-caudal enden. Die an den Endpunkten der Reihen gelegenen Federn sind meist schwächer ausgebildet als die mittlern und haben dunenartige Beschaffenheit, während die kräftigen Mittelfedern Konturfedern darstellen. Besonders auf der medialen Seite des Komplexes ist ein deutlicher Saum von Dunen ausgebildet. Weniger deutlich ausgeprägt ist ein zweites System von Reihen, die die ersten rechtwinklig kreuzen und lateral-rostral beginnen und medial-caudal enden. Etwas rostral von der Schulter findet sich die größte Breitenausdehnung des Federkomplexes; die Reihen bestehen an dieser Stelle aus 8 Federn. Nach hinten tritt wieder Verschmälerung ein, dafür werden aber jeweils 3—4 Konturfedern besonders stark hervorgehoben. Dadurch erleidet auch die reihenförmige Anordnung der Federn einige Störungen, wobei noch die Einführung einiger Dunen zwischen die Konturfedern mithilft. Die letztern nehmen an Größe noch weiter zu, treten aber nur noch in der Zweizahl auf, bis schließlich eine einzige starke Feder den ganzen Komplex genau medial vom Scapulaende beschließt. Die funktionelle Bedeutung des eben besprochenen Federkomplexes liegt darin, daß die starken Konturfedern die ganze Medianzone des Rückens bedecken. Die größten dieser Federn sind bis 19 cm lang und bedecken außer dem Unterrücken noch etwa $\frac{2}{5}$ der Steuerfedern. Angesichts dieser Tatsache erscheint es verständlich, daß der lumbosacrale Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung gegenüber dem thoracalen bedeutend zurücktritt.

Caudal von dem letztern Federkomplex liegt eine mit Dunen bewachsene Zone. Diese stehen zunächst zerstreut, nicht ohne eine gewisse Regelmäßigkeit angeordnet. Nach und nach wird ihre Gruppierung lateral vom spinalen Apterium dichter, es treten erst Übergangsformen zwischen Dunen und Konturfedern und zuletzt kleine Konturfedern auf. So entsteht wieder eine „Flur“, die lateral von einem Bezirk mit relativ sehr schwacher Dunenbefiederung begrenzt wird. Von dem Punkte an, wo die Cristae iliacae sich jederseits zum Trochanter wenden, wird die Medianzone wieder befiedert, und das Apterium spinale, das wir vom Hals bis zu diesem Punkte verfolgen konnten, bricht plötzlich ab. Bis zum Schwanz bleibt die nun einheitlich gewordene paramesale Rückenbefiederung aus denselben Elementen zusammengesetzt. Sie besteht aus Dunen mit kleinen Konturfedern vermischt in ziemlich gedrängter Anordnung. Von einer geometrischen Verteilung läßt sich bei diesem Federkomplex nichts erkennen.

Die Befiederungen der Bürzeldrüse und des Schwanzes bilden kleinere Komplexe teilweise extrem spezialisierter Federn, die aus dem Zusammenhang des Federkleides herausgerissen und ganz bestimmten Zwecken angepaßt zu sein scheinen. Die Mündung der Bürzeldrüse umgibt ein Kranz von 10 kleinen Dunen mit etwa 4 mm langen Ästen; der übrige Teil der Drüse ist nackt. An ihrer rostralen Begrenzung liegen die letzten Konturfedern der paramesalen Befiederung, während seitlich von ihr einige kleine Dunen den Übergang zur Schwanzbefiederung vermitteln. Diese besteht aus etwa 7 Federreihen, die caudal von der Bürzeldrüse einen rostralwärts offenen Bogen bilden. Zunächst der Bürzeldrüse, an die Befiederung ihrer Umgebung anschließend, liegt eine Reihe von ca. 14 Dunen, deren laterale Abschnitte noch nicht deutlich ausgebildet sind. Dann folgen jederseits 6 kräftige Deckfedern (daß bei dem von uns untersuchten Exemplar rechts nur 5 Federn vorhanden sind, fassen wir als Zufall auf) und auf diese die 12 Steuerfedern. Von den letztern sind die median gelegenen am stärksten entwickelt; nach der Seite hin nehmen sie an Größe ab.

Zwischen Deckfedern und Steuerfedern ist eine interstitielle Federreihe, aus 12 kleinen Dunen bestehend, eingeschoben. Sie korrespondiert in der Anordnung ihrer Elemente nicht mit den beiden andern Reihen. Auf der Ventralseite des Schwanzes liegen zunächst den Steuerfedern jederseits 6 Dunen. Die ventralen Deckfedern sind in einiger Distanz von ihnen in 2 seitliche Gruppen zusammengestellt. Besonders auffällig ist an dieser Stelle eine Anzahl von Fadenfedern, welche bis 4 cm Länge erreichen und um die beiden medial gelegenen Deckfedern gruppiert sind.

3. Ventrale Paramesalzone.

(Vgl. Fig. J.)

Die ventrale Paramesalzone ist einer derjenigen Bezirke, welche sich am weitesten von dem primitiven Zustand der allgemeinen diffusen Befiederung entfernt haben. Dies gibt sich einesteiis darin zu erkennen, daß sich in seinem Umkreis ein Komplex jener extrem spezialisierten Federn findet, die von jeher ihrer Funktion entsprechend als Puderdunen bezeichnet worden sind, andernteils aber darin, daß außer dem Puderdunenfleck auf der ganzen Zone jederseits nur eine einzige Federreihe erhalten ist.

Die Brustpuderdunenflecke liegen in ihrer ganzen Ausdehnung

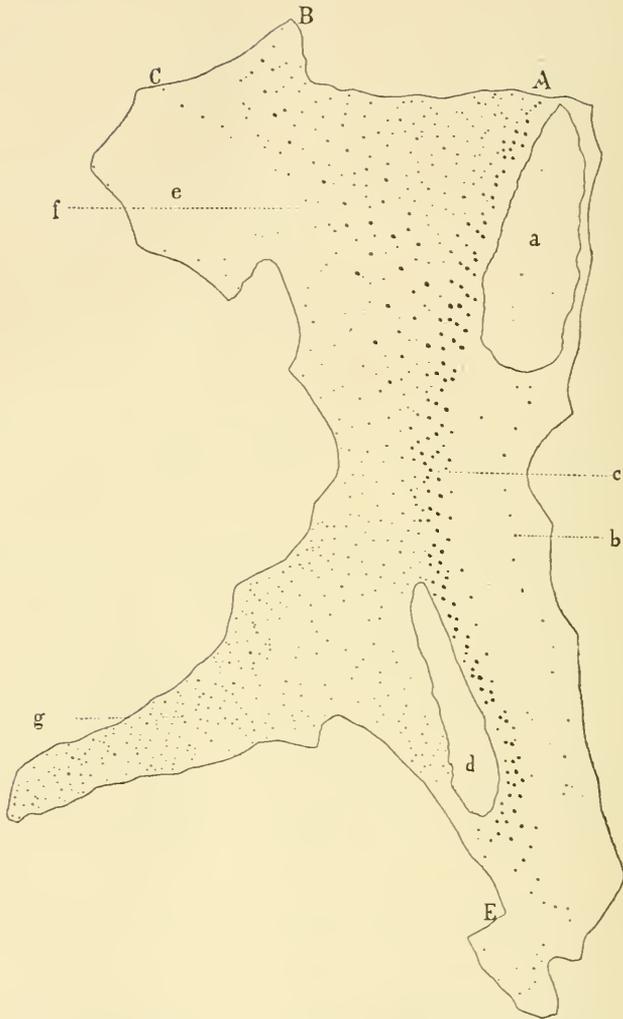


Fig. J. *Ardea purpurea*.

Befiederung der Ventralseite und der medialen Fläche des Unterschenkels.
Halbe nat. Gr.

a pectoraler Puderdünenfleck. *b* ventrale Paramesalbefiederung. *c* Unterflur.
d inguinaler Puderdünenfleck. *e* Achselhöhle. *f* Hypopterygium. *g* mediale Fläche
des Unterschenkels. *A, B, C, E* Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der
andern Hautstücke.

auf dem *Musculus pectoralis major*. Die Form der „patches“ variiert von unregelmäßiger Eiform bis zu beinahe nierenförmigem Umriß. Das rostrale schmälere Ende liegt auf der *Furcula* am Ansatz des Halses, mehr oder weniger der Schulter genähert. Die mesiale Begrenzung folgt dem Lauf der *Furcula* resp. dem clavicularen Rand des *Pectoralis major*, gelangt aber nicht bis zur *Crista sterni*, sondern biegt vorher ab und verläuft parallel der *Crista* bis zu ihrer Mitte. Die laterale Begrenzung des Flecks wird durch die seitliche Befiederung der Brust gebildet. Sein caudales Ende ist breit abgerundet.

Caudalwärts vom Puderdünenfleck zieht sich über den größten Teil des Bauches eine Reihe von Federn, die in regelmäßigen Abständen voneinander stehen. 3—4 cm lang sind und dunenartige Äste sowie einen deutlichen Schaft besitzen. Die Reihe verläuft etwa 8—10 mm seitlich von der Medianlinie und wendet sich in ihrer caudalen Hälfte mehr lateral, wobei die Federn etwas schwächer werden. Den Anschluß der Reihe an den Puderdünenkomplex vermitteln einige kleine Dunen, die aber in keiner Hinsicht Übergangsformen zu den Puderdünen bilden.

4. Die Befiederung der Schulter und die Oberfläche des Flügels.

(Vgl. Fig. H u. K.)

Das schon oben erwähnte scapulare Apterium bildet eine scharfe Grenze zwischen der paramesalen Rückenbefiederung und der Schulterbefiederung. Es erstreckt sich aber nicht nur über die gesamte Länge des Schulterblatts, sondern greift, wenn auch bedeutend verschmälert, über die Schulter hinaus auf die Basis des Halses. An dieser Stelle gehen die ventrale und die dorsale Lateralzone unmerklich ineinander über. Zunächst soll nun die Befiederung der Schulter und im Zusammenhang damit die Oberseite des Flügels geschildert werden. Beide Komplexe bilden insofern ein Ganzes, als sie durch die weitestgehende Differenzierung der Konturfedern sich auszeichnen. Diese Differenzierung ist aber nur ganz bestimmten Bezirken eigen, nämlich dem hintern Rand der Vorderextremität und seiner Fortsetzung auf die Schulter. Es folgt hieraus eine Ungleichartigkeit der einzelnen Elemente des Federkleides, die uns größere Abweichungen von der ursprünglichen Befiederung erwarten läßt, als wir sie bis jetzt angetroffen haben.

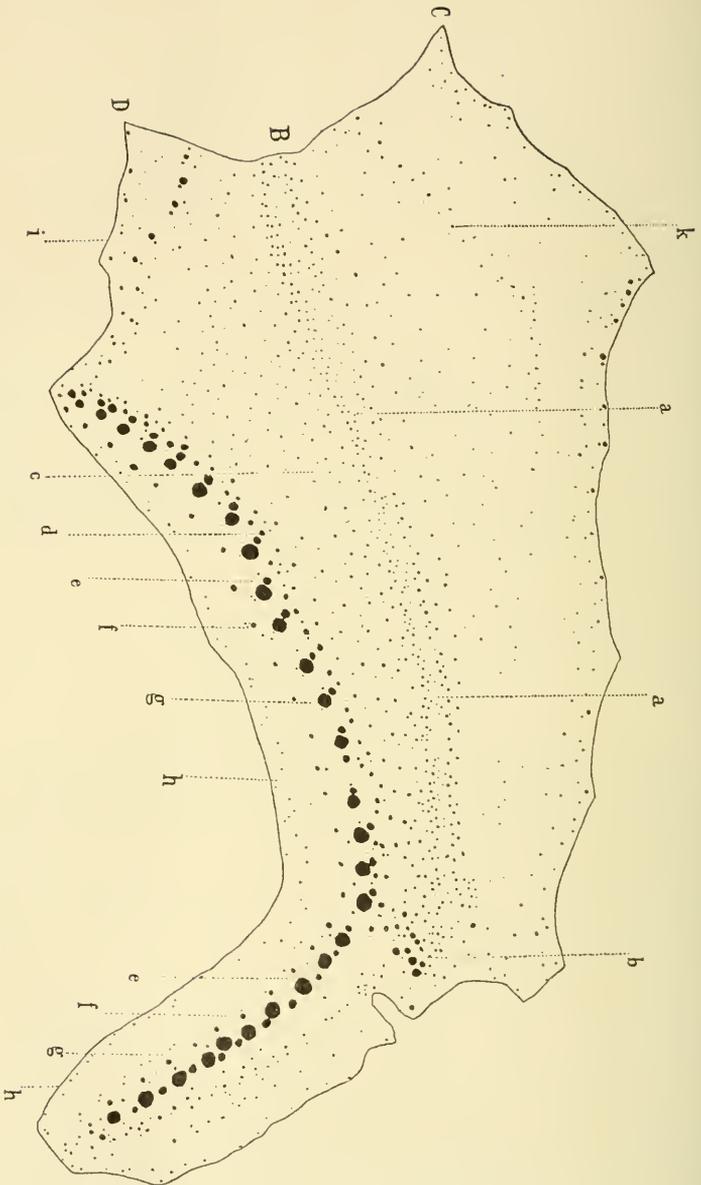


Fig. K. Befiederung des Flügels von *Aryca purpurea*. Halbe nat. Gr.

- a* Tectrices marginales. *b* Alula. *c* Tectrices minores. *d* Tectrices mediae. *e* Tectrices maiores superiores.
f Tectrices maiores inferiores. *g* Remiges. *h* Dunen der Fascia tenhinea an der Basis der Schwingen. *i* Parapternum.
k Hypopternum.
B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen der andern Hautstücke.

Lateral vom Apterium scapulare treffen wir zunächst eine kontinuierliche Befiederung, die in einzelnen Zügen an die paramesalen Komplexe erinnert. Doch sind andererseits die Abweichungen so bedeutende, daß es kaum möglich ist, irgend welchen Zusammenhang zwischen den beiden Bezirken nachzuweisen. Beiden gemeinsam ist der Grad der Geometrisierung, aber nicht der Verlauf der Kurven.

Von der vordern Seite der Schulter, medial vom Tuberculum laterale humeri abzweigend, entwickelt sich längs der Scapula ein scharf umschriebener Komplex von Konturfedern, die caudalwärts an Größe zunehmen. Sie sind vorwiegend in Reihen angeordnet, die vom lateralen Rand des Komplexes medial und zugleich etwas caudal verlaufen, doch läßt sich ohne Mühe auch ein zweites, das erste rechtwinklig kreuzendes Reihensystem erkennen. Die querlaufenden Reihen werden durch 5—6 Federn gebildet, die an der Schulter, wo sie noch verhältnismäßig klein sind, gedrängter stehen als am caudalen Ende des Komplexes. Von der letzten Reihe erreichen 4 Federn eine bedeutende Größe, die sogar die der Steuerfedern übertrifft. Sie sind etwa 20 cm lang und bedecken neben den großen paramesalen Konturfedern den ganzen Rücken und einen Teil des Schwanzes. Zwischen den großen Konturfedern des geschilderten Bezirks stehen hier und da einige Dunen; ebenso wird sein mesialer Rand durch solche gebildet.

Eine verhältnismäßig generelle Befiederung finden wir am vordern patagialen Rand des Flügels. Auf unserm Schema tritt dieser Rand deutlich hervor als eine schmale Zone von dichtgedrängten Federn, die uns in manchen Zügen an einzelne wenig differenzierte Bezirke der Halsbefiederung erinnert. Die Anordnung der Federn ist meist eine diffuse, ohne irgend welche Regelmäßigkeit. Einzig rostral vom Ellbogen, an der Stelle, wo das Patagium in der Ruhelage des Flügels zusammengefaltet wird, lassen sich zwei sich kreuzende Systeme von Kurven erkennen, die aber auf die Marginalzone beschränkt sind. Die Zone zieht sich vom Tuberculum laterale humeri bis zum Daumen. Ihre Federn, die Tectrices marginales, sind verhältnismäßig klein, 1—2 cm lang, und bilden eine abgerundete Kante am Vorderrand der Flughaut. Am Daumen sind einige dieser Federn bedeutend kräftiger ausgebildet und weiter differenziert. Sie bilden die Alula.

Wenn wir uns von dem beschriebenen Vorderrand des Flügels nach dem Hinterrand wenden, so konstatieren wir von der Schulter

bis zum Handgelenk dieselbe Veränderung der Befiederung. Die einzelnen Federn treten weiter auseinander, ihre diffuse Anordnung verschwindet und macht hauptsächlich im Gebiet des Unterarmes einer regelmäßigen Verteilung Platz. Dabei differenzieren sich die Marginalfedern nach zwei entgegengesetzten Richtungen; die einen werden stärker, kräftiger und damit Konturfedern und bilden die *Tectrices minores*, die andern gehen in der Größe zurück, verlieren ihren Schaft und werden Dunen. Jede dieser Dunen steht zwischen je 4 Deckfedern, sodaß die Anordnung entsteht, die von jeher als *Quincunx* bezeichnet worden ist. Wir halten es aber für richtiger, auch hier rechtwinklig sich kreuzende Federreihen anzunehmen, wobei auf jede Reihe von Konturfedern eine weniger vollständige Reihe von Dunen folgen würde, welche mit den Konturfedern alternieren. Die regelmäßige Anordnung bleibt nur auf eine Breite von etwa 2 cm bestehen. Beim Übergang von der *Tectrices minores* zu den *Tectrices mediae* macht sich das Bestreben geltend, die Federn in Reihen anzuordnen, die der Längsachse des Flügels parallel gehen.

Der eben geschilderte Übergang vom Vorderrand des Flügels nach dem Hinterrand ist nur für den Oberarm und den Unterarm charakteristisch. Der Vorderrand der Hand ist nur spärlich befiedert, besonders im proximalen Abschnitt, der von der *Alula* bedeckt wird. Die Federn entsprechen in ihrer Größe ungefähr den *Tectrices minores*. Den *Tectrices mediae* entsprechende Federn, welche die Differenz zwischen den kleinen und den großen Deckfedern ausgleichen würden, fehlen völlig.

Der Hinterrand des Flügels zeigt die weitestgehende Differenzierung des Gefieders von der Spitze der Hand bis zum Ellbogen. In bezug auf Differenzierung und funktionelle Bedeutung spielen die Schwungfedern die Hauptrolle. Zwar stellen sie genetisch betrachtet nur eine der Längsreihen von Federn dar, welche sich an diesem Flügelrand ausgebildet haben, doch werden durch ihre Anordnung die benachbarten Federn in solcher Weise beeinflußt, daß sie sich in ganz bestimmten Verhältnissen um die Schwingen gruppieren. Wir erhalten so auf der Oberseite und auf der Unterseite der *Remiges* die zwei Reihen der *Tectrices majores*. Da die Reihen *aquintocubital* sind, so ist beiderseits eine Deckfeder mehr vorhanden als Schwungfedern. Auf die obern großen Deckfedern folgen die *Tectrices mediae*. Sie liegen in einer Reihe, die aus doppelt so viel Federn gebildet wird wie die Reihe der großen Deckfedern.

Im Gebiete des Oberarmes ist die Differenzierung des Hinterandes des Flügels eine geringere, indem sich dort keine Schwungfedern entwickelt haben. Die Federn sind aber ebenfalls in Längsreihen angeordnet, die sich von der Schulter bis zum Ellbogen erstrecken und dort rechtwinklig auf die cubitalen Reihen aufstoßen. Besonders deutlich ausgebildet sind 2 Reihen, eine aus schwächern Federn bestehende marginale und eine mehr dem Humerus genäherte, aus stärkern Federn gebildete, welche das sog. Parapterum bilden. Beide Reihen weichen vom Ellbogen an allmählich auseinander. Die randständige Reihe erstreckt sich bis gegen die Scapula und endet etwa 1 cm caudal von den stärksten Federn der Schulterflur. In dem von den cubitalen und humeralen Reihen eingeschlossenen Winkel am Ellbogen findet sich eine völlig federlose Stelle. Gegen die Schulter hin treten dann zwischen und neben den Federreihen Dunen auf, welche die Lücke zwischen Parapterum und den allmählich sich auf den Vorderrand des Flügels zurückziehenden Tectrices ausfüllen.

5. Die Unterseite des Flügels.

(Vgl. Fig. K.)

Die Befiederung der untern Fläche des Flügels ist sehr schwach entwickelt. An der Hand sind 3 Reihen Deckfedern ausgebildet, vor denen aber 2 in Wirklichkeit noch zur Oberseite des Flügels zu rechnen sind. Auf diese Deckfedern folgen einige wenige Dunen und dann sogleich die Marginalfedern.

Nicht viel anders verhält sich die Unterseite des Patagiums. Seine Bedeckung wird hauptsächlich durch die bis 5 cm langen Tectrices marginales gebildet, die sich vom Vorderrand bis auf die Unterseite des Flügels ausdehnen, dort größer werden und schließlich eine Längsreihe bilden, die von der Handwurzel bis gegen die Schulter reicht. Auf diese Deckfedern folgt ein größerer Bezirk, der nur mit wenigen Dunen in regelloser Anordnung bedeckt ist. Diese sind besonders spärlich auf der distalen Hälfte des Patagiums. Eine regelmäßigere Befiederung weist erst der Hinterrand des Flügels auf, wo wir 3—4 Reihen Tectrices ausgebildet finden. Im Gegensatz zu den obern Deckfedern zeigen die Federn einer einzelnen Reihe keine Übereinstimmung in bezug auf Größe und Anordnung. Eine der Reihen setzt sich auch längs des Oberarms am Rand des Metapatagiums fort, besteht aber aus sehr schwachen Federn. Zwischen den Deckfedern des Vorder- und Hinterrandes tritt hin-

gegen vom proximalen Fünftel des Unterarmes an eine Reihe von Federn stärker hervor, die vom Ellbogen an zunächst dem Verlauf der Sehne des *Musculus propatagialis brevis* folgen und dann auf den Oberarm übergehen. Zunächst haben sie ungefähr die Größe der *Tectrices marginales*, werden aber bald stärker und bilden das sog. *Hypopteron*.

6. Ventrale Lateralzone und Hinterextremität.

(Vgl. Fig. H u. J.)

Die Seitenflächen des Rumpfes und die Hinterextremität zeigen eine unverhältnismäßig generellere Befiederung als der Rücken, indem die Federn dieser Zonen einen kontinuierlichen Komplex bilden und im allgemeinen nicht wie die Rückenfedern zu scharf umschriebenen Fluren zusammengefaßt sind. Einzig die Puderdunenflecke bilden hiervon eine Ausnahme.

Der zu beschreibende Federkomplex zeigt nur nach einer Seite eine deutliche Abgrenzung, nämlich nach der ventralen Paramesalzone. Auf den andern Seiten geht er überall unmerklich in die Rückenbefiederung über. Die paramesale Begrenzung stellt zugleich auch die höchste morphologische Differenzierung des ganzen Bezirks dar, indem längs dieser Linie die kräftigen Konturfedern, welche die Bauchfläche bedecken, sich ausgebildet haben. Diese Konturfedern ziehen sich als „Unterflur“, einen 10—15 mm breiten Streifen bildend von der Basis des Halses der Rumpfseite entlang bis gegen den After.

An der Schulter setzen sich rostral vom *Tuberculum laterale humeri* die Reihen der „Scapularflur“ auf die Halsseite fort. Sie verlängern sich, indem die Federn auseinandertreten und dabei kräftiger werden. Dadurch entsteht ein scharf umschriebener Komplex von Konturfedern, der gegen die dorsale Mesalzone durch die Fortsetzung des *Apterium scapulare* begrenzt ist und rostralwärts an das *interclaviculare Apterium* anstößt. Von diesem Komplex aus zieht sich die Unterflur der lateralen Begrenzung des Brustpuderdunenflecks entlang. Wie wir schon oben angedeutet haben, bildet sie nur den verstärkten und speziell differenzierten medialen Rand der lateralen Befiederung des Thorax. Diese besteht an der lateralen Fläche der Schulter nur aus dünnen Elementen, enthält aber caudalwärts und medianwärts immer mehr Konturfedern. Die einzelnen Federn sind in regelmäßigen Abständen voneinander über die Haut

verteilt, lassen sich aber nicht in Reihen zusammenordnen. Nur die starken, 10 und mehr Centimeter langen Konturfedern der Unterflur sind in mehr oder weniger deutliche Reihen von 3—4 Federn angeordnet. Die laterale Brustbefiederung erfährt auch in caudaler Richtung nach der Achselhöhle und nach dem Knie hin eine Verstärkung, indem sich auch auf dieser Seite erst kleinere, dann größere Federn eingestreut finden. Sie bilden gewissermaßen die Fortsetzung der oben als Hypopterum beschriebenen Federreihe der Unterseite des Flügels und schließen sich etwas über dem Knie an die Unterflur an. Die Aufgabe dieser bis 13 cm langen Federn scheint die Bedeckung der Achselhöhle bei ausgespanntem Flügel zu sein. Letztere ist völlig federlos, und auch ihre nächste Umgebung zwischen Hypopterum, Knie und Oberschenkelbefiederung ist nur mit wenigen Dunen bekleidet.

Die Konturfedern der Unterflur ziehen sich der ganzen Rumpfseite entlang durch die Leistengegend bis zum After. Etwa in der Höhe des Knies sind sie am zahlreichsten und zugleich am kräftigsten ausgebildet, in der Leistengegend wird dagegen die von ihnen eingenommene Zone schmaler. Lateral von ihnen liegt die inguinale Puderdunenflur, einen 7—10 mm breiten Streif bildend. Das rostrale Ende dieses Komplexes liegt etwa 2 cm caudal von der *Trabecula lateralis sterni*, das caudale Ende dagegen 2 cm rostral von der *Spina pubis*. Medial und caudal ist die Flur von Konturfedern umgeben, die gegen die *Spina* hin rasch schwächer werden und sich medial gegen den After hinwenden, wo die Unterflur ihren Abschluß findet.

Das Federkleid der Hinterextremität zeigt die verschiedensten Formen der Differenzierung. Während die Lumbal- resp. Femoralgegend eine spezialisierte Befiederung mit Dunen, Konturfedern und Puderdunen aufweist, ist der Unterschenkel und mit ihm die ganze Ventralseite der Extremität verhältnismäßig generell befiedert.

Der lumbale Puderdunenfleck ist wie die übrigen „patches“ ein scharf umschriebener Komplex jener merkwürdigen Federn, die in keinem direkt nachweisbaren Zusammenhang mit dem übrigen Federkleid stehen. Er ist von länglich ovaler Form, am caudalen Ende zugespitzt und erstreckt sich über die postacetabular entspringende Oberschenkelmuskulatur, auf der Caudalseite des Femur. Das caudale Ende des Flecks liegt am *Angulus ischiadicus*. Zwischen dem Puderdunenfleck und der paramesalen Zone findet sich eine zwar kontinuierliche, doch sehr spärliche Befiederung. Immerhin finden

sich in ihr einige Konturfedern eingestreut, welche sich annähernd dem Verlauf des Femurs entsprechend gruppiert haben. Sie schließen sich über dem Trochanter an die Konturfedern der Paramesalzone an. Lateral vom Puderdünenfleck liegen ebenfalls Konturfedern, ebenso vor seinem der Kniekehle zugewendeten rostralen Ende. Auf diesen Seiten wird die Befiederung etwas dichter, auch sind die Federn dieses Astes der „Lumbalflur“ verhältnismäßig kräftig entwickelt und bilden die Bedeckung der Lendengegend, soweit dies nicht von den Schulterfedern geschieht. Gegen das caudale Ende des Puderdünenfleckes hin werden sie aber plötzlich kleiner und verschwinden. Die Gegend der Spina publica ist infolgedessen völlig nackt.

Vom Knie an ist die Befiederung der Hinterextremität eine verhältnismäßig gleichförmige und wenig differenzierte. Die Federn stehen ziemlich dicht in gleichmäßigen Abständen, sind aber nirgends geometrisch angeordnet. Ihrer Gestalt nach sind sie entweder mehr dünenartig, oder sie bilden kleinere Konturfedern. Von den letztern sind auf der Außenseite des Unterschenkels einige kräftiger ausgebildet, während auf der Innenseite größere Gleichmäßigkeit herrscht.

Es ergibt sich also aus unserer Beschreibung die Möglichkeit einer organischen Gliederung des durch eine genaue Aufnahme geschaffenen Tatbestandes. Die von uns in der Einleitung geforderte genetische Auffassung der Pterylose hat uns erlaubt, das gesamte Federkleid als Einheit zu erfassen, deren Differenzierungsgrade uns in den mannigfachen Formen der einzelnen Abschnitte entgegen-treten. Es bleibt uns noch die Aufgabe, diese Abschnitte nach ihrer Differenzierung zu rubrizieren.

Die primitivsten Verhältnisse des ganzen Federkleides haben wir an Kopf und Hals zu suchen. Besonders in den rostralen Teilen ist die Differenzierung so wenig fortgeschritten, daß es nicht möglich ist, Konturfedern und Dunen oder gar Fluren und Raine zu unterscheiden. Auch die Anordnung der Federn läßt noch einen bedeutenden Grad der ursprünglichen Geometrisierung erkennen. Zugleich ist aber der Hals ein Körperabschnitt, an dem sich direkt erkennen läßt, wie wir uns die Differenzierung der Pterylose zu denken haben. Während wir rostral jene generelle Befiederung fanden, schreitet gegen das caudale Halsende die Spezialisierung der Lateralzonen immer weiter fort, während die Medianzonen sich zurückbilden, bis schließlich erstere eine maximale, letztere aber

eine minimale Befiederung aufweisen. Deutlich tritt dabei zutage, wie durch die Reduktion der Medianbefiederungen die Geometrisierung der Federn nur noch in den Lateralzonen mit ihrer gleichartig fortschreitenden Spezialisierung möglich gemacht wird.

Verhältnismäßig generell ist noch die Befiederung der ventralen Lateralzonen, welche sich sowohl geometrisch als auch in bezug auf Differenzierung der Federn als Einheit auffassen lassen. Die Spezialisierung schlägt in diesem Fall einen etwas andern Weg ein, indem der mesiale Rand des sonst homogenen Komplexes sich zur Flur ausbildet, und zwar beteiligen sich sämtliche Elemente an diesem Prozeß, sodaß die ursprüngliche Geometrisierung erhalten bleibt.

Weitgehende Differenzierung finden wir an allen übrigen Körperteilen. Die Befiederung der dorsalen Paramesalzone ist durch die Ausbildung des spinalen Apteriums sowie durch die in scharf umgrenzten Komplexen stehenden Konturfedern als ein hochspezialisiertes Gebiet gekennzeichnet. Ein kleiner Überrest genereller Befiederung ist in der Übergangszone vom thoracalen zum lumbosacralen Abschnitt erhalten. Die Schwanzregion hingegen ist bereits zu den Gebieten maximaler Spezialisierung zu rechnen. Zu diesen rechnen wir auch die ventrale Paramesalzone, in welcher die Reduktion des Gefieders die größten Fortschritte gemacht hat.

Die Flügelbefiederung nimmt insofern eine Sonderstellung ein, als sie alle Differenzierungsgrade aufweist. In der Marginalzone hat sich ein Streifen genereller Befiederung erhalten, von dem aus sich nach der einen Seite, der Oberfläche des Flügels, maximale Federformen differenzieren, während nach der entgegengesetzten Seite, der Unterfläche, hin eine Reduktion des Gefieders bis zum Apterium stattfindet.

Der Differenzierungsprozeß des Gefieders scheint nach den obigen Darlegungen kein einheitlicher zu sein. Es wird vielmehr auf den mannigfachsten Wegen jener Endzustand erreicht, da mehr oder weniger scharf umschriebene Konturfederkomplexe die gesamte äußere Körperbekleidung bilden, während die übrigen Teile der Pterylose reduziert worden sind.

Drei solcher Wege sind am Gefieder des Purpurreihers deutlich erkennbar. Am Hals sehen wir aus dem generellen Gefieder durch Reduktion der einen und Spezialisierung der andern Längszone „Fluren und Raine“ herauswachsen. In den ventralen Lateralzonen des Rumpfes hingegen wird durch Verstärkung sämtlicher Elemente

des mesialen Randes eine Flur gebildet. Ganz anders ist wieder die Bahn, welche die Differenzierung im Gebiet der Vorderextremität einschlägt. Dort handelt es sich nicht wie in den andern Gebieten darum, besondere Ausschnitte der Pterylose für die Aufgabe der äußern Körperbedeckung zu spezialisieren, sondern die Umgestaltung weniger Federn im Dienste des Flugvermögens ist das Ziel der Differenzierung. Dies läßt uns verständlich erscheinen, weshalb wir neben den Schwungfedern einen großen Teil des Flügels mit einer verhältnismäßig generellen Befiederung bedeckt finden.

III. Die Pterylose von Nestling II.

a) Das Gesamtbild der Befiederung.

(Vgl. Fig. L u. M, Taf. 10 u. 11.)

Die rostrale Randzone der Befiederung, die sich von der Schnabelwurzel um das Auge und um das hintere Ende der Mundspalte nach der Kehle zieht, nimmt auf der Ventralseite einen andern Verlauf als beim Erwachsenen. Zwischen die Befiederung des Kinns und die laterale Unterkieferbefiederung ist nämlich ein Apterium von etwa 3 mm Breite und 9 mm Länge eingeschoben, dessen laterale Grenze mit dem Verlauf der ventralen Unterkieferkante zusammenfällt.

Das rostrale Ende der Kinnbefiederung und der lateralen Unterkieferbefiederung sowie die ganze Randzone um das Auge bis zur Schnabelwurzel bestehen aus kleinen, dichtgedrängten pinsellosen Federanlagen. Auf der Dorsalfläche des Kopfes werden diese bald größer, treten etwas auseinander und sind mit Neoptilen besetzt. Letztere erreichen auf der Mitte des Kopfes mit 23 mm Länge ihre maximale Ausbildung, fehlen aber im Umkreise des Ohres, welches von kleinen, pinsellosen Federkeimen umgrenzt wird. Auch an der Kehle finden wir eine stärkere Entwicklung der Federkeime und in Zusammenhang damit das Auftreten von zunächst noch kurzen, nach und nach aber länger werdenden Neoptilen an ihrer Spitze. Zwischen den kleinen Federanlagen ohne Pinsel und den pinseltragenden größern Keimen finden sich alle denkbaren Übergänge.

In der proximalen Hälfte des Halses gestalten sich die Verhältnisse so, daß die Federanlagen der ventralen Medianzone allmählich schwächer werden und ihre Pinsel verlieren. In der dorsalen

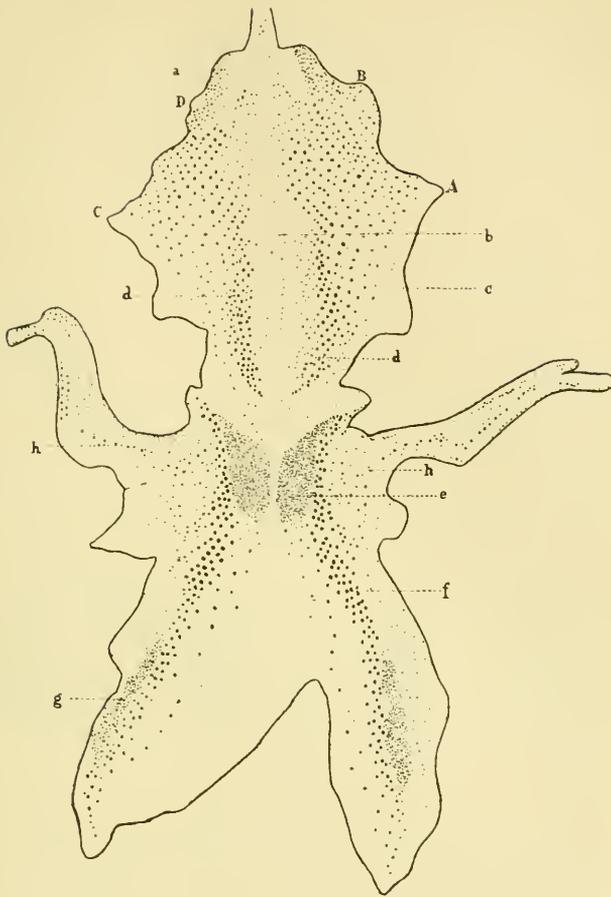


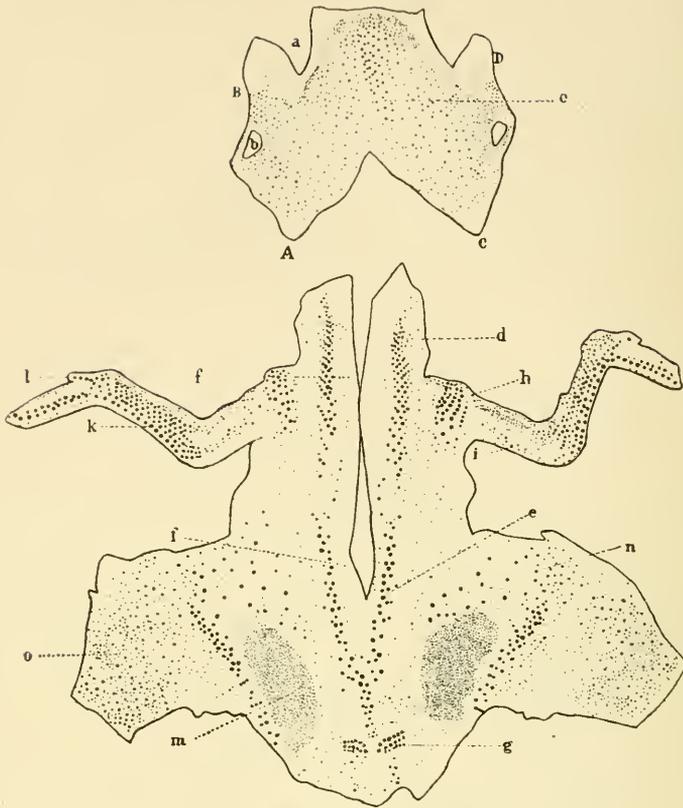
Fig. I. *Ardea purpurea*.

Nestling II. Schema der Pterylose. Ventralseite.

a Apterium an der Unterkieferkante. *b* ventrale, *c* dorsale Medianzone des Halses.
d Lateralzone des Halses. *e* thoracaler Puderdünenfleck. *f* Unterflur.
g inguinaler Puderdünenfleck.

A, B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen in Fig. M.

Medianzone tritt die Befiederung vom Nacken an bedeutend zurück, sodaß ein spinales Apterium entsteht. Im Gegensatz hierzu sind die Federkeime der Lateralzonen kräftig entwickelt und tragen lange Dunenpinsel. Die Differenzierung der einzelnen Zonen des Halses ist demnach schon beim Nestling dieselbe wie beim Erwachsenen. Die Konturfedern der Lateralzonen werden im Nestkleid durch

Fig. M. *Ardea purpurea*.

Nestling II. Schema der Pterylose. Dorsalseite.

a Auge. *b* Ohr. *c* Scheitel. *d* thoracaler, *e* lumbosacraler Abschnitt der dorsalen Paramesalzone. *f* spinales Apterium. *g* Schwanzbefiederung. *h* scapularer Komplex. *i* Parapterium. *k* Anlagen der Schwingen und obere Deckfedern. *l* Alula. *m* lumbaler Puderdunenleck. *n* Kniegegend. *o* Unterschenkel.

A, B, C, D Anschlüsse an die gleichbezeichneten Stellen in Fig. L.

kräftige pinseltragende Federkeime repräsentiert, die Dunen der Medianzonen durch schwächere, pinsellose Federanlagen. Beide Extreme sind auch beim Nestling durch Übergänge verbunden.

Die Anordnung der Federkeime am Halse des Nestlings läßt sich leicht geometrisch deuten. Wir sahen beim Erwachsenen die Konturfedern der lateralen Halszonen in zwei sich rechtwinklig kreuzenden Systemen von Reihen angeordnet. Dieselben Federreihen finden sich bereits beim Nestling, nur über ein weit größeres Gebiet

des Halses ausgedehnt. Sie sind auf unsern Schemata nicht überall deutlich zu erkennen, ließen sich aber auf den photographischen Bildern der Haut sehr schön verfolgen. Es stellte sich dabei heraus, daß die Linien, in welchen die Federanlagen angeordnet sind, zwei rechtwinklig kreuzende Systeme von Kurven darstellen, deren Verlauf über die ganze Oberfläche des Kopfes und Halses sich erstreckt. Das eine der beiden Systeme besteht aus Kurven, welche in der dorsalen Medianzone beginnen, zunächst ventral verlaufen, bald aber sich mehr rostralwärts wenden und schließlich nach dem Kinn konvergieren. Die Kurven des zweiten Systems beginnen ventral, verlaufen dorsal und rostral und konvergieren nach der Schnabelwurzel hin.

Wie beim Erwachsenen wenden sich die kräftigen Federkeime der Lateralzonen an der Basis des Halses nach der Ventralseite hin, treffen aber in der Medianlinie nicht zusammen. Den Übergang zur paramesalen Brustbefiederung bilden mehrere Reihen kleiner pinselloser Federkeime.

Die dorsale Paramesalzone findet ihren Anschluß an die Lateralzonen des Halses ähnlich wie beim Erwachsenen, doch ist die Zahl der Federn an der Übergangsstelle geringer als bei diesem. Auch beim Nestling ist ein thoracaler Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung scharf ausgeprägt. Zahl und Anordnung der Elemente dieses Komplexes ist die gleiche wie bei dem entsprechenden Komplex des Erwachsenen. Den Konturfedern des letztern entsprechen kräftige Federkeime mit stark entwickelten Neoptilen, welche ihre maximale Ausbildung am caudalen Ende des Komplexes erfahren, wo sie bis 15 mm lang werden. Seinen mesialen Rand bilden 2 Reihen von kleinen, pinsellosen Federanlagen, von denen nur einige zur Entwicklung zu gelangen scheinen, da wir beim Erwachsenen bloß eine einzige Reihe von Dunen an der entsprechenden Stelle finden.

Das caudale Ende der Scapula liegt beim Nestling etwa 7 mm hinter dem caudalen Abschluß des thoracalen Komplexes, lateral von den ersten pinseltragenden Keimen des lumbosacralen Abschnittes der paramesalen Rückenbefiederung. Der Verlauf dieses Knochens ist nicht wie beim Erwachsenen schon äußerlich durch eine minimale Befiederung kenntlich gemacht; wir finden im Gegenteil lateral vom Hinterende des vorhin beschriebenen Federkomplexes eine große Zahl von kleinen, pinsellosen Federanlagen.

Der lumbosacrale Abschnitt der paramesalen Rückenbefiederung

ist beim Nestling charakterisiert durch die kompakte Anordnung seiner Elemente. Er beginnt rostral mit schwachen, pinsellosen Federanlagen, die medial von 2—3 pinseltragenden Keimen begleitet werden. Medial vom hintern Scapulaende treten ganz unvermittelt starke Federanlagen mit langen Neoptilen auf, welche bis zum Bürzel die Hauptbestandteile des Komplexes bilden. Sie besitzen eine viel regelmäßigere Anordnung als die entsprechenden Federn des Erwachsenen.

Auf der Höhe des Trochanters findet das spinale Apterium seinen Abschluß, indem sich zwischen die beiderseitigen kräftigen Federkeime einige pinsellose Anlagen einschieben. Die erstern treten alsdann zusammen und ziehen sich von diesem Punkte an als eine Doppelreihe, allmählich schwächer werdend, nach der Bürzeldrüse hin. Beiderseits sind diese Federanlagen von unscheinbaren pinsellosen Federkeimen begleitet, welche die Lücke zwischen ihnen und dem humbalen Puderdunenfleck ausfüllen. Von der Bürzeldrüse und ihrer Befiederung läßt sich beim Nestling äußerlich noch nichts erkennen.

Die Befiederung des Schwanzes besteht jederseits aus 3 Reihen, die von je 6 Federkeimen mit etwa 9 mm langen Neoptilen gebildet werden. Am stärksten entwickelt sind die Keime der am meisten rostral gelegenen Reihen; sie entsprechen aber nicht den künftigen Steuerfedern. Letztere gehen vielmehr aus der 2. Reihe hervor. Direkt hinter dem Schwanz des Nestlings liegt eine völlig unbefiederte kreisförmige Stelle, die von zahlreichen Federkeimen umgeben wird. Diese Federanlagen sind noch völlig regellos angeordnet und rücken erst in spätern Stadien auf die Unterseite des Schwanzes.

Die ventrale Paramesalzone wird auf der Brust durch die Anlagen der Puderdunen eingenommen, welche in einem spätern Kapitel behandelt werden sollen. Die Form der „patches“ stimmt mit der des Erwachsenen überein.

Caudal von den Brustpuderdunenflecken liegen die Anlagen einer viel reichern Befiederung, als wir sie beim Erwachsenen angetroffen haben. Diese Federanlagen bilden aber mit der lateralen Brustbefiederung in jeder Beziehung eine Einheit und lassen sich nicht von ihr getrennt betrachten. Wir versparen deshalb die Schilderung dieser Elemente auf eine spätere Gelegenheit.

Die Befiederung der Schulter und die Oberseite des Flügels. Eine dem scapularen Apterium entsprechende federlose Stelle findet sich auch beim Nestling, doch ist sie auf die Schulter beschränkt und zeigt auch dort keine sehr deutliche Ausbildung.

Über der caudalen Hälfte der Scapula finden wir zahlreiche kleine, pinsellose Federkeime, welche sich direkt an die seitliche Brustbefiederung anschließen.

Lateral vom rostralen Scapulaende über der Schulter liegt ein Komplex von kräftigen Federkeimen, deren stärkste etwa 2 cm lange Neoptile tragen. Sie sind in 5 oder 6 Reihen angeordnet, welche am Vorderrand der Schulter mit kleinen pinsellosen Federkeimen beginnen und caudal und medial verlaufen. Hierbei weichen die Reihen etwas auseinander, während die Federanlagen kräftiger werden und immer längere Pinsel tragen. Die maximale Ausbildung erreicht dieser Komplex somit nicht an seinem caudalen Ende wie beim Erwachsenen, sondern an seiner medialen Begrenzung.

Im großen Ganzen finden wir die Federn des erwachsenen Flügels schon beim Nestling angelegt, doch ist die Differenzierung der einzelnen Elemente bedeutend geringer als bei erstem. Am Vorderrand des Flügels liegen kleine dichtgedrängte Federkeime mit minimal ausgebildeten Neoptilen, die künftigen *Tectrices marginales*. Im Gebiet des Oberarmes liegt caudal von diesen Federn ein fast unbefiederter Streifen, ähnlich wie wir ihn schon beim Erwachsenen angetroffen haben. Der Hinterrand des Oberarmes wird durch 3 Reihen von Federkeimen gebildet, die etwas größer sind als die Anlagen der *Tectrices marginales* und den Reihen des Parapterums entsprechen. Im Gebiet des Unterarmes schließen sich an die Federkeime des Vorderrandes dicht gedrängte, streng geometrisch geordnete Federanlagen mit etwa 7–9 mm langen Neoptilen. Alle diese Federkeime lassen sich in Reihen anordnen, welche die Längsachse des Unterarmes in einem Winkel von 45° kreuzen. Dieser Achse parallel gerichtete Reihen sind höchstens am Hinterrande des Flügels angedeutet. Die Anlagen der Schwungfedern sind als solche durch das Fehlen der 5. Unterarmschwinge bereits gekennzeichnet, unterscheiden sich aber in keinem andern Punkte von den künftigen Deckfedern.

Die Federanlagen des Daumens liegen in einer Reihe und schließen sich unmittelbar an die Befiederung des Unterarmes an. Auf der Oberseite der Hand finden sich am Hinterrande bloß 2 Längsreihen von Federkeimen, die von den Anlagen der *Tectrices marginales* durch einen Zwischenraum getrennt sind.

Die Unterseite des Flügels zeigt die Anlagen der untern Deckfedern und des Hypopterums in derselben Anordnung wie beim Erwachsenen. Das letztere läßt sich aber bis zum Handgelenk ver-

folgen, während beim Erwachsenen die Federreihe den Ellbogen nur wenig überschreitet. Zwischen dem Hypopterum und dem Vorderrand des Flügels liegt eine große Zahl von kleinen Federkeimen in der Haut verborgen, welche die Zahl der im definitiven Federkleid ausgebildeten Elemente weit übertrifft.

Der Anschluß des Hypopterums an die ventrale Lateralzone gestaltet sich in ganz derselben Weise wie beim Erwachsenen. Die Federanlagen dieser Reihe tragen vom Ellbogen an ca. 4 cm lange Nestdunen, welche gegen die Brust hin an Größe zunehmen. Rings um diese Neoptile liegen pinsellose Federkeime in derselben Anordnung, wie sie die entsprechenden Dunen des Erwachsenen besitzen.

Die ventrale Lateralzone erfährt wie beim Erwachsenen am mesialen Rand ihre maximale Ausbildung. Die Unterflur ist beim Nestling schon äußerlich durch die ca. 15 mm langen Nestdunen charakterisiert, welche auf den kräftigen Federkeimen sitzen. Die Anordnung dieser Elemente ist aber eine viel regelmäßigere als beim Erwachsenen, indem sie sich in zwei sich kreuzende Kurvensysteme einordnen lassen, deren Verlauf die Fig. N darstellt.

Während wir beim Erwachsenen die ventrale Paramesalzone nur aus einer einzigen isolierten Federreihe gebildet sahen, finden wir beim Nestling eine größere Zahl pinseltragender Federkeime medial von der Unterflur verteilt. Sie lassen sich unschwer als die letzten Glieder der die Lateralbefiederung bildenden Reihen erkennen, die dann im Lauf der postembryonalen Entwicklung ihren Zusammenhang mit dieser verlieren.

Lateral von den Neoptilen der Unterflur liegen die Keime der inguinalen Puderndunen sowie zahlreiche weitere pinsellose Federanlagen in der gleichen Anordnung wie die entsprechenden Federn des Erwachsenen.

Die Befiederung der Hinterextremität zeigt auf unserm Schema ein ähnliches Bild wie beim Erwachsenen, indem die dort beschriebenen Federgruppen bereits differenziert sind. Beim genauen Vergleiche finden wir aber beim Nestling diese Komplexe von einer größeren Zahl von Elementen gebildet als beim Erwachsenen. Die Anlagen der lumbalen Puderndunen bilden einen Fleck von demselben Umriß wie beim Erwachsenen. Die ihn umgebenden Federgruppen bestehen aus kräftigen Keimen mit 1,5—2 cm langen Neoptilen. Sie bilden an seiner lateralen Begrenzung einen langgestreckten kompakten Komplex, indem sie zu kurzen Reihen angeordnet sind. Rostral von den Puderndunenfluren liegen 3—5 nach

dem Knie konvergierende Reihen dieser Federanlagen. Die einzelnen Elemente dieser Reihen sind durch Zwischenräume von mehreren Millimetern getrennt, die teilweise durch kleine, pinsellose Federkeime ausgefüllt werden. Ein Anschluß dieser femoralen Reihen an die Paramesalzone findet nicht statt.

b. Die Elemente des Nestkleides.

Wie aus der Schilderung unseres Schemas hervorgeht, sind die Neoptile Bildungen, welche den Keimen der morphologisch am höchsten differenzierten Federn zukommen. Es wurde schon oben betont, daß zwischen Keimen ohne Neoptile und Keimen mit solchen alle denkbaren Übergangsformen bestehen. Es ist z. B. unmöglich, am rostralen Teil des Halses eine Grenze zwischen diesen beiden Gruppen von Federkeimen zu ziehen. Die zunächst noch pinsellosen kleinen Anlagen des Kinns werden nach und nach an der Spitze etwas ausgezogen, mit ihrer Größenzunahme gegen den Hals hin verlängert sich diese Spitze und splittert sich schließlich in eine größere Anzahl kurzer Äste auf, welche bei noch größeren Keimen bereits mit Strahlen versehen werden. Angesichts dieser Tatsachen erhalten die Neoptile eine bloß sekundäre Bedeutung gegenüber den Anlagen der definitiven Federn. Sie werden zu ephemeren Bildungen, welche an der Spitze der letztern auftreten und für kurze Zeit die erste Körperbedeckung des Nestlings darstellen. Keinenfalls dürfen wir sie aber als eine selbständige Generation von Erstlingsfedern auffassen, da sie morphologisch nichts weiter sind als die Spitzen der definitiven Federn.

Es bleibt uns demnach nur noch übrig, die Gestalt dieser embryonalen Bildungen zu beschreiben. Nach der Feststellung der Federverteilung entnahm ich der Haut eine größere Anzahl dunentragender Federkeime aus allen Teilen der Körperoberfläche und stellte davon mikroskopische Präparate her. Es erwies sich als vorteilhaft, die Federn mit Pikrinsäure zu färben, was besonders das Studium der Strahlen sehr erleichterte.

Das „Erstlingskleid“ des Nestlings besteht aus doldenförmigen Dunen, die alle nach demselben Schema gebaut sind. Von der Spitze des Federkeimes entspringen eine größere Anzahl von Ästen, im Minimum 7, im Maximum 14, in den meisten Fällen aber 10. Die Äste selbst tragen Strahlen, welche zweizeilig angeordnet sind und in regelmäßigen Abständen mit Wimpern besetzt sind. Auf Grund der Anordnung dieser Strahlen lassen sich zwei Modifikationen der

Nestdunen unterscheiden. Während VIAN in seiner Beschreibung der Reihernestlinge das Dunenkleid als „pen barbelé, filiforme sur plus de moitié de sa longueur“ bezeichnet, kann ich diese Angabe nur für die Federn des Kopfes bestätigen.

Die allgemeine Form der Neoptile zeigt 7—13 Äste. Diese tragen fast immer bis zur Spitze Strahlen. Ihre Länge ist äußerst verschieden, sie schwankt zwischen 0 und 21 mm. Bei vielen Pinseln fanden sich einzelne sehr kurze, nur wenige Millimeter lange Äste, welche aber gleichgebaut sind wie die längern Äste.

Mit dieser Form ist der 2. Typus der Neoptile durch Übergänge verbunden. Es sind, wie oben schon erwähnt wurde, die Nestdunen des Kopfes, welche überhaupt die am weitesten spezialisierte Form der Neoptile darstellen. Sie bestehen meist aus 11—14 Ästen und haben eine Länge von 16—23 mm. Die Äste tragen auf ihrem untern Teil die zweizeilig angeordneten Strahlen, während ihre Enden auf eine Länge von circa 7 mm fadenförmig und ungefedert sind. Diese freien Enden der Dunenäste bilden die „huppe érectile“, welche VIAN beschreibt.

Außer den beschriebenen Ästen findet sich bei den meisten Neoptilen ein zarter schlauchförmiger Schaft, der sich aus der Mitte des Federkeimes erhebt und dessen Länge derjenigen der Äste gleichkommt. Dieses Gebilde wurde schon von R. BURCKHARDT bei den Neoptilen von *Rhinochetus* beschrieben, aber ohne daß seine Natur aufgeklärt worden wäre. Zunächst war ich der Meinung, dieser sog. Embryonalschaft entstehe aus der Federscheide der Neoptile, etwa in der Weise, daß diese sich der Länge nach spalten würde und so die Strahlen der Dune frei werden ließe. Es war mir aber nicht möglich, an meinen Präparaten den Anschluß des Embryonalschafts an die Federscheide des Keimes zu erkennen. Es schien vielmehr allseitig von den Ästen umgeben im Zentrum der Neoptile zu stehen.

Beim Durchsuchen der Literatur nach Angaben über dieses merkwürdige Gebilde fiel mir nun auf, daß DAVIES keine Mitteilungen über die Rückbildung der Pulpa in den obern Teilen der Neoptile macht, sondern vielmehr gesteht, daß er diesen Prozeß nicht in allen Einzelheiten verfolgen konnte. Andererseits war aber schon bekannt, daß die Puderndunen der Reiher ein sog. Pulpaepithel besitzen, d. h. eine verhornte Hülle, welche die Papille einschließt und die über den Federstiel noch in den Büschel der Äste hineinragt. Ähnliche Bildungen traf ich an den Puderndunen von *Circus aeru-*

ginosus, *Podargus strigoides* und *Artamus leucogaster*. Aber auch bei gewöhnlichen Konturfedern ist das Pulpaepithel schon beschrieben worden. In PAGENSTECHEK'S Allgemeiner Zoologie, Vol. 4, p. 809 ist folgende Stelle von besonderm Interesse: „Ich finde an der vorbrechenden Feder eines sich mausernden *Eclectus*, welche mit der innern Fahnenfläche um die Papille wie um einen Zapfen gelegt ist, die fertigen Fahmenteile eingeschlossen zwischen die von der Feder tasche gelieferte Wurzelscheide und die Falten eines von der Papille abgelösten, verhornten Epithellagers,¹⁾ in welchem Zellreihen sich Schachtelhalm ähnlich ineinander schieben.“ Die beigefügte Abbildung läßt erkennen, daß es sich um dasselbe Pulpaepithel handelt, welches bei den Puderdünen vorkommt. Ich muß hier bemerken, daß der Name Pulpaepithel etwas irreführend ist, da er die Vorstellung erwecken könnte, daß die Pulpa sich mit einem Epithel umgebe. Dies ist aber nicht der Fall. Bei den Puderdünen von *Ardea purpurea* entsteht dieses Epithellager aus den Cylinderzellen der Federanlage, ist also ein Epidermisgebilde und entsteht nicht aus der Pulpa.

Ich bin nun zu der Überzeugung gelangt, daß der Embryonalschaft der Neoptile nichts anderes als ein solches Pulpaepithel ist, also aus den Cylinderzellen der Federanlage hervorgeht. Gestützt wird diese Ansicht durch die Tatsache, daß der Embryonalschaft aus der Mitte des Dünenbüschels hervorragt, daß er ein kollabiertes Rohr darstellt, welches deutlich der Länge nach gestreift ist, und daß seine Länge niemals diejenige der Federäste übersteigt. Die Längsstreifung des Pulpaepithels ist ein letzter Überrest der sternförmigen Gestalt der Pulpa, wie sie Querschnitte junger Embryondünen zeigen. Daß der Embryonalschaft sich nicht an allen Neoptilen findet, ist bei der großen Zerbrechlichkeit dieses Gebildes leicht erklärlich, doch konnte ich beim größten Teil der von mir untersuchten Nstdünen wenigstens einen kurzen Rest desselben erkennen.

Die schon bekannten Tatsachen über die Federentwicklung sind also dahin zu ergänzen, daß die Cylinderzellen beim Rückzug der Pulpa nicht nur die Hornkappen der Federseele bilden, sondern daß sie in einzelnen Fällen in ihrer ursprünglichen Gestalt als ein längsgestreiftes oder gerieftes Rohr bestehen bleiben und an der ent-

1) Von uns durch Sperrdruck hervorgehoben.

falteten Feder den „Embryonalschaft“ oder das „Pulpaepithel“ bilden.

Die Verteilung der Abstufungen der Neoptile gestaltet sich folgendermaßen: Die großen spezialisierten Nestdunen des zweiten Typus finden sich nur auf der Oberseite des Kopfes, alle übrigen Neoptile sind kräftiger und schwächer ausgebildete Dunen des ersten Typus. Von diesen liegen die größten mit 21 mm Länge in der scapularen Flur, von wo aus sie einen großen Teil des Rückens bedecken. Eine ähnliche Ausbildung dieser Federn findet sich in keinem andern Komplex, die nächstgrößten Neoptile, diejenigen der über dem Verlauf des Oberschenkels liegenden Reihen, messen bloß 16 mm. Beinahe dieselbe Länge erreichen die Neoptile der Bauchflur sowie die des thoracalen Abschnittes der dorsalen Paramesalbefiederung, doch sinkt im letztern Komplex die Länge einzelner Federn bis auf 10 mm. Alle übrigen Körperstellen besitzen nur kleine, unscheinbare Pinsel.

Die Bedeutung der Neoptile für die Phylogenie des Federkleides.

Über die Frage, ob man in den Neoptilen ein primitives Gebilde zu erblicken hat, welches ein phylogenetisch älteres Stadium der Federentwicklung repräsentiert, finden sich sehr widersprechende Ansichten in der Literatur. Während STUDER in dem Embryonalgefieder einen Zustand der Hautbedeckungen vermutet, „welcher vielleicht den Vorläufern unserer Vogelwelt in früheren Perioden eigen war“, haben andere, wie MAURER, diese Bedeutung der Neoptile völlig verneint. DE MEIJERE betrachtet die einfachen Neoptile vieler Nesthocker als reduzierte Gebilde, nicht als primitive Federformen. KEIBEL bemerkt hierzu, daß die angeführten Gründe es nicht erlauben, „der Erstlingsdune ihre Bedeutung für die Phylogenie vollkommen abzusprechen“. Er weist mit Recht darauf hin, daß die Beziehungen zwischen Embryonalgefieder und definitivem Federkleid noch viel zu wenig geklärt seien, um die Frage erfolgreich zu behandeln. Ich bin nun auch der Überzeugung, daß für die Beurteilung der phylogenetischen Bedeutung der Neoptile in erster Linie ihr Verhältnis zum definitiven Federkleid in Betracht fällt.

Wie aus der Beschreibung des Embryonalgefieders hervorgeht, sind die Neoptile die ersten Bildungen der Konturfederkeime, kommen also nur den höchst differenzierten Federn zu. Der Zusammenhang zwischen Konturfederkeimen und Neoptilen ist bekanntlich ein sehr

inniger, da beide aus einer gemeinsamen Papille hervorgehen, deren intermediäre Zellen zunächst die Äste der Erstlingsdune bilden, welche dann nach unten in die Äste der Konturfedern übergehen. Meiner Ansicht nach sind diese beiden Federarten keine selbständigen Generationen, sondern bilden eine genetische Einheit. Die Neoptile wäre dann nichts weiter als die erste Differenzierung derselben Zellschicht, welche später die Konturfeder ausbildet. Für die Zusammengehörigkeit von Konturfederkeimen und Neoptilen spricht ferner noch der Befund, daß die Begriffe „pinseltragender Federkeim“ und „Konturfederanlage“ völlig identisch sind und daß zwischen pinsellosen Federkeimen und pinseltragenden dieselben Übergänge bestehen wie zwischen Konturfedern und Dunen.

Als Bestandteile von hochdifferenzierten Federn verlieren aber die Neoptile jede Berechtigung, als primitive Federformen aufgefaßt zu werden. Sie werden im Gegenteil zu einem Merkmal der hohen Differenzierung. In einer Hinsicht haben diese Gebilde allerdings eine große Bedeutung, sie weisen darauf hin, daß die Schicht der intermediären Zellen sogar innerhalb eines Federindividuums nicht an eine bestimmte Form der Differenzierung gebunden ist, sondern je nach den äußern Umständen einfachere oder komplizierte Federformen liefern kann. Im vorliegenden Falle handelt es sich darum, ein Federkleid zu produzieren, das den jedenfalls geringen Bedürfnissen des Nestkleides genügt, und dies geschieht durch die vorläufige Ausbildung der Pinseldunen.

Daß ontogenetisch zuerst auftretende Federteile (also ihre Spitzen) phylogenetisch die jüngsten Spezialisierungen und der neueste Erwerb des betreffenden Federkeimes sein können, darauf weist auch die Tatsache hin, welche R. BURCKHARDT in seiner Arbeit über das Jugendkleid von *Rhinochetus* zur Kenntnis bringt: Die Spitzen der Rückenfedern zeigen die Farben des definitiven Prachtkleides, während die unterhalb der Spitze gelegenen Federteile noch die embryonalen Farben, welche auf die Geschichte der Art hindeuten, aufweisen.

IV. Die Veränderungen des Gefieders im Laufe der postembryonalen Entwicklung.

Veränderungen des Gefieders äußern sich in erster Linie in der Verschiedenheit der Federzahl bei den beschriebenen Stadien. Wenn wir zunächst die hierhergehörigen Differenzen zwischen

Nestling und Erwachsenen besprechen, so muß im voraus betont werden, daß ein exakter zahlenmäßiger Vergleich sich nicht durchführen läßt, da ein solcher angesichts des Mangels irgend welcher natürlicher Grenzen zwischen den meisten Abschnitten der Pterylose nicht denkbar ist. Hingegen läßt sich durch Abschätzen der Anzahl der Elemente dieser Abschnitte wohl ermitteln, ob im Laufe der postembryonalen Entwicklung eine wesentliche Veränderung der Federzahl stattfindet.

Der Hals weist vor allen andern Körperteilen die größte Verschiebung dieser Zahl auf. Beim Nestling sind schätzungsweise die Hälfte der beim Erwachsenen ausgebildeten Federn vorhanden. Die Zahl der Federreihen vom caudalen Ende der Halsbefiederung bis zum Ohr ist beim Nestling ca. 27, während der erwachsene Reiher deren 57 besitzt. Quer über den Hals zählen wir hingegen bei beiden etwa 13 Kurven. Es erfolgt also eine gewaltige Vermehrung der Halsfedern durch Hinzutreten neuer Elemente, die beim Nestling nicht vorgebildet waren. Nun muß allerdings zugegeben werden, daß es nicht möglich war, die mikroskopisch kleinen, zwischen den Federreihen liegenden Keime am Halse des Nestlings in Rechnung zu bringen. Von diesen Federanlagen konnte nur ein kleiner Bruchteil in unser Schema eingezeichnet werden, da sie bei den bei unserer Methode anwendbaren Vergrößerungen nicht deutlich erkannt werden können. Andererseits liegen aber auch beim Erwachsenen eine so große Zahl kleiner Dunen zwischen den Reihen, welche wir nicht in die Schätzung einbezogen haben, daß wir bei unserm Vergleich keinen großen Fehler begangen haben. Jedenfalls kann die Behauptung MAURER's nicht als erwiesen betrachtet werden, daß die Anlagen von allen Federn embryonal vorhanden sind und später keine Vermehrung mehr stattfindet. Das letztere scheint auch darum sehr unwahrscheinlich zu sein, weil gewisse Veränderungen im Federkleid nur durch Einschaltung neuer Elemente während des postembryonalen Lebens möglich sind. Hierher gehört die Ausfüllung des Apteriums am caudalen Ende der Unterkieferkante. Dieses beim Nestling noch völlig federlose Halsstück ist nämlich beim Erwachsenen verschwunden, indem die Federreihen den gesamten Raum zwischen den seitlichen Befiederungen des Unterkiefers einnehmen. Es scheint diese Veränderung zu dem Längenwachstum des Schnabels in enger Beziehung zu stehen. Letzteres beeinflußt nämlich in hohem Maße das zwischen den beiden Unterkieferästen gelegene Hautstück, indem dieses nach und nach, der Streckung des

Vorderschnabels folgend, rostral vorgezogen wird. Während dieses Prozesses wird das Apterium durch die von der Kehle her vorrückenden und sich verlängernden Federreihen allmählich ausgefüllt.

Die starke Vermehrung der Halsfedern läßt sich wachstumsphysiologisch leicht deuten, indem wir sie auf die starke Streckung des Halses während der postembryonalen Entwicklung zurückführen können. Das Verhältnis der Federzahlen 1:2 steht in Einklang mit dem Verhältnis der relativen Halslängen, da ja beim Erwachsenen dieser Körperteil die doppelte Zahl Dorsalwirbeleinheiten mißt wie beim Nestling.

In der dorsalen Paramesalzone bleibt im ganzen die Zahl der Federn gleich. Wir finden beim Erwachsenen gleichviel Konturfedern, wie wir pinseltragende Keime beim Nestling gezählt haben. Hingegen ist der thoracale Komplex bei letzterm von einer großen Zahl pinselloser Federanlagen umgeben, sowohl medial als auch besonders lateral, von welchen wir nur etwa die Hälfte beim Erwachsenen wiederfinden. Es könnte hier beim Nestling insofern ein primitiverer Zustand vorliegen, als die Reduktion des Gefieders der Medianzone noch nicht so weit vorgeschritten ist wie beim Erwachsenen.

In der Gegend des Schwanzes treten zu den beim Nestling bereits vorhandenen Federn beim Erwachsenen eine größere Zahl von Elementen. Hierher gehören die die Mündung der Bürzeldrüse umgebenden Dunen sowie die zwischen den Schwanzfedern liegenden Dunenreihen, also Federn, die im Dienste von ontogenetisch spät auftretenden Organen stehen und deshalb beim Nestling noch fehlen.

Auf der Ventralseite des Halses, wo er sich an den Rumpf ansetzt, haben wir beim Nestling mehrere Reihen kleiner Federanlagen getroffen. Diese verschwinden im spätern Alter größtenteils und sind beim Erwachsenen nur noch andeutungsweise vorhanden.

Eine Reduktion der Federzahl findet auch in der ventralen Paramesalzone statt, indem die beim Erwachsenen isoliert verlaufende Federreihe beim Nestling sich noch als Bestandteil der Unterflur darstellt und erst durch Wegfallen einzelner Zwischenglieder von dieser losgetrennt wird. Diese Abtrennung bildet jedenfalls nur eine Phase jenes großen Reduktionsprozesses, welcher die gesamte Befiederung der medianen Bauchfläche zum Verschwinden brachte.

Bedeutende Veränderungen in der Zahl der Federn erleidet der scapulare Komplex. Während er beim Nestling aus etwa 40 pinsel-

tragenden Federkeimen gebildet wird, sind beim Erwachsenen 65—70 größere Konturfedern vorhanden. Eine große Zahl pinselloser Federkeime, welche beim Nestling das caudale Ende des Komplexes umsäumen, die sich beim Erwachsenen nicht alle wiederfinden, läßt es als nicht unmöglich erscheinen, daß die Schulterflur durch Einbeziehen solcher Elemente sich vergrößere.

Auf der Oberseite des Flügels, hauptsächlich im Gebiet des Unterarmes, konnte beim Nestling nur ein verhältnismäßig kleiner Teil der Federn nachgewiesen werden, die wir auf dem Schema des erwachsenen Flügels eingetragen hatten. Die Anlagen der Schwingen und der *Tectrices majores* sind allerdings in derselben Zahl vorhanden wie beim Erwachsenen, hingegen besteht schon die Reihe der *Tectrices mediae* nur aus halb so viel Federn wie bei diesen, und dasselbe gilt für die *Tectrices minores*. Die zwischen den letztern eingereihten Dunen fehlen beim Nestling ebenfalls. Hier müssen also im Laufe der postembryonalen Entwicklung neue Federkeime gebildet werden, denn die später auftretenden Elemente können schon aus dem einfachen Grunde nicht embryonal angelegt sein, weil sie auf dem Flügel des Nestlings gar keinen Platz hätten. Die Federkeime des letztern sind nämlich so eng, fast mosaikartig aneinander gereiht, daß sie die ganze Hautfläche in Anspruch nehmen. Erst mit der Ausbildung des Propatagiums wird diese Fläche so vergrößert, daß für eine reichere Befiederung Platz geschaffen wird. Nun erfolgt aber die Entwicklung der Flughaut ontogenetisch sehr spät, und darum dürfen wir in der einfachen Befiederung des Flügels nicht etwa einen primitiven Zustand erblicken, sondern wir haben es mit einer durch die Verhältnisse des Nestlebens bedingten Verzögerung in der Entwicklung eines Organs zu tun, das doch wohl einen der ursprünglichsten Bestandteile des Flugapparats der Vögel darstellt.

Im Gegensatz zur Oberfläche des Flügels wird seine Unterseite im Laufe der postembryonalen Entwicklung ärmer an Elementen. Beim Nestling war beinahe die ganze Hautfläche mit kleinen, pinsellosen Federanlagen bedeckt, während dieselbe Fläche beim Erwachsenen trotz ihrer Vergrößerung ein Apterium mit ganz spärlich eingestreuten Dunen bildet.

Eine wesentliche Reduktion der Federzahl findet auch im Umkreis des lumbalen Puderdunenfleckes statt, besonders in der Richtung gegen das Knie hin, wo wir beim Erwachsenen an Stelle der dicht-

gedrängten Fluren des Nestlings nur wenige zerstreut liegende Federn nachgewiesen haben.

In der Differenzierung der Federn tritt im ganzen während des postembryonalen Lebens keine Änderung ein. Die pinsellosen Federkeime entwickeln sich zu Dunen, die Neoptile werden durch Konturfedern ersetzt. Hingegen verschieben sich die Kulminationspunkte dieser Differenzierung insofern, als der höchste Grad der Differenzierung beim Erwachsenen von andern Federn erreicht wird als beim Nestling. Mit andern Worten: Die höchstentwickelten Neoptile finden sich nicht an denjenigen Stellen, welche beim Erwachsenen die höchstentwickelten Konturfedern tragen.

Wir haben bereits oben gesehen, daß der Höhepunkt der Entwicklung von den Neoptilen des Kopfes erreicht wird. Beim Erwachsenen trägt diese Stelle aber außer 2 langen Schmuckfedern nur verhältnismäßig kleine Federn. Im übrigen wird im Nestgefieder das Hauptgewicht auf die Neoptile des scapularen Komplexes, der femoralen Reihen und der ventralen und dorsalen Fluren gelegt. Diese Stellen besitzen aber im erwachsenen Gefieder nur zum Teil hochdifferenzierte Federformen. Eine gewisse Übereinstimmung im Differenzierungsgrad läßt sich höchstens für die Federn der Schulter und des Rückens konstatieren. Die Konturfedern des Bauches sind hingegen nur Elemente mittlerer Größe, während an die Stelle der großen femoralen Pinsel nur unscheinbare Federn treten.

Andrerseits stellen im erwachsenen Gefieder die Schwingen und Steuerfedern den Höhepunkt der Konturfederentwicklung dar. Die den Schwungfedern entsprechenden Neoptile sind aber Gebilde, die nur eine kärgliche Bedeckung des Flügels darstellen; die Neoptile der Steuerfedern werden sogar von denjenigen ihrer Deckfedern an Größe übertroffen.

Diesen Veränderungen des Differenzierungsgrades kommt kaum irgend welche Bedeutung für die Genese des Federkleides zu. Da wir die Neoptile als Gebilde auffassen, die nur den Zwecken des Nestlebens angepaßt sind, und sie nicht als generelle Federformen betrachten, können wir auch in der Verteilung ihrer verschiedenen Differenzierungsgrade nicht einen Anklang an ein phylogenteisch älteres Stadium des Federkleides erblicken. Wir können bloß konstatieren, daß das Nestkleid im allgemeinen in den Rahmen der Differenzierung des Erwachsenen eingepaßt ist, daß aber in den

Einzelheiten einige Abweichungen vorhanden sind, welche den Zweck haben, den Verhältnissen des Nestlebens gerecht zu werden.

Bedeutender als die Veränderungen des Differenzierungsgrades der Einzelfedern sind die Modifikationen, welche der Geometrisierungsgrad der Abschnitte des Federkleides erleidet.

Der Hals des Nestlings erfreut sich einer durchgehenden Geometrisation der Anordnung seiner Elemente, welche sich darin äußert, daß diese in die Schnittpunkte zweier sich kreuzender Systeme von Kurven eingeordnet sind. Diese regelmäßige Anordnung wird mit der Ausbildung des definitiven Federkleides auf dem größern Teil des Halses verwischt. Beim Erwachsenen sind nur noch die Lateralzonen geometrisiert, während die Federn der Medianzonen regellos angeordnet sind und sich nicht mehr in Kurven einreihen lassen. Die Lateralzonen werden dadurch weit mehr aus dem Zusammenhang mit der übrigen Befiederung herausgehoben, als dies beim Nestling der Fall war.

In der dorsalen Paramesalzone verhalten sich die beiden Abschnitte in bezug auf ihre Geometrisation völlig verschieden. Der thoracale Abschnitt besitzt nicht nur im Nestkleid wie im definitiven Federkleid die gleiche Zahl Neoptile resp. Konturfedern, sondern auch die Anordnung dieser Elemente erleidet keine Veränderungen. Hingegen bestehen für den lumbalen Abschnitt bedeutende Abweichungen der beiden Stadien. Beim Nestling sind die Keime dieser Zone regelmäßig geordnet, teilweise glaubt man sogar Bruchstücke von Federreihen zu erkennen, welche von den Rumpfseiten nach der Medianlinie und zugleich etwas caudal konvergieren, während von alledem beim Erwachsenen nichts mehr zu finden ist. Im definitiven Federkleid liegen kleinere Konturfedern und Dunen regellos durcheinander, und besonders gegen den Schwanz hin herrscht in der Stellung der Federn keinerlei Ordnung.

Im Gebiete der Unterflur findet eine ähnliche Verwischung der Geometrisierung statt. Wie die Halsbefiederung können wir auch die Federanordnung dieser Zone beim Nestling durch ein Netz von Kurven darstellen. Diese letztern sind aber beim Erwachsenen nicht nur bedeutend kürzer geworden, sondern sind teilweise so undeutlich, daß der Versuch, ihren Verlauf einzuzichnen, sich nicht mehr lohnen würde. Es geht also in diesem Teil des Federkleides eine Reduktion des Geometrisierungsgrades Hand in Hand mit der Zurückbildung der medialen Befiederung.

Die Oberseite des Flügels nimmt hinsichtlich der Veränderungen ihrer Geometrisierung eine ganz eigentümliche Stellung ein.

Der scapulare Komplex besitzt im Nestkleid noch die ursprüngliche geometrische Anordnung der Federn, die sich mit derjenigen des paramesalen Komplexes in Einklang bringen läßt, indem in beiden Fluren die Federreihen gleich verlaufen. Im erwachsenen Gefieder ist diese Übereinstimmung aber gänzlich verwischt, da durch die Ausbildung der großen Konturfedern am caudalen Ende der Schulterbefiederung die Anordnung aller übrigen Elemente in Mitleidenschaft gezogen wird. Jene hochspezialisierten Federn stehen aber in Reihen, welche der Längsachse des Flügels parallel laufen, sind also auch wieder geometrisch angeordnet. Die primäre, ontogenetisch frühere Geometrisation des Nestkleides wird in diesem Falle durch eine sekundäre, dem Erwachsenen eigne Geometrisation ersetzt, die in der funktionellen Spezialisierung einzelner Elemente ihren Grund hat.

Ähnliche Verhältnisse treffen wir auf der Oberfläche des Unterarmes an. Das Nestgefieder besitzt an dieser Stelle fast in vollem Umfange eine Anordnung der Federn in Reihen, welche die Längsachse des Flügels unter 45° kreuzen. Diese Gruppierung läßt sich auf zwei sich rechtwinklig kreuzende Kurvensysteme zurückführen und stellt darum jedenfalls die ursprüngliche Geometrisation dieser Federn dar (vgl. Kap. VI). Beim Erwachsenen ist diese primäre Geometrisierung auf eine schmale Zone beschränkt, während die gesamte Befiederung des Hinterrandes des Flügels in Längsreihen angeordnet ist, also eine sekundäre Geometrisierung besitzt.

Auf der Unterseite des Flügels bleibt die Anordnung der Federn während des Nestlebens dieselbe, der Geometrisierungsgrad bleibt demnach unverändert.

Die Befiederung der Hinterextremität erleidet während der postembryonalen Entwicklung durchweg eine Verwischung ihrer ursprünglichen Regelmäßigkeit. Im Nestgefieder sind sämtliche pinseltragenden Federkeime in Reihen gestellt, beim Erwachsenen hingegen suchen wir vergebens nach einer solchen Anordnung.

In bezug auf den Geometrisierungsgrad ergibt der Vergleich von Nestkleid und erwachsenem Gefieder, daß beinahe alle Abschnitte der Pterylose im Nestkleid mit einer reichern Geometrisation ausgestattet sind und daß diese mit der Ausbildung des definitiven Federkleides zu einem großen Teil zerstört wird.

Fragen wir nun, wie sich diese Auszeichnung eines ontogenetisch

jüngern Stadiums deuten lasse, so muß in erster Linie betont werden, daß die Geometrisierung des hochdifferenzierten Federkleides der Reihler nicht auf irgend welche es gegenwärtig noch beeinflussenden physiologischen Faktoren zurückgeführt, sondern funktionell nur gedeutet werden kann aus den Bedürfnissen einer phylogenetisch ältern generellern Pterylose, für welche wir die geometrische Einheit vorausgesetzt haben. Ein hoher Grad der Geometrisierung, der mit dieser hypothetischen Einheit in Einklang steht, ist demnach als Zeichen ursprünglichen Verhaltens aufzufassen. Dem Nestkleide kommt aber diese Eigenschaft in größerem Umfange zu als dem erwachsenen Federkleide, da sich die Anordnung seiner Elemente wenigstens zu einem großen Teil auf ein einheitliches Schema zurückführen läßt und weil das Prinzip der Federstellung in rechtwinklig sich kreuzende Reihen beinahe überall dasselbe ist. Das Nestkleid besitzt also eine generellere Anordnung seiner Federn als das Gefieder des Erwachsenen und bildet in dieser Hinsicht eine Reminiszenz an jene ancestralen Formen der Pterylose, die sich einer reichern Geometrisation erfreuten.

Nun muß allerdings zugegeben werden, daß ein Teil der Zerstörung dieser ursprünglichen Geometrisierung auf Rechnung physiologischer Faktoren zu setzen ist. Es lassen sich nämlich zwei verschiedene Prozesse unterscheiden, welche beide die geometrische Anordnung der Federn verwischen, aber zu einem entgegengesetzten Resultat führen.

In den einen Fällen (Scapularflur, Flügel) wird die Geometrisierung zerstört durch Spezialisierung von einzelnen Federn. Das Ergebnis ist eine sekundär geometrische Anordnung. Da es sich bei dieser Spezialisierung um die Ausbildung von Organen handelt, welche ontogenetisch retardiert sind, messen wir diesen Veränderungen der Federgruppierung keine genetische Bedeutung zu. In allen übrigen Fällen hingegen geschieht die Verwischung der ursprünglichen Geometrisation durch Reduktion von Federkomplexen; ihr Resultat ist eine sekundär diffuse Anordnung der Federn. Wir nennen eine solche Gruppierung sekundär diffus, weil wir voraussetzen, daß das geometrisierte Federkleid aus einem noch ältern mit diffuser Anordnung der Elemente entstanden sei. Dies sind die zwei während des postembryonalen Lebens sich abspielenden Prozesse, welche in verschiedener Weise dieselbe Wirkung haben und von denen der eine die ontogenetische Rekapitulation eines stammes-

geschichtlichen Entwicklungsvorganges darstellt, während der andere cänogenetischer Natur ist.

Zum Schluß bleibt uns noch übrig, einen Blick auf diejenigen Umgestaltungen des Gefieders zu werfen, welche das Gesamtbild der Pterylose am meisten verändern. Es sind dies die Verschiebungen, welche die Größenverhältnisse der einzelnen Federkomplexe erfahren. Es braucht wohl nicht besonders betont zu werden, daß diese Proportionsverschiebungen des Gefieders auf die Änderungen der äußern Körperformen zurückzuführen sind und mit ihnen parallel gehen. Da wir bei der Betrachtung der allgemeinen Proportionen auf die pterylographische Gliederung keine Rücksicht genommen haben, fügen wir hier zur Ergänzung einige Messungen bei, welche die Veränderungen der letztern veranschaulichen sollen. Dabei muß aber voraus bemerkt werden, daß diese Messungen mit den oben behandelten nicht übereinstimmen, da sie nicht an demselben Objekt wie jene vorgenommen werden konnten und da auch die Methode der Messung nicht die gleiche war.

Wir beschränken uns bei diesem Vergleich darauf, die Längen einiger Federkomplexe, welche die Hauptlinien der Pterylose bilden, einander gegenüberzustellen. Sie illustrieren am besten, wie sehr die relative Größe der einzelnen Abschnitte sich ändert. Die Maße sind an unsern pterylographischen Schemata gewonnen und sofort auf Dorsalwirbeleinheiten umgerechnet worden. Unter N II stehen die relativen Längen des Nestlings, unter E diejenigen des Erwachsenen. Wq bezeichnet den Wachstumsquotienten, also das Verhältnis der Zahlen E zu N II.

Tabelle VI.

Proportionsverschiebungen einzelner Federkomplexe.

	N II	E	Wq
Dorsale Paramesalbefiederung			
thoracaler Abschnitt	8,6	5,7	0,66
caudaler Abschnitt	13,4	7,8	0,59
Länge der Unterflur	24,2	13,3	0,55
Länge der thoracalen Puderdünenflur	6	4	0,66
Länge der inguinalen Puderdünenflur	8	3,5	0,43
Länge der lumbalen Puderdünenflur	7,5	2,9	0,39
Länge Trochanter—Knie	8,4	5,1	0,61

Wie man sieht, sind sämtliche Wachstumsquotienten kleiner als 1, es sind also die Federkomplexe des Rumpfes beim Nestling

relativ größer als beim Erwachsenen. Wir hatten oben gesehen, daß der Wachstumsquotient der Rumpfwirbelsäule 0,8 ist. Die Quotienten der einzelnen Abschnitte der Rumpfbefiederung schwanken aber zwischen 0,66 und 0,39, haben also ein noch geringeres Wachstum als die thoracocaudale Wirbelsäule. Am auffallendsten tritt diese Erscheinung an dem Verhalten des thoracalen Abschnittes der Rückenbefiederung hervor, der neben der Dorsalwirbelsäule liegt und von dem deshalb zu erwarten wäre, daß sein Wachstumsquotient sich der Zahl 1 nähern würde. Er ist aber bloß 0,66. Dieselben Verhältnisse finden wir auf der entgegengesetzten Seite des Rumpfes, wo wir die Länge des thoracalen Puderdufenflecks sich in demselben Verhältnis verändern sehen. Die Quotienten der inguinalen Puderdufenflur und der gesamten Unterflur zeigen, daß auch ventral die caudalen Partien relativ weniger wachsen als die der rostralen Hälfte des Rumpfes. Merkwürdig ist die relative Größe des lumbalen Puderdufenflecks beim Nestling, wo er 8,4 DV lang ist, um dann während der postembryonalen Entwicklung auf 2,9 DV zusammenschrumpfen. Wie die letzten Längenmaße der obigen Tabelle zeigen, weicht dieses Wachstum von dem der umliegenden Komplexe in hohem Grade ab.

V. Allgemeine Charakteristik des Nestkleides.

Aus dem Vergleiche von Nestgefieder und definitivem Federkleide resultiert folgende Charakterisierung des Nestkleides:

Die Elemente des Nestkleides sind Federanlagen, welche eine Differenzierung nach zwei extremen Richtungen aufweisen. Die einen sind völlig in der Haut verborgen und haben noch keine funktionelle Bedeutung. Die andern ragen mit ihrer Spitze über die Oberfläche der Haut hinaus und tragen die Neoptile. Diese sind nicht als selbständige Federgeneration aufzufassen, sondern als ephemere Gebilde, welche den Bedingungen des Nestlebens angepaßt sind und eine vorübergehende Differenzierung der Spitzen der spätern Konturfedern darstellen.

Der relative Differenzierungsgrad der Elemente ist beim Nestling im ganzen derselbe wie beim Erwachsenen. Die Konturfedern des letztern finden wir durch die pinseltragenden Keime repräsentiert, die spätern Dunen hingegen als pinsellose, äußerlich nicht sichtbare Federanlagen vorgebildet. Beide Differenzierungsformen sind wie beim Erwachsenen durch Übergänge miteinander verbunden.

Die Abweichungen vom Differenzierungsgrad des Erwachsenen sind beim Nestling gering und beschränken sich auf die Skala der Abstufungen innerhalb der einzelnen Differenzierungsformen.

Der Geometrisierungsgrad des Nestkleides ist in den Hauptzügen derselbe wie der des erwachsenen Federkleides. Die pinseltragenden Federkeime bilden in stark geometrisierter Anordnung mehr oder weniger scharf umschriebene Komplexe, die mit den Konturfederkomplexen des Erwachsenen identisch sind, während die pinsellosen Federanlagen die übrigen Flächen der Haut einnehmen, ohne jene Regelmäßigkeit der Anordnung zu besitzen. Wie beim Erwachsenen läßt sich keine scharfe Grenze zwischen beiden Arten von Federkomplexen ziehen.

Angesichts dieser Übereinstimmungen zwischen Nestkleid und definitivem Federkleid scheinen wesentliche Differenzen des Geometrisierungsgrades beinahe ausgeschlossen. Die vorhandenen Unterschiede sind aber doch bedeutend genug, um einige Schlüsse über die Genese des Federkleides zuzulassen.

In diesem Sinne wertlos, aber am stärksten hervortretend sind die Differenzen, welche sich aus dem Vergleich der Proportionen der einzelnen Federkomplexe ergeben. Sie sind in Übereinstimmung mit der äußern Körpergestalt beim Nestling stark verschieden von denjenigen des Erwachsenen.

Als genetisch wichtig müssen wir dagegen die Unterschiede in der Zahl der Federelemente in Anspruch nehmen. Im ganzen findet zwar im Laufe der postembryonalen Entwicklung eine starke Vermehrung der Federn statt, doch läßt sich diese mit Leichtigkeit auf relativ starkes Wachstum der betreffenden Körperteile zurückführen, indem sie an solchen Stellen auftritt, deren relative Größe während der Entwicklung bedeutend zunimmt, wie z. B. am Hals und am Flügel.

In den übrigen Komplexen fällt dagegen der Vergleich der Federzahlen zu Ungunsten des Erwachsenen aus, indem während der postembryonalen Entwicklung einzelne Elemente in Wegfall geraten. Diese Spuren einer reichern Befiederung in frühen Entwicklungsstadien bestärken uns aber in der Annahme, daß auch die Reiher mit ihrem hochdifferenzierten Gefieder von Vögeln mit einem an Zahl der Elemente reichern Federkleide abstammen müssen.

Sehr beachtenswert ist ferner die Tatsache, daß die Geometrisierung der Elemente im Nestkleide deutlicher ausgeprägt ist als beim Erwachsenen. Die große Regelmäßigkeit des erstern läßt sich

zwar zum Teil darauf zurückführen, daß die Abstufungen innerhalb der pinseltragenden Federkeime noch nicht so weit gediehen sind wie beim Erwachsenen, wo eine größere Zahl von Elementen funktionell stark in Anspruch genommen und damit aus dem geometrischen Zusammenhang mit den übrigen Federn herausgerissen wird. Wenn wir aber von dieser durch mangelnde Differenzierung bedingten größeren Geometrisierung des Nestkleides absehen, so ist unverkennbar, daß eine weit größere Zahl seiner Federkeime in sich kreuzende Reihen angeordnet ist als beim Erwachsenen. Dieser Tatbestand ermöglichte uns die Herstellung des geometrischen Schemas, was auf Grund des definitiven Federkleides mit seiner geringen Geometrisierung nicht möglich gewesen wäre. Sehr wichtig scheint dabei, daß auch die im Laufe der postembryonalen Entwicklung in Wegfall geratenden Federn sich in dieses Schema eingliedern lassen, sodaß der Nachweis einer reichern Geometrisierung in Verbindung mit einer reichern Befiederung eine wertvolle Stütze für unsere Annahme bildet, daß das primäre Federkleid der Vögel auch geometrisch eine Einheit gebildet habe und daß die heutigen Bestandteile der Pterylose nur Ausschnitte aus einem den ganzen Körper überziehenden System von streng geometrisch geordneten Integumentalgebilden seien.

VI. Die Mechanik der Federanordnung.

Wie schon bei der Beschreibung des Nestgefieders hervorgehoben wurde, ist der Grad der Geometrisierung am Hals des Nestlings ein so hoher, daß es möglich war, die einzelnen Federreihen über den Hals hin auf den Kopf zu verfolgen und die Existenz zweier Systeme von solchen Reihen zu konstatieren. Auf Grund der oben beschriebenen Federschemata habe ich versucht, diese Systeme von Federreihen auf dem Hals und auf der Unterseite des Nestlings einzuzeichnen. Nach mehreren mißglückten Versuchen gelang es, den Verlauf der Linien auch in den weniger regelmäßigen oder durch die Präparation verzerrten Teilen so einzutragen, daß sämtliche Federn und Federanlagen in die Schnittpunkte der beiden Systeme zu liegen kamen. Auf diese Weise entstand die Fig. N. Das so gewonnene Bild der Halsbefiederung zeigte nun auffallende Ähnlichkeit mit jenen Kurvensystemen, die in der Festigkeitslehre als orthogonale Trajektorien bekannt sind. Solche Trajektorien-

systeme gelangen in der organischen Natur überall da zur Ausbildung, wo hohe mechanische Anforderungen an ein Gewebe gestellt werden und diesen Anforderungen mit einem Minimum von Material-

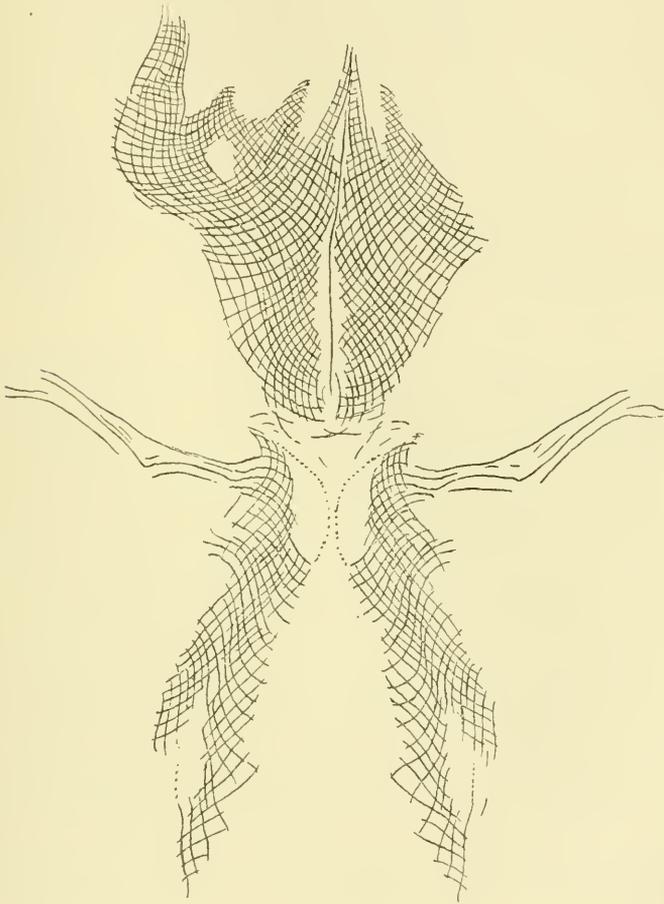


Fig. N. *Ardea purpurea*. Nestling II.

Schema der Geometrisation des Federkleides von Kopf, Hals und
Ventralseite.

aufwand genügt werden muß. Es erschien darum wohl gerechtfertigt, zu untersuchen, ob auch in dem vorliegenden Falle durch die Stellung der Federn in analoger Weise mechanische Anforde-

rungen nach diesem sogenannten Minimum-Maximum-Prinzip erfüllt werden.

Bei der Durchführung dieser Untersuchung sind wir von der klassischen Arbeit von W. Roux über die Struktur der Schwanzflosse des Delphins ausgegangen. In ähnlicher Weise wie dort ergeben sich für unser Objekt folgende Fragestellungen:

1. In welcher Weise wird die Haut resp. die Körperoberfläche mechanisch in Anspruch genommen?

2. In welchen Beziehungen stehen die einzelnen Federn zu den auf die Haut wirkenden Kräften?

3. Läßt sich aus diesen Beziehungen irgend ein Zusammenhang zwischen der mechanischen Inanspruchnahme der Körperoberfläche und der Gruppierung der Federn nach einem bestimmten geometrischen Schema ableiten?

Wenn wir uns über die mechanische Inanspruchnahme der Körperoberfläche Rechenschaft geben wollen, also danach fragen, durch welche Kräfte Spannungen in der Haut hervorgerufen werden, so werden wir in erster Linie an die Bewegungen einzelner Körperteile zu denken haben. Diese sind in der Tat die Ursache von Zerrungen und Dehnungen, welche die Haut erfährt. So wird die Flugbewegung die Haut in den Richtungen nach den Insertionsstellen der Flugmuskulatur in Mitleidenschaft ziehen; ebenso erfährt bei manchen Vögeln die Haut des Halses regelmäßige Dehnungen in der Längsrichtung, hervorgerufen durch das eigentümliche Vorschwellen des Kopfes beim Gehen. In allen diesen Fällen sind aber die auf die Haut einwirkenden Kräfte auf einzelne Körperzonen beschränkt und wirken nur nach ganz bestimmten Richtungen. Eine Beziehung zwischen diesen lokalen mechanischen Einflüssen und der gesamten Pterylose eignen Geometrisierung ist kaum denkbar. Wir müssen vielmehr die Antwort auf die Frage nach der mechanischen Beeinflussung der Haut in einer andern Richtung suchen.

Wir gehen dabei aus von den allgemeinsten Tatsachen über das Integument der Vögel. Daß man den Vogel an den Federn erkennt, weist schon darauf hin, daß die Vögel sich durch eine vollkommen eigenartige Differenzierung ihrer Epidermisgebilde auszeichnen. Während bei den Reptilien diese Bildungen meistens in Form von Hornschuppen und Platten auftreten, werden bei den Vögeln aus demselben Material die Federn geschaffen, Gebilde, deren

Volumen viel größer ist als das jener Epidermisprodukte. Sie verdecken infolge ihrer Anordnung die wahre Körpergestalt vollständig und bedingen beinahe allein die äußere Erscheinung des Vogels. Zudem haben sie ihr passives Verhalten aufgegeben und besitzen besondere Bewegungsapparate, welche ihnen ermöglichen, die Träger der mannigfachen Funktionen des Gefieders zu sein.

Durch die Ausbildung des Federkleides erfährt aber die Haut eine wesentliche Belastung, indem sie zur Basis für ein so hoch differenziertes Organ verwendet wird. Diese Belastung ist das Resultat sowohl des passiven wie des aktiven Verhaltens der Federn zur Hautoberfläche. Auf der einen Seite bildet jede einzelne Feder eine Komponente der Belastung, da sie vermöge ihrer Gestalt, die einem einseitigen Hebel sehr nahe kommt, einer besonders starken Fixation bedarf. Die Belastung der Haut ist demnach an sämtlichen befiederten Körperstellen vorhanden. Andererseits wird aber diese durch das Gewicht der Federn verursachte Belastung noch durch eine weitere mechanische Inanspruchnahme vermehrt. Die zur aktiven Bewegung der einzelnen Federindividuen erforderliche Muskulatur bedarf nämlich der Ansatzstellen außerhalb der Feder, und diese müssen notwendigerweise im Gebiet der Haut liegen.

Nachdem wir uns darüber klar geworden sind, welche großen Anforderungen das Federkleid an die Haut stellt, mag es wohl gerechtfertigt erscheinen, zu untersuchen, ob nicht in der Ausbildung des Federkleides die Ursachen jener eigentümlichen Geometrisierung zu suchen seien.

Von den oben gestellten Fragen wären demnach 1 und 2 dahin zu beantworten, daß die Federn selbst es sind, welche in erster Linie Spannungen in der Haut hervorrufen und diese belasten. Unsere weitere Aufgabe wird nun sein, zu prüfen, ob die geometrische Anordnung der Federn vom Standpunkt dieser mechanischen Beanspruchung aus verständlich erscheint.

Es ist klar, daß bei einer derartigen Belastung einer Unterlage, wie sie die Haut durch das Federkleid erleidet, Vorkehrungen getroffen werden müssen, welche die Tragkraft der Haut erhöhen. Diese Aufgabe, welche dem Organismus mit der Entwicklung des Federkleides erwächst, wird aber bedeutend erschwert durch die Beschaffenheit der Haut, welche im allgemeinen sehr zart und dünn ist und demnach eine schlechte Basis für die Federn mit ihren großen mechanischen Anforderungen bildet, besonders wenn wir berücksichtigen, daß andere Tiere mit starker Entwicklung der

Epidermisgebilde eine entsprechend verstärkte Cutis besitzen. Eine Verdickung der Haut wäre in dem vorliegenden Falle auch nicht denkbar, da die allgemeinen Organisationsverhältnisse des nach einem bestimmten Schema gebauten Vogelkörpers einen solchen Materialaufwand nicht gestatten würden.

Ein weiterer Punkt, der die Tragfähigkeit der Haut auf ein Minimum herabzusetzen geeignet ist, ist ihre lockere Verbindung mit ihrer Unterlage, indem größere Bezirke, wie der Hals, gar nicht fest auf dieser aufliegen, sondern ein loses Futteral darstellen, in welchem der betreffende Körperteil sich mehr oder weniger frei bewegt.

Trotz dieser Einschränkung sind aber mehrere Möglichkeiten denkbar, mit welchen die Kompensation der Belastung erreicht werden kann. Das radikalste Mittel besteht jedenfalls darin, den Federn eine neue Basis zu verschaffen, sodaß sie die Haut gar nicht mehr in Mitleidenschaft ziehen. Dies geschieht auch tatsächlich mit extrem spezialisierten Federn, wie Remiges und Rectrices, welche auf direkt unter der Haut liegenden Knochen fixiert und damit ihrer ursprünglichen Grundlage ganz entzogen werden. Für die mechanische Belastung der Haut fallen diese Federn außer Betracht.

Ein weiterer Weg, auf dem ein Ausgleich der Belastung erreicht werden kann, besteht darin, daß die Federn nicht gleichmäßig über die Körperoberfläche verteilt werden, sondern sich zu größeren oder kleinern Komplexen zusammenschließen, welche insbesondere in bezug auf die aktive Bewegung der Elemente eine Einheit bilden. Dieser Punkt spielt jedenfalls bei der Differenzierung von Fluren und Rainen eine nicht zu unterschätzende Rolle.

Diese beiden Möglichkeiten sind aber nur bei hochdifferenzierter Pterylose denkbar. Bei einer mehr oder weniger diffusen Verteilung wenig spezialisierter Federformen über die ganze Haut muß dieses Organ in seinem ganzen Umfang den mechanischen Anforderungen gerecht werden. Da diese sich in Form von Zugkräften äußern, erwächst daraus dem Organismus die Aufgabe, die gesamte Haut zu einer möglichst zugfesten Unterlage zu gestalten und zwar so, daß der Vogelkörper möglichst wenig belastet wird, d. h. mit einem Minimum von Materialaufwand.

Nachdem wir so die dem Organismus offenstehenden Wege zur Erreichung des gestellten Zieles skizziert haben, kehren wir wieder zu unserm geometrischen Schema zurück, um es auf Grund der gewonnenen Gesichtspunkte zu analysieren.

Da die Belastung der Haut die Summe der Zugkräfte ist, welche die einzelnen Federn ausüben, gewinnen die Linien, welche die beiden Trajektoriensysteme bilden, eine ganz besondere Bedeutung. Sie verbinden die Angriffspunkte sämtlicher Komponenten der vom Federkleid auf die Haut ausgeübten Zugkraft, sind also unzweifelhaft diejenigen Linien, welche von dieser Kraft am stärksten in Mitleidenschaft gezogen werden. Es ergibt sich demnach als erstes Resultat unserer Untersuchung, daß die Trajektoriensysteme unseres Schemas von Linien stärkster mechanischer Belastung gebildet werden.

Noch wichtiger werden aber die Kurven durch die Tatsache, daß ihr Verlauf, den wir bloß auf Grund der Federgruppierung eingezeichnet hatten, durch einen anatomischen Befund eine Bestätigung findet. Die zur Bewegung der Federn dienende Hautmuskulatur ist nämlich so angeordnet, daß die einzelnen Muskelbündel die Federn in der Richtung dieser Linien verbinden, indem sie von der Basis jeder Feder in 4 um 90° verschiedenen Richtungen ausstrahlen. Dabei greifen die Bündel der korrespondierenden Muskeln mit ihren Ursprungsstellen so ineinander, daß eine kontinuierliche Verbindung von Feder zu Feder geschaffen wird. Da diese Verbindung aber in der Richtung der Federreihen stattfindet, entstehen Ketten von Muskeln, welche mit den Linien unseres Schemas zusammenfallen. Diese aus kontraktilelementen gebildeten Ketten besitzen aber eine bedeutende Zugfestigkeit, welche diejenige der übrigen Teile der dünnen und schwachen Haut bedeutend übertrifft. Die Federreihen werden so zu Linien größter Widerstandsfähigkeit, und wir dürfen die Kurven unseres Schemas kurzerhand als Zugfasern in Anspruch nehmen. Nun sind sie aber zugleich Linien stärkster Belastung. Wir kommen demnach zu dem Resultat, daß die Linien größter mechanischer Beanspruchung verstärkt und zugfest gemacht worden sind.

Wie im Knochengewebe des Femurhalses die Knochenbälkchen den Zug- und Drucklinien entsprechen, so sind im vorliegenden Falle die die Haut durchziehenden Muskelketten in die Linien stärkster Zugwirkung gelegt. Alle diese Zugfasern bilden ein Netz, in dessen Knotenpunkten die einzelnen Federn stehen. Der von einer Feder ausgeübte Zug wirkt infolge dieser Einrichtung nicht allein auf die den Follikel umgebende Haut, sondern wird durch die Fasern des Netzes auf eine große Hautfläche verteilt. Damit ist aber das erreicht, was wir oben als eine einzige Möglichkeit zur Kompensation

der Belastung durch die Federn erkannt haben: Die Haut ist zu einer zugfesten Unterlage geworden, indem sie nach dem Minimum-Maximum-Prinzip verstärkt, d. h. mit einem Minimum von Materialaufwand zur höchsten mechanischen Leistungsfähigkeit gebracht worden ist.

Der Zweck der geometrischen Anordnung der Federn ist somit die Bildung einer zugfesten, den Anforderungen des Federkleides genügenden Haut. Nur eine Stellung der Federn in kontinuierliche, unter 90° sich kreuzende Reihen ermöglichte es, mit den vorhandenen Mitteln und dem zur Verfügung stehenden Material die Aufgabe in einer so vollkommenen Weise zu lösen.

Die eben nachgewiesene Konstruktion ist am Halse des Nestlings am deutlichsten ausgebildet. Kopf und Hals bilden eine mechanische Einheit, indem ihre Federn in demselben System orthogonaler Trajektorien angeordnet sind. Die Einzelheiten dieses Kurvenverlaufs sind schon oben bei der Beschreibung des Nestgefieders geschildert worden. Merkwürdig erscheint bei diesem Verlauf, daß die Kurven alle von dem oralen Rand der Kopfbefiederung ihren Ursprung nehmen, von dort ausstrahlend den Hals umkreisen und sich wieder oralwärts wenden, während am caudalen Halsende keine einzige der bedeutendern Kurven entspringt. Dies erklärt sich daraus, daß die Haut im wesentlichen nur an jenem oralen Rand befestigt ist, während sie auf dem Scheitel und Nacken lose aufliegt und ventral sogar frei aufgehängt ist. Infolgedessen müssen auch die Zugfasern ihre Ansatzstellen an dieser fest mit dem Schädel verbundenen Zone suchen, während die vom Scheitel auf die Ventralseite des Halses herabsteigenden Federreihen einen mehr oder weniger hyperbolischen Verlauf nehmen.

Wie wir schon oben gesehen haben, kann vom Nachweis einer derart umfassenden Geometrisierung beim Erwachsenen keine Rede mehr sein. Nur noch die Konturfedern der Halsseiten lassen sich in Reihen anordnen, in beiden Medianzonen sind die spärlich gewordenen Federn diffus angeordnet.

Von der Rumpfbefiederung des Nestlings haben wir nur das geometrische Schema der Ventralseite gegeben. Da die Federn dieser Seite auf 2 schmale Zonen beschränkt sind, konnten die einzelnen Kurven nur auf kurze Strecken eingetragen werden, obschon auch die außerhalb der spätern Unterfluren liegenden Federn sich mit

Leichtigkeit in das Schema einreihen ließen. Dennoch läßt sich aus den kurzen Federreihen erkennen, welchen Verlauf die Kurven bei einer reichern Befiederung nehmen würden.

Die funktionelle Differenzierung der Rückenfedern ist schon beim Nestling so weit fortgeschritten, daß eine einheitliche Befiederung kaum mehr vorhanden ist. Sie besteht vielmehr aus einzelnen Federkomplexen, die innerhalb ihrer Grenzen wohl Geometrisierung in der Anordnung ihrer Elemente zeigen, sich aber nicht in ein gemeinsames Schema einordnen lassen. Hier ist das eingetreten, was wir oben schon als Möglichkeit zur Festigung eines hochdifferenzierten Federkleides erwähnt haben: die Federn sind auf wenige Stellen der Körperoberfläche beschränkt und bilden dort dichtgedrängte Gruppen, die ihre Stützpunkte zum Teil außer der Haut und unter ihr suchen.

VII. Die Puderdunen von *Ardea purpurea* und ihre Ontogenese.

Die Puderdunen bilden einen so eigenartig spezialisierten Bestandteil des Federkleides und stehen äußerlich so wenig mit dessen übrigen Elementen in Verbindung, daß es gerechtfertigt erscheint, sie gesondert zu betrachten.

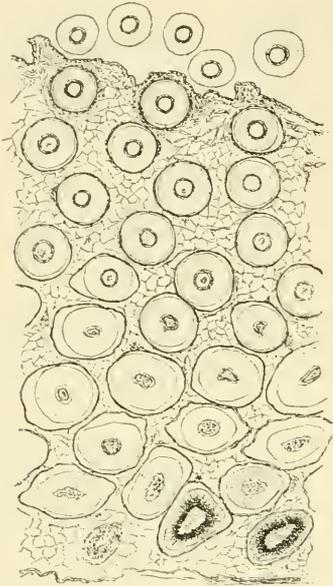
Wie schon bei der Schilderung des Gefieders des Erwachsenen betont worden ist, sind die Puderdunenflecke gegen die übrigen Komplexe des Federkleides scharf abgegrenzt und stehen in keiner Weise mit ihnen in Zusammenhang. Ebensovienig war es möglich, irgend welche Übergangsformen zwischen gewöhnlichen Dunen und Puderdunen aufzufinden.

Jede Puderdune besteht aus einem orangegelb gefärbten Stiel und einem äußerst dichten Büschel von neapelgelber Farbe. Letzteres ist am Grunde etwas intensiver gefärbt als an der Spitze. Die Länge des Stiels beträgt 11—13 mm. Davon sind aber 7—8 mm in der Haut verborgen, und nur 4—5 mm ragen frei über sie heraus. Über dem Stiel löst sich die Feder in eine große Zahl äußerst feiner, gleichwertiger Äste auf, welche den etwa 25 mm langen Dunenbüschel bilden.

Bevor wir auf den feinern Bau dieser Federn eintreten, ist es nötig, daß wir uns über ihre Anordnung in den „patches“ orientieren. Wie schon bemerkt wurde, steckt der basale Teil der Puderdune

auf eine Länge von 7—8 mm in der Haut und zwar so, daß ihr Stiel mit der äußern Hautfläche einen Winkel von ca. 30° bildet. Die Haut selbst ist etwa 3 mm dick und besteht aus einem Fettpolster, in welches die Stiele der Puderdunen eingesenkt sind. Sie stehen dabei so dichtgedrängt, daß sie sich teilweise berühren.¹⁾

Infolge der schiefen Stellung der Puderdunen erhalten wir auf einem Querschnitt durch die Haut auch die Querschnitte dieser Federn und zwar in den tiefern Schichten der Haut diejenigen ihrer Basalteile, in den mehr oberflächlich gelegenen Schichten Schnitte durch höhere Punkte des Stieles. Ein solcher Querschnitt, wie ihn die Fig. O darstellt, orientiert uns also nicht nur über die Stellung und Anordnung der Puderdunen, sondern ermöglicht uns auch das Studium des Baues und des Wachstums dieser Federn.



Im Folgenden werde ich darauf verzichten, histologische Einzelheiten zu schildern. Die hierher gehörigen Angaben finden sich bei STIEDA und erfahren durch meine Untersuchungen keine wesentlichen Modifikationen.

Fig. O. *Ardea purpurea*. Querschnitt durch den thoracalen Puderdunenkomplex. 25:1.

1) DE MELJERE beschreibt kleine, astlose Fadenfedern, welche zwischen den Puderdunen von *Ardea cocoi* und *Ardea purpurea* sitzen sollen. Ich habe mir alle erdenkliche Mühe gegeben, diese winzigen Federn aufzufinden, konnte sie aber nirgends entdecken. Sowohl die Untersuchung der von den Dunenbüscheln befreiten „patches“ mit der Lupe als auch die genaue Durchsicht der Schnitte durch die Puderdunenkomplexe ergaben durchweg negative Resultate.

Da DE MELJERE nichts über die Methode mitteilt, mittels welcher er die fraglichen Federn gefunden hat und mir andererseits ein wohlverarbeitetes Material zur Verfügung steht, das diese Fadenfedern nicht aufweist, so muß ich die Richtigkeit seiner Angaben wenigstens für *Ardea purpurea* bezweifeln.

Der Stiel jeder Puderdune steckt in einem von der Oberfläche der Haut her eingestülptem Schlauch, dem Federbalg. Beim Eintritt des Stieles in das Fettpolster zeigt er einen kreisrunden Querschnitt, in den tiefer gelegenen Schichten der Haut wird er meist unregelmäßig gestaltet. Die Zwischenräume zwischen den einzelnen Follikeln sind mit lockerm Fettgewebe ausgefüllt.

Die Basis der Puderdunen besteht aus lebenden Zellen. Die Querschnitte durch diesen Teil zeigen ein Bild, das im wesentlichen dieselben Züge aufweist wie Querschnitte durch keimende Neoptile. Die Federpulpa erscheint nämlich sternförmig gestaltet, indem die Epidermiszellen sich leistenförmig in sie vorwölben. Diese Leisten sind aber in viel größerer Zahl vorhanden als bei einer Neoptile und sind nur auf den tiefsten Querschnitten zu erkennen. Schon in der zweiten Reihe auf unserer Abbildung sind sie verschwunden, die Pulpa hat sich abgerundet und beginnt bereits sich mit dem Pulpaepithel zu umgeben. Es entsteht nämlich aus den Cylinderzellen der Schleimschicht eine die Pulpa umgebende Hülle, welche also ein Epidermisprodukt ist und nicht von der Pulpa aus gebildet wird. Rings um die Cylinderzellen liegen die aus den intermediären Zellen hervorgehenden Teile der Feder, welche eine völlig homogene Masse bilden und schon in der vierten Reihe unserer Figur völlig verhornt sind. Während dieses Prozesses der Verhornung bilden sich auch die von STIEDA als Achsenzylinder beschriebenen, stark lichtbrechenden Punkte, welche durch die ganze, sonst gleichartige Masse verteilt sind. Diese zerfällt dann in kleinere Felder, welche jeweils einen oder zwei dieser Achsenzylinder umschließen.

Der freie Teil der Puderdune besteht nach STIEDA aus einer großen Anzahl von Fäden, welche einen pinselartigen Büschel bilden. Jeder der Fäden wird von einem Achsenzylinder gebildet, welcher von jener zelligen Hülle umgeben ist, deren Verfall den Puder liefert. Meine ersten Präparate von Puderdunen und auch die Querschnitte schienen diese Beschreibung zu bestätigen, indem ich nur eine große Zahl parallel laufender, fadenförmiger Äste erkennen konnte. Als ich aber Gelegenheit hatte, Puderdunen von *Balaeniceps* zu untersuchen, fiel mir auf, daß bei ihnen jeder Ast mit zweizeilig angeordneten, etwa $\frac{1}{2}$ mm langen Strahlen besetzt war. Angesichts der nahen Verwandtschaft der Reiher mit *Balaeniceps* erschien es mir unmöglich, daß diese sekundären Elemente bei diesem wohl ausgebildet sein, jenen aber völlig fehlen sollten. Ich unterzog daher die Dunenbüschel von *Ardea purpurea* nochmals einer genauen Unter-

suchung und fand, daß auch bei dieser Gattung die Aste mit Strahlen besetzt sind. Diese bilden aber meist einen sehr spitzen Winkel mit dem Ast oder liegen ihm völlig an, sodaß es sehr schwer hält, den Zusammenhang der einzelnen Fäden zu erkennen. Meist gelingt es nur an isolierten Aststücken, die Fiederung sichtbar zu machen. Die Länge der einzelnen Strahlen beträgt 1,5 mm und mehr.

Außer dieser Ergänzung habe ich den Angaben STIEDA's über den Bau der Puderdünen der Reiher nichts beizufügen. Dagegen sehe ich mich genötigt, die bisherigen Anschauungen über die Natur des von diesen Federn gebildeten Puders zu berichtigen. STIEDA hat festgestellt, daß der Zerfall der die Fäden des Dünenbüschels ursprünglich umgebenden zelligen Hülle die fettige Beschaffenheit der Puderdünen bedinge. Nach seinen Befunden gehen diese Zellen nach ihrer Verhornung eine Metamorphose ein, durch welche sie in eine „fettige Substanz“ umgebildet werden. Er schließt nämlich aus der Beobachtung, daß die formlose Masse, welche durch Degeneration der zelligen Hülle entsteht, in Äther löslich ist, daß diese „wohl Fett“ sei. Etwas vorsichtiger drückt sich GADOW aus, indem er sagt: „Die Zellen der Hülle gehen schließlich eine Metamorphose ein, durch welche sie, wenigstens teilweise, in eine fettige Substanz umgebildet werden. Sie bilden den Puder.“

Angesichts dieser etwas unsicher klingenden Angaben glaubte ich es nicht unterlassen zu dürfen, den Puder auf Fette zu untersuchen. Das Material entnahm ich den Brustpuderdünenflecken eines frischen Exemplars von *Ardea minuta*. Die Dünen wurden direkt über der Haut abgeschnitten und in Äther ausgewaschen. Die so dargestellte Lösung ließ ich verdunsten und erhielt einen amorphen weißlichen Rückstand, dem einzelne Bruchstücke von Achsenzylindern beigemischt waren. Diesen Rückstand behandelte ich zunächst mit Osmiumsäure. Es gelang mir aber nicht, auch nur die geringste Schwärzung nachzuweisen. Um aber ganz sicher zu sein, wandte ich noch eine Färbungsmethode an und zwar die Färbung mit Scharlach R nach EHRLICH. Aber auch diese Untersuchung ergab ein negatives Resultat, die Puderdünen bilden demnach kein Fett. Genau genommen fühlen sich die Puderdünen auch nicht fettig an, sondern eher wie feines Talkpulver. Wie bei diesem die glatte schlüpfrige Beschaffenheit durch äußerst dünne schmiegsame Krystalschüppchen bedingt wird, so sind es hier feine Hornplättchen, welche sich in großer Zahl von den Federstrahlen ablösen und durch

ihre mechanischen Eigenschaften das Gefühl eines fettigen Pulvers hervorrufen.

Aus dem Studium der postembryonalen Entwicklung der Puderdunen ergeben sich keine wesentlichen Aufklärungen über die Natur dieser Federn und das Zustandekommen ihrer merkwürdigen Anordnung.

Schon bei den jüngsten Nestlingen sind die Keime der Puderdunen in derselben Zahl und derselben Anordnung vorhanden wie beim Erwachsenen. Der Federbalg ist etwa 0.2 mm lang und schräg in die Haut eingesenkt. An seinem Grunde liegt die rundliche bis ellipsoidische Papille, deren Durchmesser etwa 0,09 mm beträgt. Zahlreiche Blutgefäße sowie eine große Zahl reich verästelter Pigmentzellen umspinnen jede einzelne Puderdunenanlage.

Die Puderdunenkeime von Nestling IV zeigen noch dieselbe Differenzierung wie jeder andere Federkeim. Die an der Basis der Federanlage bauchig erweiterte Pulpaanlage ist von den Zellen der Schleimschicht umgeben, welche auf dem Querschnitt radiär angeordnet sind. Auf dem Längsschnitt (vgl. Fig. P) läßt sich in den epithelial angeordneten, an die Pulpa stoßenden Zellen bereits die Cylinderzellenschicht erkennen. Die gesamte Federanlage ist etwa 0.8 mm tief in die Haut eingesenkt, welche bereits entsprechend dieser Länge durch eingelagertes Fett verdickt ist. Die Entstehung des etwa 3 mm dicken Fettpolsters des Erwachsenen scheint dagegen erst in die letzte Zeit der postembryonalen Entwicklung zu fallen, da es sich bei keinem der mir zur Verfügung stehenden älteren Stadien findet. Auch phylogenetisch scheint es ein relativ neuer Erwerb von *Ardea purpurea* zu sein, da es den übrigen von mir untersuchten Reiherformen fehlt.

Unsere Auffassung der Puderdunen, wie sie sich aus den obigen Betrachtungen ergibt, ist kurz folgende:

Die Puderdunen von *Ardea purpurea* sind funktionell und morphologisch hoch spezialisierte Federn, die in keinem nachweisbaren äußern Zusammenhang mit den übrigen Federformen stehen. Hingegen lassen sie sich unter Berücksichtigung ihrer Genese auf ein Entwicklungsstadium zurückführen, das allen Federn gemeinsam zu sein scheint, nämlich den Zustand, da die Zellen der Schleimschicht sich leistenförmig in die Pulpa vorwölben.

Die Anordnung der Puderdunen in den „patches“ bildet eine Reminiscenz an eine frühere allgemeine diffuse Befiederung des

Vogelkörpers oder ist wenigstens ein Beweis dafür, daß das Integument der Vögel die Fähigkeit besitzt, ebensoviele Epidermisprodukte in ebenso dichter Anordnung hervorzubringen wie die Haut der Säugetiere. Andererseits lehrt uns der Bau dieser Federn, wie weitgehend die Variationen sein können, welche bei prinzipiell gleichem Aufbau und gleicher Genese die äußere Gestalt einer Feder eingehen kann.



Fig. P. *Ardea purpurea*. Nestling IV.
Anlage einer Puderduene. 120:1.

VIII. Zur vergleichenden Anatomie der Puderdunen.

Bevor ich die Puderdunen und folglich auch die aus ihnen zusammengesetzten Komplexe des Federkleides mit den übrigen Komplexen vergleichen konnte, sah ich mich genötigt, die Angaben der Autoren aufs neue zu prüfen. Schon oberflächliche Betrachtung weckte den Verdacht, daß in den Puderdunen genannten Federn nicht homologe, sondern analoge Bildungen vorliegen. Daher unterzog ich sie

einer erneuten Prüfung und zwar bei möglichst vielen derjenigen Gattungen, denen Puderdünen zugesprochen werden.

Schon NITZSCH macht in seiner Pterylographie umfassende Mitteilungen über die Puderdünen. In Kapitel 7 definiert er diese Gebilde als Dünen, deren Schaft an seinem untern Ende niemals fertig wird, sondern vielmehr beständig aus dem bleibenden Balge hervorwächst, während die obern Enden der Äste abgestoßen werden. Er faßt sie als „Secretionsorgane“ auf. In der Folge zählt er die Gattungen auf, bei denen er Puderdünen nachweisen konnte, und beschreibt im speziellen Teil seines Werkes die einzelnen Vorkommnisse dieser merkwürdigen Federn genau.

Nach NITZSCH waren es zunächst A. D. BARTLETT, SCLATER, MURIE und E. BARTLETT, die unsere Kenntnis der Puderdünen erweiterten. Die Zahl der Vögel, denen Puderdünen zugeschrieben wurden, wurde durch die genannten Autoren um einige Arten vermehrt, doch beschränkten sie sich durchgehend darauf, aus der Anordnung dieser a priori für homolog gehaltenen Federn taxonomische Folgerungen zu ziehen. Am weitesten ging in dieser Betrachtungsweise MURIE, indem er in seiner Arbeit: „On the dermal and visceral structures of the Kagu, Sun-bittern and Boatbill“ die Puderdünen sämtlicher Vögel auf ein Schema zurückzuführen suchte. Wo irgend bei Vögeln „powder-down-patches“ sich finden, sollen sie Modifikationen einer allgemeinen Bedeckung mit Puderdünen sein, wie sie *Rhinocetus* aufweist. „They occupie in all birds, where present, different areas referable to a type whereof the Kagu affords a well developed example.“ Es ist für die Angaben der eben erwähnten Autoren charakteristisch, daß wir über den Bau der Puderdünen gar nichts erfahren. MURIE erwähnt mehrmals die merkwürdige mikroskopische Struktur der Puderdünen von *Rhinocetus*, beschränkt sich aber im übrigen darauf, eine Abbildung einer solchen Feder zu geben, die infolge ihrer Ungenauigkeit völlig wertlos ist.

Die erste Kenntnis vom feinem Bau der Puderdünen verdanken wir STIEDA. Nach ihm besteht die Puderdüne einer Rohrdommel aus einem „Schaft“ und einem pinselartigen Büschel. Der histologische Bau dieser Teile wird genau geschildert. Das wichtigste Ergebnis der Arbeit ist die Tatsache, daß „der Zerfall der die Fäden des Büschels ursprünglich umgebenden zelligen Hülle die fettige Beschaffenheit der Puderdünen bedingt.“

Außer diesem Autor hat sich kein Forscher mit dem Bau und der Entwicklung der Puderdünen beschäftigt. FÜRBRINGER bemerkt

darum mit Recht, daß „eine breitere systematische Verwertung dieses Merkmals erst dann auf sichere Erfolge rechnen dürfte, wenn die Natur und die morphologische Entwicklung dieser Puderdünen mit Rücksicht auf ihre primäre oder sekundäre Bedeutung aufgeklärt worden sei“.

In einem gewissen Gegensatz zu den bisher genannten Autoren und speziell zu MURIE stellt sich GADOW. Ihm ist es „wahrscheinlich, daß typische Dünen zu verschiedenen Zeiten und in verschiedenen Vogelgruppen in Staubbüden umgewandelt werden konnten“.

Ich muß mir begreiflicherweise versagen, die Puderdünenfrage umfassend zu behandeln, da mir sowohl durch den allgemeinen Rahmen meiner Arbeit als auch durch das mir zur Verfügung stehende Material Beschränkung auferlegt war.

Herr Dr. F. SARASIN hatte die Güte, mir eine Anzahl teils un-
ausgestopfter, teils demontierter Bälge aus der Sammlung des Basler Museums zu überlassen, sodaß ich Gelegenheit hatte, mich über die wichtigsten Formen der Puderdünen zu orientieren.

Mein Material bestand aus Bälgen folgender Vögel:

Ardea purpurea
Ardea goliath
Ardea cinerea
Ardea minuta
Ardea egretta
Nycticorax griseus
Balaeniceps rex
Rhinochetus jubatus
Mesites variegatus
Tinamus major
Tinamus tao
Rhynchotus rufescens
Circus aeruginosus
Elanus hypoleucus
Gypaetos barbatus
Cacatua galerita
Cacatua sulfurea
Podargus strigoides
Leptosoma discolor
Artamus leucogaster

Die Puderdünen der von mir untersuchten Ardeiden stimmen in ihrem Bau im wesentlichen überein. Die einzigen Differenzen.

die mir zu Gesicht gekommen sind, finden sich an den Strahlen. Ihre Länge beträgt nämlich bei *Ardea purpurea*, *A. cinerea* und *Nycticorax griseus* 1—1.5 mm, bei *Ardea egretta* 1.5—2 mm und bei *Ardea minuta* etwa 2 mm. Als aberrante Form erwies sich auch in dieser Hinsicht *Balaeniceps*. Die Strahlen der Puderdunen sind bei ihm nur etwa 0.4 mm lang, dicker als bei den *Ardeinae* und viel stärker pigmentiert. Äußerlich bieten die Puderdunen dieses Vogels denselben Anblick wie die des grauen Reiher.

Über *Ardea gobiath* findet sich in dem Album: Lebende Bilder aus dem Reiche der Tiere, herausgegeben von Dr. L. HECK folgende Notiz: „Dafür hat der Riesenreiher aber einen andern, ganz eigenartigen und nur ihm allein zukommenden Hochzeitsschmuck: Vier lange blaßgelbe Dunenquasten, die ihm, je zwei und zwei, von der Unterbrust und dem Bauche, vor dem Ansatz der Beine herabhängen und zuerst von LICHTERFELD im Jahre 1874 an einem Exemplar des hiesigen [Berliner] Gartens beobachtet wurden. Bei unserm derzeitigen Riesenreiher, den ich doch auch nun schon 6 Jahre pflege, habe ich bis jetzt vergeblich auf die Entwicklung der Schmuckquasten gewartet.“

Als mir diese Stelle zu Gesicht kam, dachte ich sofort an die Puderdunen. Das von mir untersuchte Exemplar von *Ardea gobiath* besaß die typische Brustbefiederung der *Ardeinae*, es sind demnach außer den Puderdunen gar keine andern Federn vorhanden, welche einer so eigenartigen Differenzierung fähig sind. Meine Vermutung wurde noch bekräftigt, als ich die Abbildung des Vogels in BREHM'S Tierleben zu Gesicht bekam, die von G. MÜTZEL nach dem Leben gezeichnet und mit der Jahreszahl 1874 versehen ist, also jedenfalls das in obigem Zitat erwähnte Exemplar des Berliner Zoologischen Gartens darstellt. Das Tier trägt auf diesem Bild 2 breite, schürzenartige Federbüschel, von denen eins von der Brust herunterhängt, während das zweite die Unterschenkel völlig verdeckt. Diese beiden Paare von Dunenquasten können nur die verlängerten pectoralen und inguinalen Puderdunen sein, die in diesem bis jetzt einzig dastehenden Fall ein weit über das gewöhnliche Maß hinausgehendes Wachstum erfahren haben. Es scheint, daß die lumbalen Puderdunen an dieser Hypertrophie nicht teilgenommen haben, da keine Angabe über eine außergewöhnliche Länge der Federn dieses Komplexes vorliegt.

Die Puderdunen der Brust, welche ich untersucht habe, sind gleichgebaut wie die des Purpureihers, unterscheiden sich aber

von ihnen durch ihre größere Länge. Die einzelnen Federn sind fast in ihrer ganzen Länge von der Federscheide umschlossen und an den Enden nur wenig aufgesplittert, sodaß sie nicht ein weiches flaumiges Polster bilden wie bei *Ardea purpurea* oder *A. cinerea*, sondern eher das Aussehen von straffen Haaren haben. Der ganze Komplex macht dabei den Eindruck eines nur noch in Rudimenten vorhandenen Organs, indem nur seine obere Hälfte einigermaßen intakt ist und die beschriebenen Eigenschaften aufweist. Es ist also sehr wohl möglich, daß die Puderdünen des Goliathreihers zu Schmuckfedern spezialisiert sind und nur zeitweise zu ihrer maximalen Länge heranwachsen.

Rhinochetus jubatus: Die Federn, welche die von MURIE beschriebenen patches bilden, sind einfache schwarze Pinseldünen von ca. 2 cm Länge. Sie bestehen aus etwa 30 gleichwertigen Ästen, die sich zu einer 1 mm langen hohlen Spule zusammenschließen. Im Innern der Spule sind deutlich mehrere Kappen der Federseele sichtbar (vgl. Fig. Q).

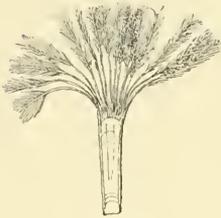


Fig. Q.

Rhinochetus jubatus.

Basis einer Puderdüne.

40:1.

Jeder Ast ist mit zweizeilig angeordneten Strahlen besetzt, die an seiner Basis auf eine Strecke von $\frac{1}{2}$ mm fehlen. Die Strahlen zeigen in regelmäßigen Abständen schwarz pigmentierte Anschwellungen, die nach vorn in 2 Spitzen auslaufen.

Daß eine so gebaute Feder kein Dauerwachstum besitzt, bedarf wohl keiner weiteren Begründung; das Vorhandensein einer hohlen Spule würde allein schon beweisen, daß diese Feder ein fertiges Gebilde darstellt, das als solches nicht weiter wachsen kann.

MURIE hat in der oben zitierten Arbeit die Puderdünen definiert und zwar nach NITZSCH als echte Dünen mit Dauerwachstum. Ob schon NITZSCH *Rhinochetus* gar nicht gekannt hat, schreibt MURIE diese Eigenschaften auch den Puderdünen des von ihm untersuchten Vogels zu, ohne sich von ihrem tatsächlichen Vorhandensein zu vergewissern. Der Bau dieser Federn erlaubt aber gar keine Gleichstellung mit andern Staubbünen und noch viel weniger einen Vergleich der von ihnen gebildeten „patches“ mit den Puderdünenflecken anderer Vögel.

Mesites variegatus: Die Beschreibung der Pterylose dieses Vogels durch FORBES enthält nur Angaben über die Lage der Puderdunenflecke, sodaß es jedenfalls gerechtfertigt ist, einige wenn auch sehr unvollkommene Angaben über den Bau dieser Federn hier aufzuführen.

An einem ausgestopften Exemplar des Basler Museums war es mir möglich, durch vorsichtiges Sondieren des Gefieders den scapularen Puderdunenkomplex zu Gesicht zu bekommen. Die Puderdunen waren an ihrer gelblich-weißen Farbe, die sich aus dem Rostrot des äußern Gefieders deutlich heraushob, leicht kenntlich. Der ganze Komplex schien eng begrenzt zu sein und bestand aus etwa 20 mm langen, dicht nebeneinanderstehenden Dunen, deren unterer Teil in einer graulichen Federscheide steckte. Er erinnerte in seiner äußern Erscheinung ganz an die Puderdunenflecke von *Artamus leucogaster* oder von *Circus aeruginosus* (s. unten). Jedenfalls muß betont werden, daß man die Puderdunen von *Mesites* auf den ersten Blick als solche erkennt, was von den als Puderdunen angesprochenen Federn des Kagu nicht gesagt werden kann. Die mikroskopische Untersuchung eines Dunenbüschels ergab, daß es von einer großen Anzahl äußerst feiner Äste gebildet wird, die am Grunde von der Federscheide umschlossen werden. Sie sind in dem Teil des Büschels, welcher über die Haut hinausragt, gleichwertig; ihr Verhalten an der Federbasis konnte an dem zur Verfügung stehenden Material nicht beobachtet werden. Die Äste sind mit zweireihig angeordneten, haarartig feinen Strahlen besetzt, die 1.5—2 mm Länge besitzen und in regelmäßigen Abständen pigmentierte Stellen aufweisen. In bezug auf Feinheit und Pigmentierung erinnern die Strahlen am ehesten an diejenigen von *Ardea minuta*.

Tinamidae: Über die Puderdunen dieser Vögel konnte ich mir leider nicht Klarheit verschaffen. Nach NITZSCH fassen sie die Verbreiterung des hintern Teiles der Rückenflur ein und sind „in die Lücken der Konturfedern hineingeschoben, sodaß man bei *Crypturus* an diesen Stellen wahre Dunen zwischen den Konturfedern findet . . .“ Ich fand nun allerdings an den bezeichneten Stellen „wahre Dunen“, deren basaler Teil noch von der Federscheide umhüllt war. Diese Federn besitzen aber einen kräftigen Schaft sowie einen wohl entwickelten Afterschaft, werden also wohl gewöhnliche Dunen sein, die sich noch nicht entfaltet haben. Wirkliche Puderdunen bekam ich beim Durchsuchen des Gefieders nicht zu Gesicht.

Circus aeruginosus: Die lateral vom Rückenteil der Spinalflur einen größern Komplex bildenden Puderdunen sind weiß, an der Basis leicht gelblich gefärbt. Die einzelne Dune besteht aus einer großen Zahl von gleichwertigen Ästen, die an der Basis von der Federscheide zusammengefaßt werden und sich um das keulenförmige, aus mehreren Segmenten bestehende Pulpaepithel herumlegen. Eine eigentliche Spule, d. h. ein Hohlzylinder, der an seinem obern Ende in die Äste übergeht, findet sich nicht, sondern die letztern gehen unmerklich in die noch undifferenzierte Federbasis über.

Die Äste tragen bis zur Spitze Strahlen, die etwa 0,7—1 mm lang, äußerst fein und zart sind, völlig farblos und nur wenige kaum erkennbare Wimpern zeigen.

Da die Federäste keinerlei Abschluß an ihrer Basis erkennen lassen, so ist Dauerwachstum bei dieser Puderdune nicht ausgeschlossen. Sicher ließe es sich aber nur nachweisen an frischem oder gut konserviertem Material.

Nach demselben Schema ist die Puderdune von *Elanus hypoleucus* gebaut. Sie unterscheidet sich von der vorigen Form nur durch die etwas dickern Strahlen.

Gypaëtos barbatus: Über die Puderdunen dieses Vogels finden sich in der Literatur Angaben, welche ihnen die Bedeutung primitiver Organe zuschreiben möchten, aber dabei eine gewisse Unsicherheit verraten. Bei GADOW heißt es: „*Gypaëtos* soll einzeln zerstreute Puderdunen besitzen, dieselben aber im Alter verlieren.“

FÜRBRINGER erwähnt „die von NITZSCH an *Gypaëtos* gemachte Beobachtung (Mangel der Puderdunen im spätern Alter)“ und bemerkt hierzu: „Sollte sich diese Beobachtung in breiterer Weise auch bei andern Puderdunenvögeln bestätigen, so dürfte die primitive Bedeutung der Puderdunen wahrscheinlich gemacht sein.“

Meiner Ansicht nach dürfte es kaum geraten sein, auf die Beobachtung von NITZSCH zu viel Wert zu legen, da er in der betreffenden Anmerkung sagt: „Später fand ich bei diesem Vogel keine wirklichen Puderdunen wieder, wenn er also welche hat, so sind sie es wohl nur vorübergehend.“ Damit bezieht er sich wohl auf seine spätern Beobachtungen und nicht auf Beobachtungen an ältern Exemplaren des Lämmergeiers. Bei der speziellen Besprechung der Pterylose heißt es denn auch: „Daß diese Dunen mit einem gelben Staube, der auch an den Konturfedern des Kopfes und Halses als ein hauchartiger Überzug wahrgenommen wird, abfärben, ver-

anlaßte mich, sie für Puderdunen zu halten, was sie indes nicht zu sein scheinen. Wahre Puderdunenfluren bilden sie gewiß nicht.“

Diese Stelle scheint gar nicht beachtet worden zu sein, da die Angaben von GADOW und FÜRBRINGER sich angenscheinlich nur auf das erste der obigen Zitate beziehen. Die speziellen Ausführungen von NITZSCH lassen aber keinen Zweifel übrig, daß ihm die Existenz von Puderdunen beim Lämmergeier nach eingehendem Studium sehr problematisch geworden war und daß er die fraglichen Federn nicht mehr als Puderdunen betrachtete. Ich hatte leider keine Gelegenheit, *Gypaëtos* genauer zu untersuchen. Ich konnte bloß an 2 ausgestopften Exemplaren des Basler Museums konstatieren, daß sich die Dunen des Bauches etwas fettig anfühlen, doch lange nicht in dem Maße wie wahre Puderdunen. In Anbetracht dieser Ungewißheit halte ich es für das Beste, *Gypaëtos* vorläufig von der Liste der Puderdunenvögel zu streichen. Der gelbe Staub, den NITZSCH beobachtet hatte, ist wohl nichts anderes als jener puderähnliche Überzug, den junge Federn oft zeigen. Eine zufällig gemachte Beobachtung an einer Lachtaube (*Turtur risorius*), die doch gewiß niemand im Verdacht hat, Puderdunen zu besitzen, zeigt, wie groß die Menge des die jungen Federn bedeckenden Staubes sein kann. Das Tier flog nämlich zur Zeit der Mauserung eines Tages gegen das geschlossene Fenster, sodaß der Körper heftig gegen das Glas stieß. Zu meiner nicht geringen Verwunderung fand ich nachher an der betreffenden Stelle einen äußerst zierlichen Abdruck sämtlicher Brustfedern, welcher alle Einzelheiten der äußern Federanordnung erkennen ließ und nur durch den von dem aufschlagenden Gefieder zurückgelassenen Staub gebildet wurde.

Cacatua galerita: Die vereinzelt auf den Seiten des Beckens liegenden Puderdunen sind rein weiß gefärbt. Eine große Zahl gleichwertiger Äste bilden einen etwa 2,5 cm langen äußerst dichten Pinsel. Am Grunde stecken sie noch in der gelbbraun gefärbten Federscheide, der Pinsel erscheint darum kurz gestielt. Ein Abschluß der Äste an der Federbasis läßt sich nicht erkennen. Jeder Ast ist mit 2 Reihen dünner, ca. 2 mm langer Strahlen besetzt; diese selbst tragen in regelmäßigen Abständen Wimpern, d. h. 2 nach vorn gerichtete Spitzchen, die an einer Verdickung sitzen. Strahlen und Äste sind völlig unpigmentiert.

Wie bei *Circus*, so ist auch bei diesem Vogel Dauerwachstum der Puderdune wohl möglich.

Dieselben Puderdünen, nur kleiner, fand ich bei *Cacatua sulfurca*.

Podargus strigoides: Die Puderdünenfluren der Gattung *Podargus* wurden von SCLATER beschrieben und vorzüglich abgebildet. Den Bau dieser Federn ließ er aber völlig unberücksichtigt.

Die 4—5 cm lange Puderdüne ist aschgrau gefärbt. Sie besteht aus einer größeren Zahl von gleichwertigen Ästen, die am Grunde der Feder auf eine Länge von etwa 2 cm von der Federscheide umschlossen werden und auf ihrer ganzen Länge, soweit sie sich in den Stiel hinein verfolgen lassen, mit Strahlen besetzt sind. Im Innern des Stieles, von den aneinander liegenden Ästen rings umgeben, liegt das verhornte Epithel der Pulpa, einen fein gerillten Cylinder bildend.

Die in 2 Reihen am Aste angeordneten Strahlen sind etwa 2 mm lang und in regelmäßigen Abständen mit rhombischen, dunkel pigmentierten Verdickungen besetzt, die in einzelnen Fällen nach vorn in 2 Spitzchen auslaufen. Da die Äste an der Basis nicht abgeschlossen sind, so ist bei dieser Feder fortwährendes Wachstum sehr wohl denkbar.

Artamus leucogaster: Die aschgrau gefärbte Puderdüne besitzt einen dünnen Schaft, an dem die Äste in großer Zahl zweizeilig angeordnet sind. An der Basis verbreitert sich dieser Schaft in der Art, wie es die Fig. R zeigt. Fig. S gibt die Anordnung der Äste schematisch wieder. In Wirklichkeit sind deren ungleich mehr vorhanden.

Die Basis der Feder steckt auf eine Länge von etwa 8 mm in der Federscheide, während die obern Teile des Schaftes und der Äste sich anscheinend pinselförmig ausbreiten. Abgesehen von der Größe ist darum der äußere Anblick der Puderdüne ganz derselbe wie bei *Podargus*.

Aus der Mitte des Stieles ragt das Pulpaepithel hervor als ein mehr oder weniger keulenförmiges Gebilde, das aus mehreren Segmenten besteht.

Die sehr feinen, bis 1,2 mm langen Strahlen stehen zweizeilig an den Ästen angeordnet. Nur an ihrer Basis fehlen sie auf einer ganz kurzen Strecke. Sie tragen in regelmäßigen Abständen längliche schwarze Knötchen, welche den ersten Strahlen über der Basis und den letzten an der Spitze des Astes fehlen.

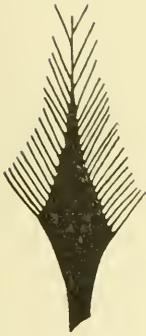


Fig. R.

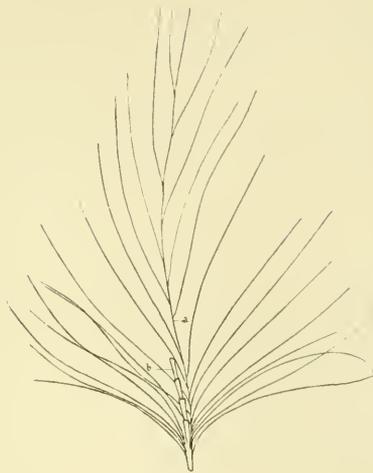


Fig. S.

Fig. R. *Artamus leucogaster*. Basis des Schaftes einer Puderdune. Stark vergrößert.

Fig. S. *Artamus leucogaster*. Schema der Anordnung der Äste einer Puderdune. a Schaft. b Pulpaepithel.

Bei dieser Feder ist Dauerwachstum beinahe ausgeschlossen, jedenfalls aber höchst unwahrscheinlich.

Leptosoma discolor: Die grau gefärbten etwa 1,5 cm langen Puderdunen sind schon äußerlich leicht kenntlich, da sie die charakteristische Form der in ihrer untern Hälfte von der Federscheide umgebenen Pinseldune besitzen. Die Äste sind in dem über der Hautoberfläche liegenden Teil des Büschels gleichwertig, mit zweireihig geordneten Strahlen besetzt und gleichen am ehesten denjenigen der Puderdunen von *Balaeniceps*. Sie unterscheiden sich von diesen durch die scharf umgrenzten elliptischen Pigmentknötchen der Strahlen.

Mehr konnte an diesem Vogel nicht beobachtet werden, da mir nur ausgestopfte, montierte Exemplare zur Verfügung standen.

Ich bin mir nun wohl bewußt, daß diese wenigen Notizen keinerlei Anspruch darauf erheben können, die Frage nach der genetischen Bedeutung der Puderdunen zu lösen. Sie werden aber wohl genügen, um den Begriff der Puderdunen in einem andern

Lichte als bisher erscheinen zu lassen. Ich möchte für die Zukunft folgende Definition dieser Federn vorschlagen:

Puderdunen sind eigentümlich spezialisierte Dunen, die einen Staub von talkartiger Beschaffenheit bilden, deren Funktion derjenigen der Bürzeldrüse analog zu sein scheint, die aber unter sich nicht verwandt sind.

Mehr allen Puderdunen gemeinsame Charaktere sind vorläufig nicht bekannt. Ob der Puder immer auf die gleiche Weise (durch Degeneration einer die Strahlen ursprünglich umgebenden Zellenhülle) entsteht, kann ich nicht entscheiden.

Die Puderdunen zeigen die mannigfaltigsten Differenzen in ihrem mikroskopischen Bau, in ihrer äußern Gestalt und in ihrer Anordnung. Meist treten sie in der Form einer Pinseldune, d. h. einer Feder mit gleichwertigen Ästen auf, doch finden sich auch Puderdunen mit einem Schaft. Einzelne scheinen während längerer Zeit weiter zu wachsen, bei andern ist augenscheinlich kein Dauerwachstum vorhanden.

Puderdunen treten an verschiedenen Stellen des Vogelstammes auf, sowohl bei zentral stehenden Formen als auch an der Peripherie bei hochspezialisierten Gruppen. Wie schon GADOW bemerkt, sind diese Vögel in keiner Weise miteinander verwandt; die einzelnen Vorkommnisse von Puderdunen stellen darum ganz isolierte Erscheinungen dar, die infolge der gleichen Funktion auch scheinbare Übereinstimmung in Bau und Anordnung zeigen.

Zusammenfassung der Resultate.

Die vorstehenden Untersuchungen haben ergeben:

1. Die Proportionen der Körperteile von *Ardea purpurea* erfahren während der postembryonalen Entwicklung mehrfache Verschiebungen. Diese werden durch bedeutende Differenzen im Wachstum der einzelnen Körperregionen hervorgerufen und betreffen hauptsächlich die Abschnitte der Wirbelsäule, die speziellen Proportionen des Kopfes und die Extremitäten.

2. Im Vergleich zu diesen Wachstumserscheinungen sind die bei *Ardea cinerea* und *Nycticorax griseus* festgestellten in den meisten Beziehungen zwar gleich, aber doch so verschieden, daß aus ihnen die Zugehörigkeit der Nestlinge zu verschiedenen Species sich feststellen läßt.

3. Das Wachstum der Füße ist nicht regelmäßig progressiv, sondern im Zusammenhang mit der Lebensweise der Reihernestlinge in eine relativ frühe Entwicklungsperiode verlegt und außerdem bei den verschiedenen Genera verschieden.

4. Die Entwicklung der Fußbeschuppung fällt in eine relativ frühe Periode des postembryonalen Lebens und führt bei ältern Nestlingen zu einer Ausbildung der Konfiguration des Schuppenkleides, die für *Ardea purpurea* wenigstens während des ganzen Lebens beibehalten wird.

5. Die Pterylographie hat sich bisher mit nicht genügend genauen Darstellungen des Tatbestandes begnügt. Es wurde in dieser Arbeit versucht, diesem Mangel an Genauigkeit für *Ardea purpurea* abzuhelpfen und damit ein einwandfreies Vergleichsobjekt für weitere Untersuchungen zu schaffen.

6. Die Pterylographie hat bisher nur im Dienste der Klassifikation gestanden und war daher darauf gerichtet, möglichst viele Unterscheidungsmerkmale zwischen den einzelnen Formen herauszuarbeiten. In der vorliegenden Arbeit ist versucht worden, das Federkleid von *Ardea purpurea* nach genetischen Gesichtspunkten zu betrachten.

7. Eine methodisch durchgeführte Darstellung des Federkleides in Verbindung mit einer genetischen Auffassung desselben läßt die Unterscheidung von Fluren und Rainen als eine solche von zweifelhaftem Wert erscheinen.

8. Das Studium der Ontogenie ergab, daß das Federkleid in der postembryonalen Entwicklung relativ gleich bleibt. Die Unterschiede zwischen dem Nestlingskleid und dem erwachsenen Federkleid lassen sich größtenteils aus der verschiedenen Lebensweise und aus der Wachstumsphysiologie der Körperproportionen deuten. Nur wenige Eigenschaften des Nestkleides weisen auf die Geschichte des Federkleides von *Ardea purpurea* hin.

9. Die postembryonalen Veränderungen des Federkleides, welche sich genealogisch begründen lassen, deuten auf eine Abstammung von Formen, welche ein sowohl an Zahl der Federn reicheres als an Differenzierung seiner Elemente weniger spezialisiertes Gefieder besessen haben.

10. Die Stellung der Federn in jenen Komplexen, die noch wenig differenziert oder aus gleichartigen Elementen zusammengesetzt sind, ist eine streng geometrische, indem sie in kontinuierliche, unter 90°

sich kreuzende Reihen angeordnet sind. Der Zweck dieser Anordnung ist die Kompensation der vom Federkleid auf die Haut ausgeübten Zugkraft durch Bildung einer zugfesten Unterlage.

11. Beim Nestling tritt diese Geometrisierung trotz der noch mangelnden Ausbildung des Gefieders in reicherm Maße auf als beim Erwachsenen. Die Reiher dürften demnach von Formen mit allgemein geometrisierter Federstellung abstammen.

12. Die Puderdünen von *Ardea purpurea* sind prinzipiell gleich gebaut wie andere Federn, gehören aber trotz ihrer primitiven Anordnung in bezug auf äußere Gestalt und Funktion zu den höchstspezialisierten Integumentalgebilden der Vögel.

13. Die anhangsweise durchgeführte Vergleichung der Puderdünen einer großen Zahl verschiedener Vögel ergab, daß diese Federn nicht homologe, sondern nur analoge Bildungen darstellen, die nicht unter sich in genetischem Zusammenhang stehen.

Suchen wir die festgestellten Tatsachen zu einem Gesamtbilde zu vereinigen, so stellt sich für uns die Genese eines hochdifferenzierten Federkleides, wie es *Ardea purpurea* besitzt, folgendermaßen dar:

Aus einer ursprünglichen Körperbedeckung mit diffuser Anordnung der Integumentalgebilde entwickelte sich das primäre Federkleid der Vögel. Dieses zeichnete sich aus einmal durch die noch mangelnde Differenzierung seiner Elemente, indem Konturfedern und Dünen sich noch nicht unterscheiden ließen, dann aber durch die Anordnung dieser Elemente in Kurven, die sich rechtwinklig kreuzten. Eine derartige Geometrisation der Körperoberfläche ist aber der Ausdruck für eine gewisse Erstarrung der Form, wie sie bei völlig ausgebildeten Typen auftritt, deren Formen gemäß gemeinsamen Gestaltungsprinzipien nur wenige Abweichungen von einem allgemeinen Schema aufweisen. Die Entstehung der primären geometrisierten Pterylose ist daher in jene Zeit zu verlegen, da der Vogeltypus endgültig fixiert wurde.

Aus diesem primären Federkleid entstand die heutige, durch weitgehende Differenzierung ihrer Elemente charakterisierte Pterylose, indem zunächst die Aufgabe der äußern Körperbedeckung auf bestimmte Gruppen von Federn beschränkt wurde. Diese entwickelten sich zu Konturfedern, welche zugleich auch für die Bedeckung des Körpers in den ersten Zeiten des postembryonalen Lebens sorgten, indem sie vor ihrer definitiven Ausbildung in Form von Neoptilen auftraten. Aus dieser Spezialisierung ergab sich ohne weiteres, daß

die übrigen Federn in den Hintergrund gedrängt und teilweise, wenigstens in bezug auf ihre Zahl, reduziert wurden. Die geometrische Anordnung der Federn wurde durch diese Prozesse zerstört, da die Dunen ihrer nicht mehr bedurften und deshalb eine sekundär diffuse Gruppierung annahmen. Sie blieb nur noch in den aus gleichartigen Elementen gebildeten Konturfederkomplexen erhalten.

Literaturverzeichnis.

1. NAUMANN, J., Naturgeschichte der Vögel Deutschlands, 2. Aufl., Vol. 9, 1838.
2. NITZSCH, CHR. L., Pterylographie, herausgegeben von H. BURMEISTER, 1840.
3. BARTLETT, A. D., Notes on the affinities of *Balaeniceps rex*, in Proc. zool. Soc. London 1860.
4. —, On the affinities of *Balaeniceps*, *ibid.*, 1861.
5. —, Notes on the habits and affinities of the Kagu (*Rhinochetus jubatus*), *ibid.*, 1862.
6. SCLATER, P. L., On the structure of *Leptosoma discolor*, *ibid.*, 1865.
7. —, Additional notes on the Caprimulgidae, *ibid.*, 1866.
8. MURIE, J., On the dermal and visceral structures of the Kagu, Sun-bittern and Boatbill, in: Trans. zool. Soc. London, 1867.
9. STIEDA, L., Ueber den Bau der Puderdünen der Rohrdommel, in: Arch. Anat. Physiol., 1870.
10. MURIE, J., Additional notes concerning the powder-downs of *Rhinochetus jubatus*, in: Proc. zool. Soc. London, 1871.
11. BARTLETT, E., Remarks on the affinities of *Mesites*, *ibid.*, 1877.
12. PAGENSTECHER, A., Allgemeine Zoologie: Die äusseren Bedeckungen, Vol. 4, 1881.
13. FORBES, W. A., Description of the pterylosis of *Mesites*, with remarks on the position of that genus, in: Proc. zool. Soc. London, 1882.
14. BREHM, A. E., Tierleben, 2. Aufl., 1882.
15. ROUX, W., Structur eines hochdifferenzierten bindegewebigen Organes (der Schwanzflosse des Delphin), in: Gesammelte Abhandlungen über Entwicklungsmechanik der Organismen, Vol. 1, No. 7, 1883.

16. VIAN, J., Monographie des poussins des oiseaux d'Europe qui naissent vêtus de duvet, in: Bull. Soc. zool. France, 1886/88.
 17. FÜRBRINGER, MAX, Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel, in: Bijdragen Dierkunde, Vol. 15, 1888.
 18. STUDER, TH., Embryonalentwicklung der Vögel, in: Forschungsreise Gazelle 1874—1876, Teil 3, 1889.
 19. DAVIES, H. R., Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentalgebilden, in: Morphol. Jahrb., Vol. 15, 1889.
 20. GADOW, H., Vögel, in: BRONN, Klass. Ordn. Tierreich, Vol. 6, Abt. 4, 1891.
 21. DE MEIJERE, J. C. H., Ueber die Federn der Vögel, insbesondere über ihre Anordnung, in: Morphol. Jahrb., Vol. 23, 1895.
 22. KEIBEL, F., Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder, in: Ergebn. Anat. Entw., 1896.
 23. BURCKHARDT, R., Der Nestling von *Rhinochetus jubatus*, in: Nova Acta Acad. Leop., Vol. 77, 1900.
 24. —, Der Nestling von *Psophia crepitans* und das Jugendkleid von *Rhinochetus jubatus*, *ibid.*, Vol. 79, 1901.
 25. SCHERREN, H., LINNAEUS and HUNTER on feather-tracts, in: Proc. zool. Soc. London, 1903.
-

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 10.

Ardea purpurea. Nestling I. Nat. Gr.

Tafel 11.

Ardea purpurea. Nestling II. Schema der Pterylose. Nat. Gr.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die Pterobranchier.

Anatomische und histologische Untersuchungen über
Rhabdopleura normani ALLMAN und *Cephalodiscus*
dodecalophus M'INT.

2. Teil.

Cephalodiscus dodecalophus M'INT.

2. Abschnitt.¹⁾

Knospungsprozess von *Cephalodiscus*.

Von

Dr. A. Schepotieff in St. Petersburg.

Mit Tafel 12–14b und 1 Abbildung im Text.

XV. Der Knospungsprozeß.

1. Allgemeines.

Die Knospen des *Cephalodiscus* entwickeln sich beiderseits an den Rändern der Endvertiefung des Stieles (*Kn* fig. 4 u. 5, tab. 38; fig. 14, tab. 48, Zool. Jahrb., Vol. 24). Sie bilden sich paarweise (fig. 15, tab. 48, Zool. Jahrb., Vol. 24): an jedem Tier kann man gewöhnlich ein rechtes und ein linkes Knospenpaar erkennen (*Kn*¹

1) 1. Teil. *Rhabdopleura normani* ALLMAN. 1. Abschnitt, Die Anatomie von *Rhabdopleura*, s. Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1906, 2. Abschnitt, Knospungsprozeß und Gehäuse von *Rhabdopleura*, ibid., Vol. 24, Anat., 1907; 2. Teil. *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., 1. Abschnitt, Die Anatomie von *Cephalodiscus*, ibid., Vol. 24, Anat., 1907.

u. *Kn*² fig. 5, tab. 38, Zool. Jahrb., Vol. 24). Die Bildung der Knospen geht von vorn nach hinten vor sich, sodaß die vordere Knospe jedes Paares stets weiter entwickelt ist als die hintere (Fig. 1, Taf. 12).

Die Knospen entstehen als hohle Erweiterungen der Stielwände, sodaß die Stielwände (= Ectoderm des Tieres) direkt in die Knospewände (= Ectoderm der Knospe) übergehen und das Peritonealepithel des Stieles (= Mesoderm des Tieres) in das Peritonealepithel der Knospenräume (= Mesoderm der Knospen). Das Cölom der Knospen steht bis zu ihrer völligen Entwicklung durch einen schmalen Axialkanal des Knospenstieles in direkter Verbindung mit dem Stielcölom (*Knstc* Fig. 12, Taf. 12; Fig. 1, Taf. 13).

Die äußere Form der Knospen brauche ich nicht genau zu beschreiben, da sie schon von MASTERMAN¹⁾ sehr ausführlich geschildert worden ist.

Das jüngste von mir beobachtete Knospenstadium sieht wie eine einfache blasige Erweiterung der innern Fläche der Stielwand aus, die sich an der Stieloberfläche noch sehr wenig von deren oberflächlichen Faltungen unterscheidet (Knospe Stadium A — *KnA* Fig. 1, Taf. 12).

Die weitere Entwicklung der Knospe besteht in ihrer stärkern Absonderung vom Stiel durch Verengung seiner Basalpartie, die als ein kurzer Verbindungsstiel oder Knospenstiel erscheint (*Knst* fig. 15, tab. 48, Zool. Jahrb., Vol. 24). Die Knospe selbst erscheint als ein ovales Gebilde, an dem man eine vordere, distale, schwach angeschwollene Partie unterscheiden kann, die die erste Anlage des Kopfschildes darstellt (Stadium B). Durch stärkere Absonderung dieser vordern Endanschwellung von dem übrigen Körper, durch seitliche und ventrale Vertiefungen oder Einschnürungen der Knospenoberfläche bildet sich das wohlentwickelte Kopfschild der Knospe, dessen Dimensionen, wie das auch bei den Knospen von *Rhabdopleura* der Fall ist, bald im Vergleich mit den übrigen Partien der Knospen sehr bedeutend werden. An der Oberfläche der hintern Knospenpartie tritt noch eine schwache Einschnürung hinter den Kopfschildrändern hervor, die die hintere Grenze des Halsregioncöloms bezeichnet. Es ergibt sich also in diesem Stadium C eine äußerliche Dreisegmentierung (*KnC* fig. 15, tab. 48, Zool. Jahrb., Vol. 24). Die

1) A. MASTERMAN, On the further anatomy and the budding processes of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 39, 1898.

hinterste Partie der Knospe verengert sich allmählich zum Knospenstiel (*Knst*).

Im folgenden Stadium D werden die Knospen durch die Entstehung zweier dorsaler nebeneinander liegender Ausstülpungen der Halsregionwand charakterisiert, die die ersten Anlagen der Lophophorarme darstellen. Von den übrigen Knospenteilen erweitert sich das Kopfschild sehr bedeutend und überdeckt ventralwärts die ganze Halsregion und die vordere Partie des Rumpfes.

Im Stadium E treten am 1. Paar von Lophophorarmanlagen die Anlagen der 2. hervor, während sich am 1. die Tentakel und die Endanschwellungen zu entwickeln beginnen.

Im weiterhin folgenden Stadium F (große Knospe der fig. 15, tab. 24, Zool. Jahrb., Vol. 24), dem letzten, das ich habe beobachten können, kommen die weitem Paare von Lophophorarmanlagen in der Richtung hinzu, die zuerst von MASTERMAN beobachtet worden ist: beiderseits von den ersten, median liegenden 4 Lophophorarmen zeigt sich noch eine Ausstülpung der Knospenwand, die Anlagen des 3. Paares der vordern Armreihe.

Auf die Entwicklung der ersten 3 vordern Paare folgen sukzessive die Anlagen der hintern 3 Paare, aber in umgekehrter Richtung, von den beiden Knospenreihen zur Medianlinie der dorsalen Knospenwand hin. Das Kopfschild reicht in diesem Stadium nach hinten bis zum Knospenstiel und läßt an seiner Ventralwand deutlich die vordere größere (*Ks*) und die hintere Partie (*hP*) erkennen sowie den Pigmentstreif. Dorsalwärts überdeckt er die Lophophorarme bis zur Höhe ihrer Endanschwellungen, die nur von der ventralen Seite sichtbar sind.

Mein Material an Knospen von *Cephalodiscus* war sehr beschränkt, sodaß ich nicht imstande war, den ganzen Entwicklungsgang ihrer innern Organe im einzelnen genauer zu verfolgen.

2. Die ersten Stadien der Knospenentwicklung.

Die Knospe des Stadiums A besteht aus einem einfachen blasigen Hohlraum, dessen innere Fläche mit Fortsetzungen des Peritonealepithels des Stielcöloms überkleidet ist (*KnA* Fig. 1 und *KnC* Fig. 2, Taf. 12).

Im Knospenstadium B (*KnB* Fig. 1, Taf. 12) läßt sich schon eine Teilung des Cöloms durch 2 Quersepta (q^1 , q^2) in 3 miteinander nicht kommunizierende Abteilungen oder Segmente erkennen, von denen die hintere mit dem Stielcölom (*stc*) in direkter Kommunikation

steht (Kopfschildcölo m *Ksc*, Halsregioncölo m *Hc* und Rumpfcölo m *Rc*). Eine seitliche Fortsetzung der Medianfalte des Stieles (oder der Fortsetzung der Rumpfcölo m mesenterien) geht in die Cölo m e der Knospe über (*stg* Fig. 10, 11 u. 12, Taf. 12) und bildet ein Medianseptum (*Msp* Fig. 3, Taf. 12), das alle 3 Knospencölo m e in paarige Abteilungen, rechte und linke Cölo m e, zerlegt (*r. Knc* und *l. Knc*). Diese Hälften sind in beiden hintern Cölo m en gleich (Fig. 3, Taf. 12), im vordern etwas ungleich (*r. Ksc*, *l. Ksc* Fig. 4, Taf. 12), da sie schief von der Medianlinie nach der rechten Seite des Kopfschildes, nicht aber direkt nach seiner Spitze verläuft, sodaß die rechte Hälfte des Kopfschildcölo m s nur ca. $\frac{1}{3}$ des gesamten Raumes des ganzen Kopfschildcölo m s enthält.

Histologisch bestehen die Wände der Knospe aus hohem Epithel, dessen Kerne mehrschichtig angeordnet sind. Sie lassen keine besondere Faltung der Oberfläche erkennen.

Das Knospenstadium C (Fig. 5—9, Taf. 12) zeigt die erste Bildung des Enddarmes der Knospe. Dieser entsteht aus einer Invagination der ventralen Wand der Halsregion (des Ectoderms). In Fig. 5 u. 6, Taf. 12 sind die Längsschnitte durch eine solche Knospe abgebildet, wo diese Invagination (*Inv*) sehr bedeutend erscheint und einen breiten innern Raum (*iR* Fig. 6) enthält.

Die Querschnitte durch die Mittelpartie dieser Knospe sind in Fig. 7—9, Taf. 12 wiedergegeben: Fig. 7 zeigt eine Partie des ganzen Schnittes durch die proximale Hälfte der ectodermalen Invagination (*Inv*), wo die direkte Verbindung ihrer innern Räume (*iR*) mit der Außenwelt erkennbar ist. Fig. 8 stellt den gesamten Querschnitt dar, der etwas tiefer durch die distale Partie der Invagination geht; diese (*Inv*) erstreckt sich hier durch die gesamte Breite des Halsregioncölo m s und tritt in direkte Berührung mit der dorsalen und der ventralen Knospenwand. Die rechte (*r. Hc*) und die linke (*l. Hc*) Hälfte des Halsregioncölo m s sind hier also vollständig voneinander getrennt. Das Medianseptum des Halsregioncölo m s ist nur eine kurze Strecke oberhalb der Invagination vorhanden. In Fig. 9 ist ein Umriß eines Schnittes abgebildet, der durch den Rumpf der Knospe unter dem Hinterende der Invagination geht: man kann beide Rumpfcölo m e (*l. Rc*, *r. Rc*) und deren Medianseptum (*Msp*) erkennen.

Die ectodermale Invagination ist also hier noch sehr schwach abgesondert; histologisch ähnelt sie vollständig den übrigen Stellen der Knospenwände.

In diesem Stadium verliert das rechte Kopfschildcölom teilweise seine Berührung mit der rechten Kopfschildwand und wandelt sich in ein blasenförmiges Gebilde um, das dem ersten Querseptum dicht anliegt (*r. Ksc*, Fig. 5 u. 6).

3. Knospenstadium D.

Die Knospe im Stadium D (Fig. 13—16 u. 18, Taf. 12), die doppelt so groß ist wie die im vorigen, wird in ihrem innern Bau durch die Entwicklung des Urdarmes aus der ectodermalen Invagination des vorigen Stadiums charakterisiert. Statt einer kurzen sackförmigen Invagination sieht man hier einen ectodermalen Urdarm, der mit der ectodermalen Invagination in Verbindung steht (*Ur* Fig. 14 u. 18). Die Bildung dieses Urdarmes hat MASTERMAN in folgender Weise beschrieben: „The commencing invagination of ectoderm shown in fig. 34 gives, as may be easily demonstrated in later stages, origin to the whole of the alimentary canal of the adult, the orifice of invagination persisting as the mouth, and the anus being a new formation. The endodermal layer of the parent plays no part whatever in the formation of the bud, the whole future endoderm being derived from the ectoderm of the bud.“¹⁾

Dieser endodermale Urdarm erscheint als ein abgerundetes stabförmiges Zellenrohr, das im Medianseptum der Cölome der Knospe liegt, und verläuft vom 1. Querseptum der Knospe bis zur Mitte der Rumpflänge, also dorsal von der ectodermalen Invagination (*Ur* Fig. 14 u. 15, Taf. 12). Er ist hohl und liegt entweder unmittelbar an der dorsalen Knospenwand (*Ur* Fig. 15) oder sehr nahe davon. Sein schmaler Raum (*iR* Fig. 14 u. 15) sieht wie ein Axialkanal aus und steht an den meisten Knospen dieses Stadiums in keiner Verbindung mit dem Raum der ectodermalen Invagination, stellt also ein unabhängiges Gebilde dar. Der histologische Bau des Urdarmes ist überall sowohl in den vor der Invagination als auch in den hinter ihr liegenden Partien vollständig derselbe. Dieses Zellenrohr hat sich aus der ectodermalen Invagination entwickelt (*Ur* Fig. 17 u. 18, Taf. 12). Mir fehlten indes die Knospenstadien zwischen denen, die in Fig. 5 u. 6, Taf. 12 abgebildet sind, und denen, wo schon ein wohlentwickelter Urdarm vorhanden ist (Fig. 13 u. 14),

1) A. MASTERMAN, On the further anatomy and the budding processes of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 39, p. 515.

sodaß ich nicht imstande bin, seine Entwicklung zu verfolgen. Darum begnüge ich mich vorläufig mit der von MASTERMAN gegebenen Bezeichnung: das Endoderm von *Cephalodiscus* entwickelt sich in seinen Knospen aus dem Ectoderm, wie das bei Knospen einiger anderer Tiere der Fall ist.

Das Schema in Fig. 16, Taf. 12 stellt einen Flächenschnitt durch die Knospe dar, bei welcher der innere Hohlraum des Urdarmes (*iR*) sehr stark entwickelt ist. In seiner ganzen Länge vom 1. Querseptum (q^1) bis zur Mitte des Rumpfes (*Rf*) ist die Breite des Urdarmes dieselbe.

Die ectodermale Invagination hat einen schmalen Spaltraum (*Inv* Fig. 15, Taf. 12). Sie unterscheidet sich histologisch vom Urdarm (*Ur*): die Kerne in ihren Wänden sind in mehreren Schichten angeordnet, die des Urdarmes (also des Endoderms) dagegen stets einschichtig. Die Wände dieser Invagination ähneln den übrigen Knospenwänden vollständig.

Im Kopfschildcölom ähnelt seine rechte Partie schon sehr stark der Herzblase (*Hbl* Fig. 13, 14 u. 16). Sie liegt in der Mitte des Kopfschildes der Vorderspitze des endodermalen Urdarmes gegenüber, und ihre dem Querseptum zugekehrte Wand bildet in ihrer proximalen Partie eine schwache Depression, die erste Anlage des Herzens.

Durch das allgemeine Wachstum der Knospe erweitern sich die Räume der Cölome bedeutend, sodaß die Dorsalwand des Urdarmes vollständig ihre Berührung mit der Dorsalwand der Knospe verliert (*Ur* Fig. 14, Taf. 12). Das 1. Paar von Lophophorarmen bildet sich, wie bei *Rhabdopleura*, als hohler Auswuchs der dorsalen Halsregionwand, deren Wände vollständig dem letztern ähnlich sind.

In diesem Stadium beginnt auch die Absonderung des Stieles durch stärkere Verengung der Rumpfwände. Gleichzeitig tritt eine Erweiterung der dorsalen Partie des hintern Knospenendes ein, sodaß die Verbindungsstelle des Knospenstieles mit dem Rumpf, die ursprünglich am Hinterende der Knospe lag, nach vorn in die ventrale Fläche der Knospe übergeht.

4. Die letzten Stadien der Knospenentwicklung.

Die Serie von Querschnitten auf Taf. 13 stellt die Organisation der Knospe im Stadium E dar, wo die weiteren Veränderungen im innern Bau der Knospen hervortreten.

Die ectodermale Invagination (*std* Fig. 7—10, Taf. 13; Fig. 10

bis 12, Taf. 14a) erfährt hier eine neue Erweiterung und Entwicklung besonders in ihrer linken Hälfte; die Wände erstrecken sich dorsalwärts bis zur direkten Berührung mit der dorsalen Wand der Halsregion der Knospe, sodaß das Urdarmrohr in zwei Abteilungen getrennt wird: eine vordere, die sich zwischen dem 1. Querseptum und der ectodermalen Invagination befindet (*Nta* Fig. 11—13, Taf. 13), und eine hintere, die im Rumpfcöloim liegt. Der innere Raum des Urdarmes in den beiden Abteilungen tritt in direkte Kommunikation mit dem der Invagination, die auch bedeutende Größe erreicht. Die hintere distale Abteilung des Urdarmes erfährt eine sehr große Volumenzunahme, verlängert sich stark nach hinten und bildet einerseits den erweiterten Magen (*Mg* Fig. 4—6) und andererseits den etwas schmälern rohrförmigen Mitteldarm der Knospe (*Md* Fig. 3—7), der nach vorn gebogen ist. Die Kerne ihrer Zellen sind in mehreren Schichten angeordnet. An einigen schlecht erhaltenen Knospen fand ich keine weitem Fortsetzungen des Mitteldarms nach vorn, wie das bei der abgebildeten Serie der Fall ist, wo man den Mitteldarm direkt bis zum After verfolgen kann (*Ah* Fig. 8 u. 9).

Der Vergleich einiger Figuren der Knospen von *Cephalodiscus*, die von MASTERMAN mitgeteilt sind, läßt mich vermuten, daß bei *Cephalodiscus* ebenso wie bei *Rhabdopleura* der Enddarm aus dem Proctodäum entsteht und erst später mit dem Mitteldarm in Verbindung tritt (z. B. MASTERMAN. On the further anatomy etc., fig. 39, tab. 3 und fig. 60, tab. 4).

Die vordere proximale Hälfte des Urdarmes (*Nta*) bewahrt aber ihre frühern Dimensionen und ihren Bau wie im Stadium D. Ihr innerer Raum bleibt also derselbe, d. h. er erscheint nur als ein Axialkanal (*Ax* Fig. 9, 11, 12, Taf. 13). Dieser tritt in Verbindung mit dem Raum der ectodermalen Invagination, doch nicht an deren vorderer oder proximaler Partie, sondern an ihrer ventralen Wand näher der äußern Öffnung der Invagination als der Mittelpartie (*iR* und *Ax* Fig. 9, Taf. 13. *Ax* und *Std* Fig. 10, Taf. 14a). An mehreren Querschnitten durch die Knospe; wie z. B. in Fig. 11, Taf. 13, sieht man beide Räume zusammen, den Raum der Invagination (*std*) dorsalwärts näher der Knospenwand, den Axialkanal der vordern Urdarmpartie (*Ax*) ventralwärts, näher dem 1. Querseptum der Knospe (s. auch Fig. 10—12, Taf. 14a). Eine solche seitliche Verbindung der beiden miteinander läßt vermuten, daß in der Entwicklung der Invagination zwei Wachstumsphasen aufeinandergefolgt sind. Zuerst hat sich die Invagination des Ectoderms gebildet, aus der der Urdarm

seinen Ursprung nimmt (*Inv* und *Ur* Fig. 17 u. 19, Taf. 12); später, wenn derselbe wohlentwickelt ist, tritt eine neue Erweiterung und Verlängerung der Invagination ein, die mit ihrer vordern Partie dem vordern Abschnitt des endodermalen Urdarmes anliegt (*std.*, *Ax* und *Mg* Fig. 20, Taf. 12). Aus dieser dorsalen Partie der Invagination bildet sich der dorsale Blindsack des Ösophagus, aus dem Rest der Ösophagus des entwickelten Tieres. Die ganze Invagination in Stadium E kann man also als Stomodäum bezeichnen.

Der vordere Abschnitt des Urdarms stellt die Anlage der Notochorda dar. Die Invagination der Herzblase verwandelt sich in eine röhrenförmige Blindtasche, die dem Herzen des wohlentwickelten Tieres vollständig ähnelt.

In diesem Stadium erfolgt auch die Bildung der Halsregionkanäle durch die Invagination der Knospenwand (Ectoderm) (*Hrk* Fig. 6, 7, Taf. 13; Fig. 13—15, Taf. 14a), der Ovarien durch die Bildung von Wucherungen des Peritonealepithels an der Überkleidung des dorsalen Rumpfgefäßes (*Ov* Fig. 6—8, Taf. 13) und mehrerer Lophophorarme sowie die vollständige Absonderung des Stieles (*Knst* Fig. 1, Taf. 13), der zahlreiche Muskelelemente (*stM*) bekommt und oberflächlich stark gerunzelt erscheint (*Ft*). Sein innerer Raum verliert schon sein Medianseptum (*v. Stg.*, *d. Stg.*). Auch die ventrale mediane Längsfalte des Rumpfes kann man unterscheiden (*Lft* Fig. 2, 3, 4, Taf. 13).

Die Organisation im letzten Stadium der Knospenentwicklung, das ich habe beobachten können, im Stadium F (Fig. 1—8, Taf. 14a), gleicht in vielen Beziehungen schon der des vollentwickelten Tieres. Die weiteren Veränderungen, die dieses Knospenstadium im Vergleich mit dem vorhergehenden erfährt, sind folgende: vollständige Sonderung des hintern Abschnittes des Urdarmes in Magen (*Mg* Fig. 2, 3, 4, Taf. 14a), Mitteldarm (*Md* Fig. 1—4) und Enddarm (*Ed* Fig. 5, 6 und *A* Fig. 7); Vervollständigung des Baues der Ovarien (*Ov* Fig. 3, 4, 6) durch Entwicklung der Oviducte, die durch Invagination der Knospenwand entstehen (*Ovd* Fig. 7); stärkere Entwicklung des Gefäßsystems (*dg* Fig. 6), der Muskulatur (*vM* Fig. 2 u. 3) und Bildung der letzten Lophophorarme.

Die Anlagen der Notochorda (*Nta* Fig. 7—9, Taf. 14a) dagegen zeigen keine weitere Entwicklung und bewahren ihre frühere Gestalt.

Die Bildung der Kiemenspalten und die Entstehung der Kopfschildkanäle habe ich an keinem der von mir untersuchten Stadien beobachten können.

Die Veränderungen, die in den Knospen bei deren Umwandlung in das vollentwickelte Tier stattfinden müssen, sind folgende:

1. Starke Verminderung der Dimensionen des Kopfschildes, besonders seiner hintern Partie.

2. Entstehung der Kiemenspalten auf dem Wege des Durchbruches der innern Längsrinnen des Ösophagus nach außen (nach MASTERMAN bilden sie sich als Divertikel des endodermalen [?] Urdarmes, die später die Knospenwände durchbrechen).

3. Sehr starkes Wachstum des Rumpfes und der darin enthaltenen Organe. In den frühern Stadien waren ihre Dimensionen viel geringer im Vergleich mit der Halsregion oder dem Kopfschild des entwickelten Tieres.

5. Bildung der innern Organe.

Abgesehen von der Bildung des Darmkanals, des Stieles und der Herzblase, die bei der allgemeinen Betrachtung des Knospenbaues besprochen worden sind, bilden sich die übrigen Organe des entwickelten Tieres in folgender Weise aus denen der Knospen:

a) Die *Notochorda* des Tieres bildet sich aus dem vordern Abschnitt des endodermalen Urdarmes durch Zerfall seines Axialkanals in eine Anzahl geschlossener länglicher Blasen, die sich in die Zentralkörper der *Notochorda*, wie schon bei deren Betrachtung erwähnt wurde, umwandeln. Dieser Zerfall fängt schon im Knospenstadium F an. Fig. 16, Taf. 14a zeigt einen halb schematisierten Längsschnitt durch die Anlage der *Notochorda* derselben Knospe, wo ihr Axialkanal (*Ax*) eine Anzahl Verengungen zeigt, die die Stellen bezeichnen, wo später der Zerfall eintritt. Der Axialkanal der *Notochordaanlagen* ist stark bewimpert. Auch die *Cuticula* kann man an seinen Wänden erkennen. Durch die Trennung der *Cuticula* (*Cut* Fig. 9, Taf. 14a) von der innern Fläche der *Notochordazellen* (*Nta*) bilden sich beim Zerfall des Kanals in einzelne Blasen (*Bl* Fig. 16) schmale Zwischenräume, die um die Zentralkörper der *Notochorda* bei entwickelten Tieren deutlich erkennbar sind.

Die weitem Veränderungen in den *Notochordaanlagen* bestehen nur in der Bildung von *Vacuolen* in den Zellen ihrer distalen Partie. Die Wände des Urdarmes bewahren die einschichtige Anordnung der Kerne, die sich auch in der *Notochorda* der vollentwickelten Tiere beobachten läßt. Im Gegensatz zur hintern Darmpartie, die an Größe sehr stark zunimmt, bleibt bei dem entwickelten Tier die

Größe der vordern Partie des Urdarmes dieselbe wie bei den Knospen. An ausgewachsenen Tieren ist die Notochorda im Vergleich zu den übrigen Darmpartien sehr klein. Im Knospenstadium D ist die Länge des vordern Urdarmabschnittes der Hälfte der Gesamtlänge des Urdarmes gleich (*Ur* Fig. 13, 14, 16, Taf. 12). Beim Wachstum der Knospe nimmt also nur der hintere Abschnitt weiter zu.

b) Die Halsregionkanäle bilden sich durch Invagination der Knospenwände (*Hrk* Fig. 13, Taf. 14a) (also des Ectoderms) und lassen im letzten Knospenstadium sehr deutlich einen kurzen Ausführungskanal (*Hrk* Fig. 3 u. 14, Taf. 14a) und eine trichterförmige innere Erweiterung erkennen (*Tr* Fig. 4 u. 15). Dieselbe bildet sich aus dem Aggregat der Peritonealepithelzellen des Halsregioncöloms (*Pep* Fig. 15) — also des Mesoderms. Der Bau der Halsregionkanäle ähnelt also sehr dem der Nephridien.

c) Vom Gefäßsystem sind in den Stadien D und E die Spalträume in den Septen als erste Anlage der Sinus erkennbar. Besonders stark entwickelt sich der Spaltraum im Medianseptum des Halsregioncöloms und der in der vordern Partie des Rumpfcöloms (*dg* Fig. 7 u. 12, Taf. 13). Die Herzblase (*Hbl* Fig. 13—15, Taf. 13) liegt dicht an dem 1. Querseptum, sodaß ihre hintere Wand zugleich auch die vordere Wand des Zwischenraumes im Medianseptum der Halsregion bildet (*dg* Fig. 17 u. 18, Taf. 14a). Wie die Figuren zeigen, tritt in dieser Wand eine Invagination ein, in die sich der Zwischenraum fortsetzt und den Herzraum (*H*) bildet. Auf Fig. 18 ist nur die proximale, hintere Partie der Herzblase getroffen, die sich über das distale Vorderende der Notochordaanlage erstreckt und teilweise nach links gedehnt ist, sodaß hier die Notochordaanlagen nicht links, wie es gewöhnlich der Fall ist, sondern rechts von der Herzblase liegen. Die Invagination bildet sich zuerst nur in der gegen den Zwischenraum liegenden Wand der Herzblase und verlängert sich erst später nach vorn bis zum Vorderende der Herzblase. Parallel mit der Invagination treten auch die Veränderungen im Peritonealepithel des Herzblasenraumes ein, das sich in eine Schicht von Spindelzellen (*szs*) umwandelt.

Die übrigen Spalträume (*dg* Fig. 6 u. 23, Taf. 14a) treten erst viel später miteinander in Verbindung. Im Stadium F kann man das wohlentwickelte Gefäßsystem noch nicht erkennen.

d) Das Nervensystem, wenn es erkennbar ist, erscheint als flacher subepithelialer Nervenplexus (*Cgl* Fig. 10—13, Taf. 13). Auch im Stadium F erscheint das Cerebralganglion (*Cgl* Fig. 6—8, 17 u. 18, Taf. 14a)

nur als eine schwache Verdickung des Nervenplexus. Die Reihenfolge der Absonderung der einzelnen Nerven aus dem Nervenplexus zu verfolgen ist nicht leicht. In den Stadien B—D kann man noch keine Nerven unterscheiden. Der dorsale vordere Nerv sowie der hintere sind an den Knospen im Stadium F nur als einfache kurze Verlängerungen der Cerebralganglionverdickung erkennbar (*hdN* Fig. 4; *rLn* Fig. 8, Taf. 14a).

Das Studium der Knospenstielwände zeigt, daß sie in den Stadien B—D nur aus einer Schicht von Epithelzellen bestehen, deren Kerne mehrschichtig angeordnet sind. Weitere Bestandteile lassen sich nicht erkennen, sodaß ich, im Gegensatz zur Meinung MASTERMAN'S, das Nervensystem der Knospen als eine Neubildung betrachte, die sich erst später im Stadium F in die Stielwände fortsetzt und mit denen des entwickelten Tieres in Verbindung steht. Auf dem Querschnitte durch die Knospenstiele im Stadium F sieht man einen flachen subepithelialen Nervenplexus in den Wänden. Auch das Gefäßsystem tritt erst sekundär in Kommunikation mit den Stielgefäßen des Tieres.

Die Bildung der Ganglienzellschicht im Cerebralganglion fehlt in allen Knospenstadien.

e) Das Halsregioncöloim besteht im letzten Stadium (F) noch aus 2 geschlossenen Räumen längs dem Stomodäum (*l. Hc* Fig. 2—8; *r. Hc* Fig. 6—8, Taf. 14a), die nur vorn, wo die Lophophorarme sich bilden, miteinander in Berührung treten und ein Medianseptum besitzen. Im Flächenschnitt hat es also einen hufeisenförmigen Umriß, das Stomodäum dorsalwärts umfassend; es ähnelt also dem der *Rhabdopleura* sehr stark. Erst später tritt die Verbindung seiner beiden hintern Fortsetzungen in den Seitenlippen und in der Unterlippe und ihre Berührung miteinander ein, sodaß das ventrale Mesenterium hervortritt und das ganze Cöloim einen ringförmigen Umriß erlangt. Die Fortsetzungen des Halsregioncöloims nach vorn in das Kopfschildcöloim fehlen in allen von mir beobachteten Knospenstadien.

f) Die Lophophorarme der Knospen stellen einfache hohle Zellenröhren dar, die im Querschnitt kreisförmig erscheinen (Fig. 19, Taf. 14) und deren Wände aus hohem Epithel mit mehrschichtig angeordneten Kernen bestehen (*La*¹, *La*², *La*³, *La*⁴ Fig. 8—16, Taf. 13; *La*¹, *La*², *La*³ Fig. 2—8, Taf. 14a). Die von MASTERMAN beschriebenen ventralen Längsrinnen auf ihrer Oberfläche habe ich nicht entdecken können und ebensowenig ihre Drehung um ihre Längsachse bei

weiterer Entwicklung, die von ihm in folgender Weise bezeichnet wird (MASTERMAN op. cit., p. 525): „the first three pairs of plumes arise near their final position, into which they move gradually with a rotation through 180°, the last three, forming the inner row of the adult, arise in situ.“

Die Bildung der Tentakel tritt sehr früh ein; am 1. Lophophorarpaar treten die Tentakel schon nach der Bildung der Anlagen des 2. Paares auf. Diese frühe Entwicklung der Tentakel ist einer der Hauptunterschiede in der äußern Form zwischen den Knospen von *Cephalodiscus* und denen von *Rhabdopleura*, wo die Tentakel noch im Stadium der fast vollendeten Knospenentwicklung fehlen. Die Tentakel der Knospen haben kein Axialband und erscheinen bloß als dünne hohle Ausstülpungen der Lophophorarmwände.

Die Endanschwellungen der Lophophorarme treten auch ziemlich früh auf. Sie erscheinen in den ersten Stadien nur als einfache Verdickungen der Lophophorarmwände, deren Kerne in mehreren Schichten angeordnet sind. Die Drüsenzellen (*D* Fig. 20, Taf. 14a) sind nur im Stadium F erkennbar, doch ohne die eigentümlichen Einschlüsse seines Protoplasmas. Sie erscheinen als ovale oder verlängerte, stark färbbare Gebilde, die voneinander unabhängig im Armwandepithel (*Epz*) zerstreut sind. Sie gehen stets durch die ganze Breite der Wand.

g) Die Ovarien bilden sich im Stadium E als Aggregate von Peritonealzellen, die dem dorsalen Mesenterium in der Höhe der Anlagen des dorsalen Rumpfgefäßes anliegen. Im Stadium F treten diese Aggregate (*Ov* Fig. 3, 4, 6 u. 22, Taf. 14a) in Verbindung mit den kurzen Invaginationen der dorsalen Rumpfwand, die die Oviductanlage bilden (*Ovd* Fig. 7 u. 21). Auf den Querschnitten kann man in den Anlagen der Ovarien (Fig. 22) eine äußere Hülle aus Peritonealepithel bemerken (*Ovh*) und eine innere bindegewebige Zellenmasse (*Bg*), die eine Anzahl großer blasenförmiger Zellen mit großen Kernen (*E*) enthält (Keimschicht). Die seitlichen Mesenterien fehlen noch in allen beobachteten Knospenstadien.

Von den Ergebnissen des Studiums des Knospungsprozesses bei *Cephalodiscus* kann man folgende Erscheinungen als besonders wichtig für die Beurteilung der Stellung des *Cephalodiscus* im zoologischen System betrachten:

1. Die sehr früh hervortretende Dreisegmentierung der Knospen (*K_uB* Fig. 1, Taf. 12).¹⁾

2. Die Entstehung der Herzblase aus dem rechten Kopfschildcöloin (*r. K_{sc}*, Fig. 4, Taf. 12).

3. Die nephridiale Natur der Halsregionkanäle (Fig. 13 bis 15, Taf. 14a).

4. Wie aus dem Vergleich mit den Knospen von *Rhabdopleura* hervorgeht, kann man die Notochorda, die aus der vordern Partie des Urdarmes, d. h. des Endoderms, entsteht, als ein endodermales Gebilde bezeichnen. Somit kann man in der Bildung der Notochordanlage bei *Cephalodiscus* und bei *Rhabdopleura* eine gewisse Ähnlichkeit finden. Sowohl hier als auch dort vollzieht sich eine Teilung des ursprünglich einheitlichen, ein hohles Röhrchen darstellenden Urdarmes in zwei Teile, worauf deren weitere Differenzierung folgt.

Allein der Unterschied besteht darin, daß bei *Cephalodiscus* diese Teilung nicht durch das Stomodäum selbst zuwege gebracht wird wie bei *Rhabdopleura*, sondern durch die Bildung seines dorsalen Auswuchses (2. Invagination) in Verbindung mit dem fernern Wachstum des Stomodäums. Ein weiterer Unterschied liegt auch darin, daß bei *Rhabdopleura* das Stomodäum in den jüngern Entwicklungsstadien (A—D) gänzlich fehlt, während es bei *Cephalodiscus* sehr früh (vom Stadium C an) in Gestalt einer ectodermalen Invagination hervortritt. Der Urdarm von *Cephalodiscus* verliert seinen direkten Zusammenhang mit dem Ectoderm in allen seinen Entwicklungsstadien nicht, bei *Rhabdopleura* aber tritt er erst später mit dem Stomodäum in Verbindung.

Wenn wir einräumen, daß der Urdarm des Stadiums D bei *Cephalodiscus* Endoderm ist, so ist die Notochorda von *Cephalodiscus* ebenso wie die von *Rhabdopleura* endodermalen Ursprungs. Doch darf hierbei nicht vergessen werden, daß bei *Cephalodiscus* das Endoderm aus dem Ectoderm hervorgeht, während es sich bei *Rhabdopleura* ganz unabhängig von diesem entwickelt.

1) Die Bildung der Septen oder Mesenterien beginnt mit der Bildung von Wülsten der innern Knospenfläche oder von Peritonealepithel-Zellenreihen, die sich bald in dünne Querlamellen umwandeln.

Alle Knospencöloine entstehen also aus dem Cöloin des Stieles, der nur eine Absonderung des Rumpfcöloins des entwickelten Tieres darstellt.

Postscriptum. Die nach dem Abschluß meines Manuskripts veröffentlichten Arbeiten von HARMER, RIDEWOOD und ANDERSSON¹⁾ über *Cephalodiscus* bestätigen im allgemeinen alle meine Angaben über *Cephalodiscus dollecalophus*. Ein Vergleich zwischen *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* ist von HARMER und RIDEWOOD nur nach den Angaben von RAY LANKESTER, FOWLER und meinen vorläufigen Berichten durchgeführt worden, ist also nicht ganz vollständig. Ich beabsichtige binnen kurzer Zeit über diese Arbeiten eine besondere Abhandlung zu veröffentlichen, worin ich die wichtigsten Differenzen zwischen meinen Angaben und denen dieser Forscher besprechen werde.

3. Teil.

Vergleichend-anatomischer Teil.

I. Die Pterobranchier.

In der Organisation von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* kann man folgende übereinstimmende Züge hervorheben:

1. Die äußere Teilung des Körpers in 3 Abschnitte, Kopfschild, Halsregion und Rumpf, wobei die Trennung des erstern vom übrigen Körper sehr scharf, die der Halsregion vom Rumpfe dagegen nur schwach und an der dorsalen Körperfläche kaum bemerkbar ist.

2. Die entsprechende Teilung des Körpercöloms in drei miteinander nicht kommunizierende Abteilungen, eine unpaarige im Kopfschild und paarige in den übrigen Körperabschnitten (das Vorhandensein dreier Segmente, Trimetamerie).

3. Die Existenz eines Lophophors, der aus einer Anzahl von Lophophorarmen besteht, jeder mit 2 Reihen ventral gestellter Tentakel besetzt. Der Lophophor stellt einen hohlen Auswuchs der Dorsalwand der Halsregion dar, dessen Cöloin sich in alle Arme und in alle Tentakel fortsetzt.

1) S. HARMER, The Pterobranchia of the Siboga Expedition, in: Siboga-Exped., Vol. 26bis, 1905. — W. RIDEWOOD, Pterobranchia, in: National Antart. Exped. nat. Hist., Vol. 2, 1907. — K. ANDERSSON, Die Pterobranchier der schwedischen Südpolarexpedition 1901—1903 nebst Bemerkungen über *Rhabdopleura normani* ALLMAN, in: Wiss. Ergebn. schwed. Südpolar-Exp., Vol. 5, 1907.

4. Das Cölom des Kopfschildes steht durch 1 Paar dorsal liegender Kopfschildporen mit der Außenwelt in Verbindung. ¹⁾

5. Die Cölome der Halsregion öffnen sich nach außen durch Halsregionporen.

6. Der V-förmig gebogene Darmkanal, der an der ventralen Mundspalte in der Halsregion beginnt und mit dem dorsalen After im vordern Teil des Rumpfes endigt. Er zerfällt in den Ösophagus (ectodermalen Ursprungs), den Magen, den Mitteldarm und den Enddarm.

7. Im Cölom des Kopfschildes, in unmittelbarer Berührung mit dem 1. Querseptum des Körpers, liegt die Herzblase oder der Pericardialsack, der das modifizierte rechte Cölom des Kopfschildes darstellt.

8. Die Existenz einer Notochorda oder eines unpaarigen, von der Mundhöhlenwand vorwärts nach dem Kopfschild hin gerichteten Auswuchses endodermalen Ursprungs.

9. Der gesamte Bau des Nervensystems, das aus einem in der Dorsalwand der Halsregion liegenden dorsalen Cerebralganglion, einem vordern und einem hintern Dorsalnerven sowie aus zwei seitlichen und einem medianen Ventralnerven besteht, der in den Stiel übergeht.

10. Das Vorhandensein eines kontraktilen Stieles oder eines unpaarigen medianen Auswuchses der ventralen Rumpfwand.

11. Die Existenz besonderer Pigmentflecken in der Körperwand, die namentlich auf dem Lophophor und an den Rändern des Kopfschildes konzentriert sind.

12. Der Gesamtbau des Muskelsystems und seine maximale Entwicklung im Stiele.

13. Die gleiche Entwicklung des Herzens durch Invagination der dem Querseptum anliegenden Wand des Pericardialsackes.

14. Die Existenz von Seitenlippen an der Oberfläche der Halsregion.

15. Die Lage der Genitalorgane in der Rumpfhöhle und die völlige Isolierung ihrer Höhlen von den Rumpfcölomen.

16. Der allgemeine Bau der Knospen, die ursprünglich

1) Das Vorhandensein zweier Dorsalporen am unpaarigen Kopfschild deutet auf dessen ursprüngliche Dualität hin: der zweite Porus hat leicht von der in der Reduktion begriffenen rechten Körperhöhle erhalten bleiben können, die in die mit der Außenwelt nicht kommunizierende Herzblase übergegangen ist.

in Gestalt hohler Vorsprünge am Stiel oder Stolo entstehen, wobei ihr Rumpfcöloin noch lange seine unmittelbare Verbindung mit dem Stielcöloin des erwachsenen Tieres aufrechterhält.

17. Die gleiche Lebensweise in besondern Gehäusen, die von der Körperoberfläche ausgeschieden werden und aus einer durchsichtigen, geschichteten Substanz bestehen.

Abgesehen davon kann man Züge der Übereinstimmung zwischen *Cephalodiscus* und *Rhabdopleura* noch an vielen Organen von sekundärer Bedeutung beobachten, selbst bis in die geringfügigsten Details, so z. B.:

a) Der Gesamtbau des Kopfschildes: das Vorhandensein eines Pigmentstreifens, die Teilung der ventralen Kopfschildwand in eine vordere und eine hintere Partie, die Drüsenpartie, die mediane Verdickung der Dorsalwand bei beiden Formen.

b) Das Vorhandensein einer kleinen Blindtasche in der Mundhöhle (ev. in der Oberlippe) gegen die Basis der Notochorda.

c) Die kräftige Entwicklung des Peritonealepithels im Halsregioncöloin, dessen einzelne Zellen häufig in die Cöloinhöhle einwandern.

d) Die Umwandlung der die Gefäße bekleidenden Zellen des Peritonealepithels in besondere spindelförmige oder längliche Zellen.

e) Die Anwesenheit eines „Afterhügels“.

Zu den charakteristischen, am meisten in die Augen fallenden Unterscheidungsmerkmalen beider Formen gehören:

1. Die Existenz eines Paares offener Kiemenrinnen bei *Rhabdopleura*, während *Cephalodiscus* ein Paar Kiemenspalten besitzt.

2. Das Vorhandensein eines kompliziert gestalteten Stolos bei *Rhabdopleura*, an dem sich die Knospen entwickeln, während *Cephalodiscus* ein solcher fehlt und der kontraktile Stiel in eine besondere Vertiefung ausgeht, an deren Rändern die Knospen hervorsprossen.

3. Die Bildung des Endoderms (des Urdarmes) in den Knospen auf verschiedenem Wege: bei *Rhabdopleura* unabhängig vom Ectoderm, bei *Cephalodiscus* unmittelbar aus diesem.

Was das zuletzt erwähnte Merkmal betrifft, wird sich seine Bedeutung erst dann abschätzen lassen, wenn die embryonale Entwicklung beider Formen genau bekannt wird.

Da der Stolo nur das eigentümlich differenzierte distale Ende eines unpaarigen Auswuchses der ventralen Rumpfwand ist, dessen proximaler Teil den bei beiden Formen vorhandenen kontraktilen Stiel bildet, kann sein Besitz bei *Rhabdopleura* nicht als besonders

bedeutungsvolle Abweichung gelten. Auf sein Vorhandensein kann man vielleicht auch die Verschiedenheit im Gesamtbau des Gehäuses zurückführen, das bei ihr eine regelmäßige Form erhalten hat, während es bei *Cephalodiscus*, der eine halbsedentäre Lebensweise beibehalten hat, unregelmäßig verzweigt erscheint.

Alle übrigen Unterschiede stehen ausschließlich damit im Zusammenhang, daß *Cephalodiscus* sich auf einer höhern Entwicklungsstufe befindet als *Rhabdopleura*, die als primitivere Form erscheint, wofür als besonders charakteristisches Kennzeichen die offenen Kiemenrinnen gelten können. Alle Organe von *Cephalodiscus* sind im Vergleich mit denen von *Rhabdopleura* kräftiger ausgebildet.

Zur Zahl solcher sekundärer Unterschiede gehören:

1. Die Differenz in der Zahl der Lophophorarme. Ungeachtet der Verschiedenheit im Bau des Lophophors — dem Vorhandensein besonderer Endanschwellungen an den Lophophorarmen bei vielen Arten von *Cephalodiscus* — und der ungleichen Anzahl von Armen läßt sich doch kein wesentlicher Unterschied dieses Organs bei beiden Formen auffinden, denn sie entwickeln sich in völlig identischer Weise durch Bildung eines hohlen Auswuchses an der Körperwand der Halsregion. Überdies entsteht der Lophophor der Knospen von *Cephalodiscus* ursprünglich nur als ein einziges Paar von Ausstülpungen.

2. Unterschied in der Zahl der Gonaden. Sowohl bei *Rhabdopleura* als auch bei *Cephalodiscus* sind die Gonaden nach demselben Plane gebaut und ihre innern Räume vom Rumpfcöloin getrennt. Ihre Unpaarigkeit bei *Rhabdopleura* läßt sich zum Teil auf die mehr oder weniger starke Ausbildung der Asymmetrie bei dieser Form zurückführen (Lage des Mundspaltes; verschiedene Größe der Seitenlippen), infolge deren die linke Gonade atrophieren oder unentwickelt bleiben konnte.

3. Die schwächere Ausbildung der Notochorda von *Cephalodiscus* im Vergleiche mit anderen Körperteilen und die Existenz einer Reihe von Zentralkörpern darin, die die Reste des Zentralkanals in der Notochorda der Knospen darstellen. Ein solcher kommt indes bei *Rhabdopleura* selbst an ausgewachsenen Exemplaren vor.

4. Das Vorhandensein von Solenocyten an den Halsregionkanälen von *Cephalodiscus*, während diese bei *Rhabdopleura* im Innern als Wimpertrichter endigen.

5. Die Existenz eines ventralen Mesenteriums im Halsregioncöloin von *Cephalodiscus*, das den Ösophagus vollkommen umfaßt. Bei

Rhabdopleura hat das Halsregioncöloim im Querschnitte einen hufeisenförmigen Umriß, und seine beiden Hälften stehen an der Ventralseite des Körpers noch nicht in Berührung miteinander. Außerdem sendet jede seiner Hälften bei *Cephalodiscus* besondere Fortsätze in das Kopfschildcöloim aus.

6. Das Vorhandensein eines unpaarigen Auswuchses am Ösophagus von *Cephalodiscus* an Stelle der Epibranchialfalte von *Rhabdopleura*.

7. Die Verschiedenheit in der innern Organisation des kontraktile Stieles, indem bei *Cephalodiscus* das Medianseptum im Stielcöloim fehlt, statt dessen in der Wand nur 2 Medianfalten, eine dorsale und eine ventrale, anzutreffen sind, und indem ferner Ringmuskeln in der Stielwand vorhanden sind, die *Rhabdopleura* fehlen.

8. Kräftigere Ausbildung des Gefäßsystems bei *Cephalodiscus* und der bei *Rhabdopleura* fehlenden Sinus.

Ferner kann man noch weniger wesentliche Unterschiede anführen, wie:

Die starke Entwicklung der subepithelialen Nervenplexus bei *Cephalodiscus*, während sie bei *Rhabdopleura* nur an wenigen Stellen bemerkbar sind.

Das Vorhandensein von Ovarialmesenterien bei *Cephalodiscus*.

Der Mundspalt von *Cephalodiscus* ist infolge des Fehlens äußerer Kiemenrinnen nicht so scharf in eine vordere und eine hintere Partie differenziert wie bei *Rhabdopleura*.

Die Seitenlippen sind bei *Cephalodiscus* gleichmäßig entwickelt, bilden nicht die Mundränder und vereinigen sich auf der Ventralseite zu einer Unterlippe.

Stärkere Entwicklung des dorsalen vordern Rumpfvorsprungs bei *Cephalodiscus* im Vergleich mit dem Afterhügel von *Rhabdopleura*.

Im Vergleich mit *Rhabdopleura* beschleunigter Entwicklungsgang der Knospen bei *Cephalodiscus*, in dessen höhern Stadien sich bereits die Anlage der Gonaden zeigen.

All die aufgezählten Unterschiede in der Organisation von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* fallen im Verhältnis zu den vorhin angeführten übereinstimmenden Zügen zu wenig ins Gewicht, als daß von einer verschiedenen Stellung beider Gattungen im System die Rede sein könnte. Die nahe Verwandtschaft beider Formen unterliegt keinem Zweifel. *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* bilden zusammen eine Klasse des Tierreiches, die ich mit der Benennung Ptero-

branchia [RAY LANKESTER, 1877 (91)] belege.¹⁾ Die Trimetamerie, die Entstehung der Herzblase aus dem rechten Cölo- des 1. Segments, die Lage des Cerebralganglions im 2. Segment, das Vorhandensein einer Notochorda und der Kiemenrinnen oder Kiemenspalten, das sind die typischen, charakteristischen Merkmale dieser Klasse. Sie zerfällt in 2 Familien.

Vertreter der 1. Familie der Klasse der Pterobranchier ist die auf einer niedrigeren Entwicklungsstufe stehende *Rhabdopleura*, die durch das Vorhandensein von Kiemenrinnen und eines schwarzen Stolos charakterisiert wird. Dank dem letztern Merkmale kann man diese Familie unter der Bezeichnung „Pterobranchia stolonifera“ der zweiten gegenüberstellen, die ich als „Pterobranchia monobranchiata“ (s. SCHIMKEWITSCH, 171) bezeichne. Deren Vertreter ist *Cephalodiscus*, der mit einem Paar Kiemenspalten ausgestattet ist und auf einer höhern Entwicklungsstufe steht. Die Arten dieser Klasse sind folgende (nach M'INTOSH, HARMER, RIDEWOOD und ANDERSSON):

Klasse *Pterobranchia*.

1. Familie. Stolonifera.

Rhabdopleura

Rh. normani ALLMAN

2. Familie. Monobranchiata.

<i>Cephalodiscus</i>	{	Subgen. <i>Demiothecia</i>	{	<i>C. dodecalophus</i> M'INT.
		RIDEWOOD		<i>C. gracilis</i> HARMER
				<i>C. sibogae</i> HARMER
				<i>C. hodysoni</i> RIDEWOOD
				<i>C. aequatus</i> ANDERSSON
				<i>C. inaequatus</i> ANDERSSON
	{	Subgen. <i>Idiothecia</i>	{	<i>C. nigrescens</i> RAY LANK.
		RIDEWOOD		<i>C. gilchristi</i> RIDEWOOD
				<i>C. levinseni</i> HARMER
				<i>C. solidus</i> ANDERSSON
				<i>C. densus</i> ANDERSSON
				<i>C. rarus</i> ANDERSSON

1) Andere Benennungen für beide Formen: *Brachyscolecida branchiata* EHLERS (43), *Diptochorda* und *Trimetamera* MASTERMAN (120, 115, 119), *Hemichorda branchiotremata* WILLEY (198), *Axobranchia* DELAGE (40), *Prochordata* v. WIJHE (193), *Cephalomalina* HALLER (62), *Prochordata trimeria* SCHNEIDER (174), *Discocephala* HATSCHKE (25).

II. Historische Übersicht der Literatur.

Wie wir schon bei der historischen Übersicht über die Untersuchungen der Organisation von *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* erfahren haben, herrschen in betreff ihrer Stellung innerhalb des Systems und ihrer phylogenetischen Beziehungen unter den Forschern große Meinungsverschiedenheiten, und es lassen sich kaum 2 nennen, die hinsichtlich ihrer Verwandtschaftsbeziehungen völlig einer Ansicht wären.

Wie schon erwähnt, rechneten die ersten Forscher *Rhabdopleura* zu den Bryozoen: SARS (162) als „a new type of Polyzoa“, ALLMAN (1, 3) als Vertreter einer besondern Unterklasse davon: „Polyzoa Aspidophora“. RAY LANKESTER, der sie zunächst mit den Lamelli-branchiaten zusammenbrachte (90), zählte sie später auch zu den Bryozoen (91) als eigne Unterklasse unter der Benennung Pterobranchia. Er zerlegt die Mollusken in 2 Gruppen, die eigentlichen Mollusken oder Eucephala und die Lipocephala. Die Klassifikation drückt er in folgender Tabelle aus [RAY LANKESTER (91)]:

Mollusca.

- a) Eucephala
- b) Lipocephala

I. Tentaculibranchia (= Bryozoa).	{	<ul style="list-style-type: none"> a. Holobranchia <ul style="list-style-type: none"> a) Ectoprocta b) Entoprocta b. Pterobranchia <ul style="list-style-type: none"> Podostoma (<i>Rhabdopleura</i>).
--------------------------------------	---	---

II. Spirobranchia
(= Brachiopoda).

III. Lamellibranchia.

HINCKS (73) vereinigt nach dem Vorgange RAY LANKESTER'S *Rhabdopleura* als „Pterobranchia Podostoma“ mit den Bryozoen.

Die Sonderstellung von *Rhabdopleura* innerhalb der Bryozoen wurde vollkommen nur von JULLIEN (85) in Abrede gestellt, zum Teil von CONTE u. VANEX (31, 32); nach JULLIEN ist sie der einzige bekannte marine Repräsentant der Gruppe der Lophopoda. EHLERS (43) machte den Vorschlag, eine besondere Klasse der Brachyscolecida aufzustellen, die in 3 Gruppen zerfallen sollte:

1. Brachyscolecida tentaculata (oder die ehemaligen Ectoprocta).
2. Brachyscolecida cirrata (= Endoprocta).

3. Brachyscolecida branchiata (*Rhabdopleura* + *Cephalodiscus*).

Diese Klasse steht nach EHLERS in Verwandtschaftsbeziehungen zu den Gephyreen. Alle von ihm zugunsten der Verwandtschaft des *Cephalodiscus* mit den Endoprocten vorgebrachten Argumente stützen sich indes auf eine ganz falsche Vorstellung von der Organisation des *Cephalodiscus* selbst.

Angezweifelt wurde die Zugehörigkeit der Pterobranchier zu den Bryozoen von BARROIS (6) und von HARMER (67).

M'INTOSH hat zuerst *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* zu einer den Bryozoen nahestehenden Gruppe vereinigt (110, 111) und mit HARMER die Verwandtschaft beider Formen mit den Enteropneusten und zum Teil auch mit den Phoronideen anerkannt (114). Seitdem wurde die Stellung beider Formen im System in ein ganz anderes Licht gestellt als früher, ohne indes an Bestimmtheit zu gewinnen.

Eine ganze Reihe von Forschern bringt die Pterobranchier mit den Enteropneusten und durch ihre Vermittlung mit den Chordaten zusammen. Für ihre Verwandtschaft mit den Chordaten ist zuerst MASTERMAN eingetreten (119, 120, 125, 126), der, wie schon zu wiederholten Malen erwähnt worden ist, einen besondern Typus der Diplochorda aufgestellt hat, der 3 Klassen: Phoronidea, Rhabdopleurida und Cephalodiscida, in sich begreift.

Die systematischen Beziehungen der Diplochorden zu den übrigen Chordaten stellt er folgendermaßen dar (119, 120):

Chordata	{	1. Archichorda	{	I. Diplochorda
				II. Hemichorda (Enteropneusta)
		2. Euchorda	{	I. Urochorda (Tunicata)
				II. Cephalochorda (Amphioxus)
				III. Holochorda (Vertebrata)

Dieser Klassifikation liegt also der Bau und der Ursprung der Chorda dorsalis zugrunde, und die „Archichorda“ bilden somit einen Teil des Typus der Chordaten. Andererseits vereinigt MASTERMAN unter der Bezeichnung Archicoelomata (122) die Archichorden zu einer Gruppe auch mit den Echinodermen, Chätognathen, Brachiopoden, Ectoprocten, Sipunculiden, Entoprocten (?) und Rotiferen (?). Diese Gruppe führt ihren Ursprung auf Actinotrocha-ähnliche Formen zurück.

An die Stelle dieser Klassifikation hat er in jüngster Zeit eine andere gesetzt (118), die nicht auf dem Bau der Chorda, sondern auf der Zahl der Cölomsegmente beruht:

1. Trimetamera. a) Diplochorda
b) Hemichorda
2. Polymetamera. a) Urochorda
b) Cephalochorda
c) Holochorda.

Im Gegensatz zu MASTERMAN legte WILLEY der Systematik der Chordaten als Kriterium das Vorhandensein und den Bau der Kiemenspalten zugrunde (196) und stellte den Typus der Branchiotremata auf, der nach seiner Auffassung aus 3 Gruppen besteht:

- | | | | |
|-----------------|---|------------------|------------------|
| Branchiotremata | { | 1. Hemichorda | a) Pterobranchia |
| | | | b) Enteropneusta |
| | | 2. Protochorda | a) Urochorda |
| | | b) Cephalochorda | |
| | | 3. Vertebrata | |

SCHIMKEWITSCH hatte ursprünglich seiner Klassifikation der Metazoa den Bau des Nervensystems und die Anzahl der Segmente zugrunde gelegt. Bis zu den Untersuchungen FOWLER's zählte er *Rhabdopleura* zu den nicht segmentierten Würmern (Helminthozoa s. Vermes inarticulata, 170), wohin er auch die Sipunculiden, Phoroniden und Bryozoen verwies.

Im Jahre 1892 (171) stellte er 3 neue Typen von Metazoa auf:

1. den Typus der Triarticulata; Brachiopoda und Chaetognatha.
2. den Typus der Tentaculata; Echinodermata, Sipunculidae, Phoronidea, Bryozoa und Rhabdopleura.
3. den Typus der Notoneura (s. auch 170); Chordata und Enteropneusta.

Die letzteren zerfallen in Enteropneusta monobranchiata (*Cephalodiscus*) und in Enteropneusta polybranchiata (oder eigentliche Enteropneusta).

Im Jahre 1906 (173) unterscheidet er unter den „Würmern“ mit sekundärer Leibeshöhle 4 Gruppen:

1. Formen mit ungegliedertem Cölom (oder einem Segment): Sipunculidae und Nematomorpha.
2. Triarticulata (oder Trimetamera MASTERMAN's): Enteropneusta, Pterobranchia, Brachiopoda, Chaetognatha, Phoronidea und Bryozoa.
3. Formen mit wenigen Segmenten: *Dinophilus*.
4. Formen mit vielen Segmenten: Annelida.

DELAGE vereinigte einerseits die Vermiformia (Phoronidea), andererseits die Pterobranchia zu einer Klasse „Axobranchia“ als eine der Klassen des von ihm neu geschaffenen Typus der „Vermidiens“, zu dem bekanntlich (40) auch noch die Gephyreen, Bryozoen, Trochelminthen (Rotatorien + Gastrotrichen), Kinorhynchen, Chätognathen und Brachiopoden gehören.

Bei der Beschreibung der „Procordés“ (41) macht DELAGE auf die unzweifelhafte Verwandtschaft seiner Axobranchia mit den Enteropneusten und *Amphioxus* aufmerksam.

KEMNA (86) leitet die Chordaten unmittelbar von *Cephalodiscus* ab.

Unter den Forschern, die die Pterobranchia mit den Enteropneusten zu einer Gruppe der Hemichordata vereinigt haben, die als Vorfahren der Chordaten (Euchordata) zu gelten haben, gebührt der erste Platz FOWLER (45). HARMER stellt in seiner letzten Arbeit über die Pterobranchia der Siboga-Expedition (67) die Pterobranchia in nahe Verwandtschaftsbeziehungen zu den Enteropneusten einerseits und zu den Phoroniden, Chordaten und Echinodermen andererseits. Jede Beziehung der Pterobranchier zu den Bryozoen weist er zurück.

Unter den Lehrbüchern, in denen die Gruppe der Hemichordaten (Enteropneusten + Pterobranchier) aufrechterhalten wird, mag das von PARKER u. HASWELL (144) oder die „Cambridge Natural History“ [HARMER (66)] genannt sein.

Die Mehrzahl der aufgezählten Forscher, die einen Zusammenhang der Pterobranchier mit den Chordaten einräumen, halten die Verwandtschaft der Pterobranchier mit den Enteropneusten für zweifellos (FOWLER, HARMER, M'INTOSH, MASTERMAN, SCHIMKEWITSCH, VAN WIJHE, WILLEY).

Abgesehen von den Beziehungen der Pterobranchier zu den Chordaten und den Enteropneusten, vergleichen manche Forscher sie nur mit den letztern, indem sie ihre Beziehungen zu den Chordaten beiseite lassen oder selbst gänzlich in Abrede stellen. So sind MENON (135) und MORGAN (137) der Ansicht, die Pterobranchier seien die unmittelbaren Vorfahren der Enteropneusten, wobei *Rhabdopleura* primitiver wäre als *Cephalodiscus*. LANG (89) gliedert in seinem Lehrbuche *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* als „Anhang“ den Enteropneusten an, indem er ihre Verwandtschaft mit den Chordaten leugnet. Ebenso als „Anhang“ der Enteropneusten fassen die Pterobranchier KORSCHOLT u. HEIDER (87) auf sowie HERTWIG (76) in seinem Lehrbuche, ohne wegen mangelnder Kenntnis ihrer Organisation die Verwandtschaftsbeziehungen beider Gruppen genauer

aufzuklären. Nach ZIEGLER (208) vermitteln *Rhabdopleura* und *Cephalodiscus* den Übergang von den Prosopygiern LANG'S (Sipunculidae, *Phoronis*, Bryozoa, Brachiopoda) zu den Enteropneusten. In der neuesten Auflage des Lehrbuches der Zoologie von CLAUS-GROBBEN (25) sind die Pterobranchier unter der Benennung „Discophora“ mit den „Balanophora“ oder Enteropneusta zur Gruppe der Ambulacraria vereinigt.

Bekanntlich kann man die Enteropneusten auch mit den Echinodermen in verwandtschaftliche Beziehungen bringen. Von der Ansicht ausgehend, die Pterobranchier könne man als die Ahnen der Enteropneusten auffassen, haben einige Forscher versucht, auch die Pterobranchier mit den Echinodermen zu vergleichen oder, genauer ausgedrückt, mit deren bilateral-symmetrischer Ausgangsform — Dipleurula.

So ist MASTERMAN (123), freilich erfolglos, bemüht gewesen, die Diplochorden oder Pleurochorden bei den Larven der Echinodermen nachzuweisen.

BATHER (12, 13) vergleicht Actinotrocha und *Cephalodiscus* mit der Dipleurula, der Ausgangsform aller Echinodermen.

MCBRIDE (101) vereinigt unter dem Namen „Protoceolomata“ die Echinodermen, die Enteropneusten und die Phoroniden zu einer Gruppe.

In der letzten Auflage des Lehrbuches von CLAUS-GROBBEN wird ein Typus der „Ambulacraria“ aufgestellt, der aus folgenden Gruppen zusammengefaßt ist:

$$\text{Ambulacraria} \left\{ \begin{array}{l} \text{Echinodermata} \\ \text{Enteropneusta} \end{array} \right\} \left\{ \begin{array}{l} \text{Balanocephala (Enteropneusta)} \\ \text{Discocephala (Pterobranchia)}. \end{array} \right.$$

Wenn die Verwandtschaft der Pterobranchier mit den Enteropneusten es gestattet, sie mit den Echinodermen und Chordaten zu vergleichen, so dient ihre Teilung in 3 Segmente (Trimetamerie) als Grundlage für ihre Vergleichung mit Formen, die eine geringe Anzahl von Segmenten haben, mit den Phoroniden, Brachiopoden, Chätognathen und Bryozoen, wie es auch aus einigen der oben besprochenen Beziehungen hervorgeht (DELAGE, RAY LANKESTER, MASTERMAN, SCHIMKEWITSCH).

RAY LANKESTER (93) z. B. hat vorgeschlagen, einen besondern Typus von Tieren, *Poda xonia*, zu bilden, und zwar aus folgenden Gruppen:
a) Sipunculidae.

b) Brachiopoda.

c) Bryozoa.

1. Vermiformia (*Phoronis*).

2. Pterobranchia (*Rhabdopleura*+*Cephalodiscus*).

3. Eupolyzoa (Ectoprocta+Endoprocta).

Wir haben gesehen, daß auch HARMER (67) eine Verwandtschaft der Pterobranchier sowohl mit den Phoroniden als auch mit den Brachiopoden annimmt.

In jüngerer Zeit hat LEBEDINSKY (96) neue Angaben in betreff der Beziehungen der Pterobranchier beigebracht, auf Grund deren eine Verwandtschaft der Endoproeten mit *Cephalodiscus* wahrscheinlich sei.

Schon im Jahre 1872 hat ALLMAN (2) auf die Ähnlichkeit zwischen dem Gesamtbau der Kolonien von *Rhabdopleura* und denen der Graptolithen aufmerksam gemacht, doch konnte dieses Verhältnis nicht in überzeugender Weise dargetan werden, da man zu jener Zeit die Organisation von *Rhabdopleura* noch nicht genügend kannte, und die Mehrzahl der Paläontologen lehnten diese Hypothese ab. Meine Untersuchungen (167) können nur als Bestätigung der Ansicht ALLMAN's dienen, wonach die Graptolithen eine den Pterobranchiern verwandte Gruppe bilden.

Aus dieser kurzen Übersicht geht hervor, wie weit die Anschauungen in betreff der Stellung der Pterobranchier im zoologischen System auseinander gehen und wie mannigfaltig ihre Verwandtschaftsbeziehungen sind. Man hat sie mit den allerverschiedensten Gruppen des Tierreichs, die auf den ersten Blick nichts miteinander gemein haben, in Zusammenhang betrachtet oder tut es noch: mit den Bryozoen, den Brachiopoden, den Chätognathen, den Enteropneusten, den Rotatorien, den Gephyreen, den Echinodermen, den Graptolithen, den Chordaten, den Phoroniden, endlich sogar mit *Echinoderes* und den Lamellibranchiaten! Sehr viele von den angeführten Gruppierungen waren auf zu unvollständige Angaben in betreff der Organisation der Pterobranchier, namentlich von *Rhabdopleura*, gestützt. Angaben, die sich in der Folge sogar als ganz irrig erwiesen haben. Die meisten von ihnen haben daher gegenwärtig nur noch historische Bedeutung. Was die übrigen betrifft, muß man in Anbetracht der Meinungsverschiedenheiten, bevor man ihnen einen Platz innerhalb des zoologischen Systems anweist, alle Züge der Übereinstimmung

und der Abweichung zwischen den Pterobranchiern und den Gruppen, mit denen sie in verwandtschaftliche Beziehungen gebracht werden können, im einzelnen einer Prüfung unterziehen.

Da embryologische Angaben hinsichtlich der Pterobranchier fast vollständig fehlen¹⁾, muß man sich ausschließlich auf anatomische beschränken. Als ein gewisser Ersatz für die fehlenden embryologischen Angaben können die Resultate gelten, die uns durch das Studium der Knospung der Pterobranchier geliefert werden.

Bei der Frage der Vergleichung der Pterobranchier mit anderen Gruppen der Metazoen (wenn wir die Graptolithen beiseite lassen) gebührt der erste Platz den Enteropneusten, durch deren Vermittlung wir jene von der einen Seite mit den Chordaten, von der anderen mit den Echinodermen vergleichen können. An zweiter Stelle folgen die oligomeren Formen, wie die Phoroniden, die Bryozoen und die Brachiopoden.

III. Die Pterobranchier und die Enteropneusten.

Die meisten Forscher haben auf die große Ähnlichkeit in der Organisation der Pterobranchier und der Enteropneusten aufmerksam gemacht, und bei meinen Untersuchungen habe ich sie in allen Punkten bestätigt gefunden, was ich auch schon in all meinen Vorberichten betont habe (164, 165, 166, auch 168). Daher kann ich es hier bei einer bloßen Aufzählung der übereinstimmenden und der differierenden Merkmale beider Gruppen bewenden lassen.

Gemeinsam haben die Pterobranchier und die Enteropneusten folgende Eigenschaften:

1. Die Teilung des Körpers in 3 Segmente, das Kopfschild oder den Rüssel, die Halsregion oder den Kragen und den Rumpf, von denen die erste am schärfsten gegen die übrigen abgegrenzt ist. Der ventral angeordnete Mund befindet sich am 2., der After am 3. Abschnitte.

2. Die entsprechende Teilung des Cöloms in 3 Abteilungen — eine unpaarige im 1. Segment und paarige in den beiden übrigen Segmenten.

3. Das unpaarige Cölom des 1. Segments öffnet sich nach außen durch 2²⁾ Dorsalporen.

1) Siehe nur HARMER (67) und ANDERSSON.

2) Bei den Pterobranchiern und *Harrimania*, bei den übrigen Enteropneusten durch eine linke.

4. Die Cölome des 2. Segments öffnen sich nach außen durch ein Paar seitliche Poren, die Kragensporen oder Halsregionporen. Bei *Rhabdopleura* erscheinen die Kanäle als typische Nephridien.

5. Die Cölome des 3. Segments haben keine Verbindung nach außen, und die darin enthaltenen Höhlen der Genitalorgane kommunizieren nicht mit der Körperhöhle.

6. Das Vorhandensein einer Notochorda oder eines unpaarigen vorwärts nach dem 1. Segment gerichteten Auswuchses der Ösophaguswand. In den meisten Fällen ist er hohl, mit einem Axialkanal versehen, der sich in die Mundhöhle öffnet. Der distale Teil der Notochorda tritt weder bei den Enteropneusten noch bei den Pterobranchiern in Berührung mit der Körperwand.

7. Die Existenz einer Herzblase oder eines Pericardialsackes, des differenzierten rechten Cöloms des 1. Segments [in betreff des cölomatischen Ursprungs der Herzblase bei den Enteropneusten s. MORGAN (137) und DAWYDOFF (36, 37)], der in unmittelbarer Berührung mit der Notochorda steht und zwar mit ihrem ventralen (*Rhabdopleura*, Knospen von *Cephalodiscus dodecalophus*), terminalen (Knospen von *Rhabdopleura*) oder dorsalen Teil (*Cephalodiscus*, Enteropneusten).

8. Die Entwicklung des Herzens auf dem Wege der Invagination der innern, der Notochorda zugekehrten Herzblasenwand.

9. Das Vorhandensein von Kiemenspalten im Ösophagus.

10. Die Lage des Zentralnervensystem in der Dorsalwand des 2. Segments.

11. Der allgemeine Aufbau des peripherischen Nervensystems aus einem dorsalen Hinternerven, zwei Lateralnerven, die sich an der Ventralseite des 3. Segments zu einem medianen Ventralnerven vereinigen. Außerdem entspricht der vordere Ringnerv der Enteropneusten dem vordern Dorsalnerven der Pterobranchier. Hierher gehört auch vielleicht die Entstehung des Zentralnervensystems bei beiden Gruppen durch Invagination (? bei Pterobranchiern) der Epithelialzellen der Dorsalwand des 2. Segments, wobei sein Zusammenhang mit dem Epithel stets erhalten bleibt.

12. Die allgemeine Verteilung der Hauptgefäße des Gefäßsystems, das mit dem Herzen in Verbindung steht.

13. Die Lage der Genitalorgane im 3. Segment.

14. Der kontraktile Stiel der Pterobranchier entspricht einem ähnlichen ventralen Auswuchse am Rumpfe der Larven von *Balanoglossus kowalevskii* [BATESON (9)].¹⁾

1) Das Vorhandensein des Rudiments des kontraktilen Stiels bei den

Unter den sekundären Ähnlichkeitsmerkmalen in der Organisation beider Gruppen kann man noch die Existenz von nach vorn nach der Mundspalte gerichteten Vorsprüngen des Rumpfcöloms bei den Pterobranchiern hervorheben, die den perihämalen und perilymphatischen Fortsätzen des Rumpfcöloms einiger Enteropneusten entsprechen (*Ptychodera*, *Schizocardium*). Abgesehen davon gibt es bei *Ptychodera*, ähnlich wie bei *Cephalodiscus dodccalophus*, im Rumpfcölom seitliche Mesenterien. Endlich treten die ersten Anlagen der Gonaden an den Knospen von *Cephalodiscus* unabhängig von den Knospenwänden in Gestalt eines Komplexes von Peritonealepithelzellen auf. Ebenso unabhängig vom äußern Rumpfepithel zeigen sich die Gonaden auch bei den Enteropneusten. Bei den Enteropneusten finden sich ähnlich wie die Sinus der Ovarien von *Cephalodiscus* auch solche um die Gonaden her.

Die Verschiedenheiten in der Organisation beider Gruppen sind relativ unbedeutend. Die meisten von ihnen lassen sich auf die höhere Entwicklungsstufe der Enteropneusten im Vergleich mit den Pterobranchiern und auf die infolgedessen bei ihnen in verstärktem Maße erfolgende Ausbildung jedes Organs zurückführen oder auf ihre freie Lebensweise im Gegensatze zur festsitzenden der Pterobranchier.

Zu diesen Unterscheidungsmerkmalen gehören:

1. Der geradlinige Verlauf des Darmkanals bei den Enteropneusten im Gegensatze zum V-förmig gebogenen bei den Pterobranchiern. Dieser Unterschied kann nicht als tiefgreifend betrachtet werden, da der After bei beiden im 3. Segment und ebenso der Mund ventral im 2. liegt. Folglich ist die allgemeine Lage des Darmkanals in Beziehung zu den Segmenten bei beiden Gruppen gleich. Da das 3. Segment bei den Enteropneusten gestreckt ist und nicht kurz und eiförmig wie bei den Pterobranchiern, so hat er bei den erstern leicht an das Hinterende des Körpers verlegt werden können. Infolge dieser Streckung tritt auch seine Teilung in Ösophagus, Magen, Mittel- und Enddarm bei den Enteropneusten nicht so bestimmt hervor, wie es bei den Pterobranchiern der Fall ist.

2. Das Vorhandensein eines Lophophors bei den Pterobranchiern und sein Fehlen bei den Enteropneusten. Da der Lophophor im Grunde genommen nur ein Aggregat hohler Aus-

Larven von *Balanoglossus* ist eins der Hauptargumente gegen die Annahme, die Pterobranchier stellen infolge ihrer sedentären Lebensweise in der Reduktion begriffene Enteropneusten dar.

wüchse der Dorsalwand des 2. Segments darstellt und nicht ein besonderes differenziertes Körperorgan, so ist sein Besitz bei den Pterobranchiern lediglich als Resultat ihrer sedentären Lebensweise aufzufassen und kann also als Unterscheidungsmerkmal nicht schwer ins Gewicht fallen.

3. Zu der Zahl ähnlicher durch die freie Lebensweise der Enteropneusten hervorgerufener Erscheinungen gehört auch die schärfere Abgrenzung des ersten Segments bei ihnen und seine partielle Umwandlung in ein locomotorisches Organ, den Rüssel. Die Folge davon ist seine starke Ausdehnung in der Längsrichtung und eine entsprechende Modifikation seines Baues gewesen. Die Notochorda, die bei *Rhabdopleura* an der Vereinigungsstelle des Medianseptums des 2. Segments mit dem 1. Querseptum des Körpers noch ganz innerhalb des Cöloms des 2. Segments liegt, schiebt sich bei *Cephalodiscus* mit ihrer ganzen Ventralfläche in das Cölom des 1. Segments vor, befindet sich bei den Enteropneusten fast ganz in diesem und streckt sich bei manchen Arten, z. B. *Schizocardium*, sehr stark in die Länge. Auf denselben Grund ist auch die Lage der Herzblase im Rüssel der Enteropneusten im Gegensatze zu der im Kopfschilder der Pterobranchier zurückzuführen: sie liegt nicht an der Distalspitze der Notochorda, wie es bei *Cephalodiscus* der Fall ist, sondern an ihrer Dorsalseite.¹⁾ Den Beginn einer Streckung des 1. Segments in der Längsrichtung kann man indes auch bei einigen Pterobranchiern beobachten: die Basis des Kopfschildes von *Cephalodiscus gracilis* ist in ein langes Röhrchen, den „proboscis stalk“ HARMER'S (67), ausgezogen.

4. Die Verschiedenheit in der Anzahl und dem Bau der Kiemenspalten. Die Verschiedenheit im Bau der Kiemenspalten, ihre überaus komplizierte Gestalt bei den meisten Enteropneusten und ihre Einfachheit bei den Pterobranchiern hängt mit der höhern Organisationsstufe der Enteropneusten im Vergleich mit *Cephalodiscus* zusammen. Schon MASTERMAN (124) meinte, die Urform der Kiemenspalten habe die Gestalt eines Rinnenpaares gehabt, das längs der Wände der Mundhöhle vom Rande der Mundspalte bis zur Mitte des Ösophagus verlaufen wäre.²⁾ Eine solche Form haben

1) Was das Längsseptum betrifft, das längs der Notochorda der Enteropneusten verläuft, kann es entweder eine Neubildung zur Unterstützung jener sein oder der Rest eines Längsseptums des 1. Segments, der vor der Entstehung des Pericardiums darin bestanden hat.

2) Er bezeichnete sie als „oral and atrial grooves“ (119, 120).

wir bei *Rhabdopleura* vor uns. Auf dem Wege der Durchbrechung der Seitenwände des Ösophagus oder der Verwachsung der Rinnenränder wären aus diesen Rinnen die Kiemenspalten in der Art entstanden, wie wir sie bei *Cephalodiscus* erblicken. Zwischen den Kiemenrinnen von *Rhabdopleura* und den kompliziert gebauten Kiemenspalten von Enteropneusten besteht eine ganze Reihe allmählicher Übergänge:

1. ein Paar einfache Kiemenspalten bei *Cephalodiscus*,
2. das erste Paar einfacher Spalten bei den Larven von *Balanoglossus kowalewskii* [BATESON (9)],
3. die relativ einfach gestalteten Kiemenspalten von *Protobalanus koehleri* [CAULLERY u. MESNIL (24)],
4. endlich die zuerst von SCHIMKEWITSCH (169) entdeckten Poren hinter den Kiemenspalten von *Balanoglossus mereschkowskii*, die auch bei *Balanoglossus kowalewskii*, *Glandiceps hacksi* und *Gl. talaboti* und bei *Schizocardium brasiliense* [SPENGLER (186)] vorkommen und in ihrem Bau sehr den Kiemenspalten von *Cephalodiscus* gleichen.

Diese Beispiele gestatten es, den Entwicklungsgang der Kiemenspalten der *Ptychodera*- oder *Balanoglossus*-Arten aus den ersten Anlagen, den Kiemenrinnen von *Rhabdopleura*, zu verfolgen.

Der Unterschied in der Anzahl der Kiemenspalten hängt mit dem bei den Enteropneusten beginnenden Zerfall des 3. Segments zusammen. Hier erblicken wir den Übergang von der Trimetamerie zu einer höhern Zahl von Segmenten. Überdies erscheint bei den Larven von *Balanoglossus kowalewskii* zunächst nur ein Paar Kiemenspalten, die ihrer Lage und ihrer allgemeinen Gestaltung nach dem einen Paar bei *Cephalodiscus* völlig gleichen. Der Übergang von der Trimetamerie zur Polymerie kommt bei den Enteropneusten in der serialen Anordnung der Gonaden zum Ausdruck, deren Zahl die bei den Pterobranchiern übertrifft.

Wenn die höhere Organisationsstufe der Enteropneusten auch ihre Vereinigung mit den Pterobranchiern zu einer Klasse nicht zuläßt, so ist doch in jedem Falle der Unterschied im Bau der beiden Gruppen so geringfügig, daß keine Rede davon sein kann, ihnen eine verschiedene Stellung innerhalb des zoologischen Systems anzuweisen. Ferner zeigt die Existenz von Kiemenrinnen bei *Rhabdopleura*, nur eines Paares von Kiemenspalten bei *Cephalodiscus*, das Fehlen jeglicher Andeutung einer beginnenden Teilung des 3. Abschnittes in mehrere Segmente, die schwächere Entwicklung des Nervensystems, daß die Pterobranchier nicht vereinfachte Formen

der Enteropneusten sind, sondern primitive: die heutigen Enteropneusten repräsentieren die direkten Nachkommen der Ahnen der rezenten Pterobranchier.

IV. Die Pterobranchier und die Chordaten.

Alle Beziehungen zwischen den Pterobranchiern und den Chordaten beruhen, wie es schon aus der historischen Übersicht der Literatur hervorgeht, auf der Theorie der Abstammung der Chordaten von den Enteropneusten.

Es ist bekannt, daß diese Theorie in allgemeinen Zügen schon im Jahre 1874 von GEGENBAUR (49) und 1877 von HUXLEY (79) ausgesprochen worden ist: genauer formuliert hat sie aber erst im Jahre 1884 BATESON (7, 9, sowie auch 11), der den Vergleich zwischen den Chordaten und den Enteropneusten auf alle Hauptzüge ihrer Organisation ausdehnte. Unter den zahlreichen Anhängern der BATESON-Theorie, die sie weiter entwickelt und durch neue Beobachtungen ergänzt haben, seien folgende genannt¹⁾: SEDGWICK (178), McBRIDE (102, 105, 107), RAY LANKESTER (94), VAN WIJHE (192, 193), SCHIMKEWITCH (169, 170, 171), MORGAN (136, 137), KORSCHOLT u. HEIDER (87), RITTER (149, 150), MASTERMAN (119, 120), HAECKEL (60), DELAGE (41), HARMER (66, 67). Namentlich aber hat WILLEY in einer Reihe von Arbeiten (194—200) den Vergleich zwischen den Enteropneusten und den Chordaten bis in die feinsten Details durchgeführt, obgleich nicht immer ganz ungezwungen. Bekanntlich läßt sich die hypothetische Ausgangsform der Chordata oder die Gruppe der sog. Protochordata, wie wir sie uns auf Grund des Studiums der Tunicaten-Larven und der Entwicklung des Amphioxus vorstellen, auf den Gesamttypus der Trimetamerie zurückführen [McBRIDE (105); SCHULZ (176)]. Man kann sie also sowohl mit den Enteropneusten als auch mit den Pterobranchiern vergleichen. Dabei braucht man nur anzunehmen, daß sich das vordere Segment bei den Protochordaten stark reduziert habe und das hintere in mehrere neue Segmente zerfallen sei, wofür wir Beispiele in der serialen Anordnung der Gonaden und der Kiemenspalten bei den Enteropneusten und in der Entwicklung der hintern Segmente bei Amphioxus nach McBRIDE (105) besitzen.

Bei detaillierter Vergleichung der Pterobranchier mit den Protochordaten erweisen sich die Organisationszüge, aus denen sich eine

1) Eine Zusammensetzung aller Theorien hinsichtlich des Ursprungs der Chordata s. bei LÖNNBERG (99).

Verwandtschaft der Chordaten mit den Enteropneusten konstruieren läßt, als solche Merkmale, die die Chordaten den Pterobranchiern nahe bringen.

Zur Zahl solcher Merkmale gehören:

1. Die Kiemenspalten. Die Urform der Kiemenspalten der Chordaten können wir in den Kiemerinnen von *Rhabdopleura* erblicken. Deren Entwicklungsgang bis zu den komplizierten Kiemenspalten der Enteropneusta, folglich auch des Amphioxus, ist schon bei der Vergleichung der Pterobranchier mit den Enteropneusten besprochen worden.

2. Die Notochorda. Ob man die Chorda dorsalis mit der Notochorda der Enteropneusten vergleichen darf, ist bekanntlich noch eine streitige Frage [LANG (89), SPENGLER (186)], denn dabei könnte man jeden Vorsprung des Darmkanals für die Anlage einer solchen erklären. Im vorliegenden Falle darf man als homologe Gebilde nur solche Vorsprünge ansehen, die aus der endodermalen Partie des Darmkanals entstehen und ventral vom Zentralnervensystem liegen [EHLERS (42)]. Somit kann man streng genommen bei den Enteropneusten nur die „supraesophageal notochord“ von *Harrimania* [RITTER (150)] mit der Chorda dorsalis vergleichen.

Was die Pterobranchier betrifft, ist die Notochorda dieser Klasse, da sie den vordern Teil des Urdarms ausmacht, ein der Notochorda der Enteropneusten homologes Organ und kann auf Grund ihrer Entstehung aus dem Endoderm auch mit der Chorda dorsalis verglichen werden. Übrigens wird diese Frage sich erst dann endgültig lösen lassen, wenn wir mit der Embryologie der Pterobranchier ganz vertraut sind und wenn der Ursprung der Notochorda bei den Enteropneusten klar geworden ist. Wenn wir sie nun vor der Hand nur auf Grund dessen entscheiden, daß wir die Homologie der Notochorda und der Chorda dorsalis bei den Pterobranchiern, den Enteropneusten und den Protochordaten anerkennen, so werden wir auch zugeben müssen, daß sich die Notochorda, die bei den Pterobranchiern in ihrer primitivsten Form auftritt, bei *Harrimania*, bei den Protochordaten und besonders bei den Tunicaten in proximaler Richtung entwickelt habe, während das bei den höher stehenden Enteropneusten ausschließlich in distaler Richtung geschehen ist. Darauf läßt sich ihre so ungleichmäßige Entwicklung bei den Chordaten und bei den Enteropneusten zurückführen.¹⁾

1) Was die „Pygochorda“ WILLEY's (199, 200) betrifft, so ist die

3. Veränderungen an der Cölomen des 1. Segments. Im Vergleiche mit den Pterobranchiern und den Enteropneusten ist das 1. oder vordere Segment bei den Protochordaten stark reduziert. Nichtsdestoweniger ist es bei den Amphioxus-Larven noch deutlich in Gestalt eines unpaarigen vordern Cöloms bemerkbar [McBRIDE (105)]. Auf Grund der Untersuchungen von HATSCHKE (71), die von McBRIDE (107), VAN WILHE (193), zum Teil auch von LEGROS (98) [vgl. auch ZIEGLER (209)] bestätigt werden, bringt das vordere unpaarige Cölom (Rostralcölom, Fig. 2, Taf. 14b) durch Längsteilung 2 Bläschen hervor, ein rechtes (*Rc*) und ein linkes (*L.Ksc*). Das rechte bleibt geschlossen und wird reduziert, während das linke sich durch den linken Flimmerkanal nach außen öffnet (*L.Ksp* Fig. 3, Taf. 14b). Diese Umwandlungen des Cöloms des 1. Segments der Amphioxus-Larven kann man meines Erachtens mit denen der Cölome des Kopfschildes der Pterobranchier bei der Bildung des Pericardiums vergleichen. Ebenso kann man auch die oben beschriebenen Bläschen mit den Cölomen des 1. Segments der Enteropneusten vergleichen und zwar das rechte mit dem Pericardium, das linke mit dem Rüsselcölom und den linken Ausführungsgang (das Räderorgan oder das Nephridium HATSCHKE's) mit dem linken Rüsselporus (dem Nephridium).

4. Das Zentralnervensystem. Zwischen dem Zentralnervensystem der Pterobranchier und dem der Chordaten existiert eine ganze Reihe von Übergängen. Das Dorsalganglion des 1. Segments der Pterobranchier zeigt nur Spuren einer Invagination. Eine ebensolche Gestaltung wie das Ganglion der Pterobranchier offenbart auch der Dorsalstrang von *Balanoglossus mereschkowskii* [SCHIMKEWITSCH (169)]. Nur bei den höhern Enteropneusten kann man im Nervenstrange einen Zentralkanal beobachten, der sich infolge einer Invagination der Centralpartien des Nervengewebes bildet. Auf dem gleichen Wege entsteht auch das Nervenröhrchen von Amphioxus, das bekanntlich ursprünglich die Form eines flachen Blattes hat und sich erst später zu einem Röhrchen zusammenrollt.

WILLEY und BATESON zählen eine Menge von sekundären Merkmalen der Ähnlichkeit zwischen den Chordaten und Enteropneusten auf [BATESON (9, 10); WILLEY (199, 200)]. In manchen Fällen lassen sich diese Vergleiche auch auf die Pterobranchier ausdehnen. Hierher gehört z. B. die Asymmetrie der vordern Körperpartie der

Möglichkeit, sie mit der Chorda dorsalis zu vergleichen, mindestens zweifelhaft.

Amphioxus-Larven, die an die des Kopfschildes der *Rhabdopleura* erinnert, und ebenso die ausschließliche Lage der Gonaden in der rechten Hälfte des Rumpfes bei *Paramphioxus* HAECKEL, *Epigonichthys* PETERS, *Asymmetron* ANDREWS und *Heteropleuron* KIRKALDY, was auch bei *Rhabdopleura* der Fall ist. Außerdem kann man noch auf folgende den Pterobranchiern und den Chordaten gemeinsame Züge hinweisen: auf die Entstehungsweise des Herzens in den Knospen der Pterobranchier, auf den Beginn der Entwicklung des Endostyls im Ösophagus von *Cephalodiscus*, auf die Epibranchialfalte bei *Rhabdopleura*, auf die Seitenlippen (die Anlage von Epibranchialfalten?), auf die Analogie des Rostrums von Amphioxus mit dem Kopfschild usw.

KORSCHOLT u. HEIDER sprechen sich bei der Prüfung des Ursprungs der Chordaten zugunsten der Theorie ihrer Abstammung von den Enteropneusten aus. Nichtsdestoweniger sagen sie, BATESON'S Theorie könne uns noch keine endgültige Aufklärung über die Herkunft der Wirbeltiere von den Wirbellosen liefern, da ja die Enteropneusten selbst überaus isoliert inmitten der übrigen Invertebraten dastehen.

Wenn man der Theorie BATESON'S folgt, so sind, wie ich meine, die Pterobranchier gerade die Organismengruppe, die diese Kluft ausfüllt und die Enteropneusten, und somit auch die Chordaten, mit den übrigen Metazoen verknüpft.

V. Die Pterobranchier und die Echinodermen.

Die Theorie der Abstammung der Echinodermen von den Enteropneusten war ursprünglich nur auf die Ähnlichkeit ihrer Larven mit den Tornarien [METSCHNIKOFF (129, 130); BALFOUR (5); GOETTE (53)¹)] begründet und wurde erst 1881 von METSCHNIKOFF genauer formuliert, der die Enteropneusten mit den Echinodermen zu einer Gruppe „Ambulacralia“ vereinigte. Nach diesem ist sie von einer ganzen Reihe von Zoologen, wie GIARD (51), HALDEMAN (61), BURY (22), SPENGLER (186) usw. bestätigt und ergänzt worden.

Zum Ausgangspunkt beim Vergleiche beider Gruppen nehmen sie nicht die höhern Echinodermen, sondern die bilateral-symmetrische Urform.

Auf Grund des Studiums der fossilen Formen kann man in dem

1) Hinsichtlich ihrer Ähnlichkeit mit *Actinotrocha* vgl. GOETTE (52).

Fälle alle Echinodermen-Gruppen von den niedern paläozoischen Cystoideen oder den sog. Amphorideen [HAECKEL (58, 59); JAEKEL (82, 83)] und Carpoideen [JAEKEL (84)] ableiten, d. h. von Formen mit unverkennbar ausgeprägter bilateraler Symmetrie, wie z. B. *Aristocystis* oder *Mitrocystis*.¹⁾

Andererseits kann man auf Grund der Erforschung der Metamorphose der Echinodermen alle ihre Klassen von der Dipleurula herleiten [SEMOK (184); BÜTSCHLI (21); McBRIDE (106)], d. h. von ihrer bilateral-symmetrischen larvalen Ausgangsform mit deutlich ausgeprägter Trimetamerie [BATHER (12)].

Da aber, abgesehen vom Vorhandensein der bilateralen Symmetrie und eines ventralen Stieles, das Studium der Amphorideen, Carpoideen und Cystoideen uns keine weiteren Anhaltspunkte für die Ermittlung der Beziehungen zwischen den Echinodermen und den Pterobranchiern²⁾ zu liefern vermag, muß man die fossilen Gruppen beiseite lassen und sich an die Metamorphose der Echinodermen und an die Dipleurula halten. Hier finden wir bekanntlich Tatsachen, die bei der Beurteilung der phylogenetischen Beziehungen der Echinodermen von großer Wichtigkeit sind. Solche sind:

1. Das Vorhandensein zweier Hydrocöle bei vielen Echinodermen-Larven (*Asterias vulgaris*, Ophiuroideen und vielen Echinoideen), wobei sich bei den Larven von *Asterias vulgaris* beide Hydrocöle in kurzen Ausführungskanälen nach außen öffnen [FIELD (44)]. Hier handelt es sich folglich um 2 paarige Cölome, wobei sich beide Hälften des Cöloms des vordern Segments nach außen öffnen.

2. Die Entwicklung der Cölome bei *Asterina gibbosa* [LUDWIG (100); GOTO (55)]. An den Larven dieser Form unterscheidet man 2 Splanchnocöle, 2 Hydrocöle, ein rechtes und ein linkes [McBRIDE (101)], und das präorale unpaarige Cölom des sog. Larvalorgans. Aus diesem entwickelt sich einerseits der Hydroporus (die Anlage des Steinkanals), andererseits der Axialsinus. Hier erfährt der Zusammenhang zwischen dem linken Hydrocöl und dem Präoralcölom keine Unterbrechung, und ihr Ausführungsgang ist gemeinsam.

1) Diese Formen leitet HAECKEL unter anderm unmittelbar von solchen ab, die sowohl den Bryozoen als auch den Rotatorien nahe stehen, ohne zugleich die Verwandtschaft mit den Enteropneusten, den Tunicaten und den Vertebraten auszuschließen.

2) Es darf nicht übersehen werden, daß *Picurocystis* ein paar langer Arme besitzt, deren Lage und Form lebhaft an die Lophophore der Knospen von *Rhabdopleura* erinnert.

Somit haben wir bei den Larven von *Asterina gibbosa* 3 Segmente: das vordere mit einem unpaarigen Cöloin, das mittlere mit einem paarigen und das hintere auch mit einem paarigen Cöloin. Hier entwickelt sich nur der linke Ausführungskanal des 1. Segments, während der des linken Hydrocöls, d. h. des Cöloins des 2. Segments, unausgebildet bleibt.

In ähnlicher Weise vollzieht sich die Entwicklung der Cöloine der Ophiuroideen, nur ist das Präoralcöloin bei ihnen nicht so kräftig ausgebildet wie bei *Asterina gibbosa* [DELAGÉ (39)].

3. Die Entwicklung der Cöloine bei der Larve von *Antedon*. Die Larve von *Antedon* [BURY (22); SEELIGER (180)] hat 2 Splanchnocöle, 2 Hydrocöle und eine vordere oder parietale Blase, die sich durch einen Hydroporus nach außen öffnet. Bei der fernern Entwicklung entsteht aus dem linken Hydrocöl noch ein Auswuchs (der Ausführungskanal des Hydrocöls), der sich nicht nach außen öffnet, sondern mit der Parietalblase in Verbindung tritt, sodaß die Höhlung des Hydrocöls nur vermittelt des Hydroporus mit der Außenwelt kommuniziert. Folglich sind hier 3 Segmente vorhanden: ein vorderes mit unpaarigem Cöloin, ein mittleres und ein hinteres mit paarigen Cöloinen. Im Cöloin des Vordersegments bildet sich der linke Ausführungsgang und ein ebensolcher auch in der linken Cöloinhälfte des 2. Segments.

4. Die Entwicklung der Cöloine bei den Larven der Echinoideen [THÉEL (187)]. Die Larven der Echinoideen besitzen 2 Splanchnocöle und 2 vordere Präoralcöloine, von denen sich das linke Hydrocöl und das linke Präoralcöloin durch Ausführungsgänge nach außen öffnen. Hier haben wir es also mit 3 Segmenten zu tun, die alle paarige Cöloine enthalten. Einen Ausführungskanal haben nur die linken Cöloine des 1. und des 2. Segments.

5. Die Entstehung des Steinkanals. Er bildet sich bekanntlich ganz oder zum Teil aus dem Hydroporus oder Ausführungskanal des 1. oder des 2. Segments. Sowohl in einem wie im andern Falle kann man ihn als eine Modifikation eines von den linken Ausführungsgängen der Cöloine auffassen. Diese Kanäle sind homolog mit dem Ausführungskanal des Rüssels oder des Kragens der Enteropneusten, die ihrerseits als modifizierte Nephridien betrachtet werden können. Wenn man sich also auch nicht darin mit P. und F. SARRASIN (161) einverstanden erklären kann, daß das ganze Ambulacralsystem ein modifiziertes Nephridium sei, läßt sich das hinsichtlich des Steinkanals doch nicht in Abrede stellen.

Hier scheinen wir es, wie HARTOG (68) meint, mit einer Modifikation des Nephridienkanals zu tun zu haben, der seinen Trichter eingebüßt hat.

Gehen wir nun zur Organisation der Dipleurula über, wie sie sich uns auf Grund der Vermutungen von BATHER (12) darstellt, so wird es nach den oben besprochenen Tatsachen klar, daß ihre Trimetamerie mit der der Pterobranchier unmittelbar verglichen werden kann. Allein in vollem Umfange kann man das von BATHER (12, 13) aufgestellte Schema kaum akzeptieren, sondern man muß einen Vorbehalt machen. Es handelt sich darum, daß die Cölome des 1. und des 2. Segments bei *Antedon* (die Parietalblase und das Hydrocöl) und bei den Larven der Echinoideen ursprünglich völlig voneinander isoliert sind und erst bei der weitem Entwicklung miteinander in Verbindung treten. Deshalb muß auch die Trimetamerie eine vollständige sein: die Hydrocöle können nicht als blinde Fortsätze der vordern Cölome oder als hintere Vorsprünge der 1. Querwand, als „offene Diaphragmasäcke“ aufgefaßt werden, wie MEYER (133) es tat, sondern als selbständige Cölome des 2. Segments, die entsprechende Ausführungsgänge besitzen (solche Kanäle sind sowohl bei den Larven von *Asterias vulgaris* als auch zum Teil bei *Antedon* beobachtet worden).

Nach all dem oben Gesagten ist es leicht, sich vorzustellen, worauf die Ähnlichkeit zwischen Pterobranchiern und Echinodermen beruht. Es sind:

Die bei beiden vorhandene Trimetamerie (die beiden 1. Segmente sind freilich bei den Echinodermen stark reduziert). Das unpaarige Cölom der Larvalorgane von *Asterina gibbosa*, die Parietalblase der Larven von *Antedon*, die Präoralecölome der Larven der Echinoideen und das Cölom des Kopfschildes der Pterobranchier: die beiden Hydrocöle mit Ausführungsgängen bei *Asterias vulgaris*, die Hydrocöle bei *Asterina gibbosa* und *Antedon* mit einem linken Ausführungskanal — und die Cölome der Halspartie mit entsprechenden Kanälen oder Nephridien der Pterobranchier: die beiden Splanchnocöle, in denen bei weiterer Entwicklung die Gonaden lagern — und die Rumpfcölome der Pterobranchier, hier wie dort ohne Kommunikation mit der Außenwelt.

Die starke Reduktion der Vordersegmente, namentlich ihrer rechten Hälften, bei den Echinodermen ist darauf zurückzuführen, daß beim Übergange von der freien zur sesshaften Lebensweise die Anheftung vermittelt der rechten Seite des Vorderkörpers geschah [BÜTSCHLI (21)]. Das präorale (larvale) Organ von *Asterina*

gibbosa und den Stiel der Crinoideen kann man in dieser Hinsicht mit dem Vordersegment (dem Kopfschild) der Pterobranchier vergleichen. Ein in seiner äußern Form sehr lebhaft an das Larvalorgan von *Asterina gibbosa* erinnerndes Organ hat HARMER (67, tab. 14, fig. 200) bei den Larven von *Cephalodiscus lewinsi* beobachtet.

Der Ursprung des Ambulacralsystems der Echinodermen aus dem linken Hydrocöl gestattet einen Vergleich zwischen dessen Stämmen und Füßchen und den Tentakeln des Lophophors der Pterobranchier.¹⁾ In dieser Beziehung entspricht der Steinkanal dem linken Halsregionkanal von *Cephalodiscus* oder dem linken Nephridium von *Rhabdopleura* und die Höhlung des linken Hydrocöls (d. h. die des Ambulacralsystems) dem linken Cölom der Halsregion. Hierbei darf man die Übereinstimmung in der Gestalt des Ambulacralsystems mit der des Halscöloms der Pterobranchier, das bei *Rhabdopleura* hufeisenförmig ist und bei *Cephalodiscus* die vordere Partie des Ösophagus ringförmig umfaßt, nicht übersehen.

Die abweichenden Funktionen des Steinkanals und der Nephridien können der Homologie dieser Organe nicht im Wege stehen. Der linke Kanal des Rüssels der Enteropneusten übt im Grunde genommen dieselben Funktionen aus wie auch der Steinkanal, denn er besitzt die Fähigkeit, durch seine Ausdehnung Wasser in das Rüsselcölom zu pumpen und bei seiner Zusammenziehung es wieder auszustößen. Indes entspricht er einem von den Dorsalkanälen des Kopfschildes der Pterobranchier, während die Dorsalkanäle von *Rhabdopleura* schon innere Erweiterungen ähnlich den Trichtern der Nephridien besitzen. Somit kann man den linken Kanal des Rüssels der Enteropneusten als modifiziertes Nephridium auffassen.

Endlich fällt die Gesamtorganisation der Dipleurula ihrerseits fast völlig mit der der Pterobranchier, im speziellen mit der von *Rhabdopleura*, zusammen.

Unter den sekundären Merkmalen, die den Pterobranchiern und den Echinodermen gemeinsam sind, kann man noch z. B. die Asymmetrie der Organisation von *Rhabdopleura* oder die gleiche Lage der Genitalorgane im Cölom des 3. Segments erwähnen.

Somit dürfen wir die Pterobranchier als die direkten Abköm-

1) Diese Ähnlichkeit ist in allgemeinen Zügen schon von LANG (89) hervorgehoben worden.

linge der Gruppe von Organismen betrachten, von der auch sowohl die Enteropneusten (und Chordaten) als auch die Echinodermen abstammen. Man braucht nur anzunehmen, daß das 1. Segment und die rechte Hälfte des 2. bei den Echinodermen infolge der Anheftung der vordern Körperpartie mit der rechten Seite (mit den rechten Fühlern des Lophophors?) einer starken Reduktion verfallen sind, daß die linke Hälfte des 2. Segments das Ambulacralsystem hervorgebracht hat und daß nur das 3. Segment zu voller Ausbildung gelangt ist. Es legt aber noch keinerlei Anzeichen für eine Teilung in eine größere Zahl von Segmenten an den Tag, wie es bei den Enteropneusten der Fall ist.

Die Möglichkeit der Herkunft der Echinodermen aus einer gemeinsamen Wurzel mit den Chordaten ist schon von vielen frühern Forschern erkannt worden, wie z. B. GARSTANG (47), MASTERMAN (120), McBRIDE (106), HARMER (67), SCHIMKEWITSCH (171), HÉROUARD (77), VAN WLIJHE (192).

VI. Die Pterobranchier und die Phoroniden.

Nächst den Enteropneusten ist am häufigsten die Verwandtschaft der Pterobranchier mit *Phoronis* behauptet worden. Ungeachtet der umfangreichen Literatur dürfen wir jedoch unsere Kenntnisse in betreff der Organisation von *Phoronis* sowohl als auch von ihrer Larve *Actinotrocha* noch nicht als befriedigend bezeichnen.

Ich werde hier nicht alle strittigen Punkte in der Organisation von *Actinotrocha* betrachten, wie die Zahl der Segmente, den Bau der Nephridien, das Vorhandensein der „proboscis pores“ MASTERMAN'S oder der Notochorda, die Bedeutung der ventralen vacuolisierten Blindtaschen des Magens usw. Alles was bis jetzt über die Organisation von *Actinotrocha* bekannt ist, spricht für die frühere Anschauung HATSCHEK'S (72), wonach sie eine Modifikation der Trochophora darstellt [SCHULZ (177)]. Zu gunsten dieser Auffassung läßt sich das Vorhandensein der Scheitelplatte, des Perianalwimpperringes, des Präoralappens, der Protonephridien, des Blastocöls oder der primären Leibeshöhle in der vordern Körperpartie sowie die Lage der Cölome in der hintern anführen [SCHEPOTIEFF (168)].

Alle diese Merkmale sprechen entschieden gegen die Zulässigkeit des Vergleichs zwischen *Actinotrocha* und den Pterobranchiern (und den Enteropneusten), die überhaupt nur auf Grund der Angaben MASTERMAN'S möglich erscheinen konnte. Bekanntlich er-

regten die Arbeiten MASTERMAN'S (115, 119, 125, 128) große Aufmerksamkeit und erweckten das Interesse für Actinotrocha, die in der Folge von einer Reihe Forscher studiert worden ist, wie IKEDA (81), MENON (134), GOODRICH (56), SÉLYS LONGCHAMPS (181, 183), SCHULZ (177). Dadurch wurde eine lebhaft Polemik hervorgerufen, die damit zum Abschluß gelangte, daß fast alle Behauptungen MASTERMAN'S widerlegt wurden.

Das einzige beiden Gruppen gemeinsame Merkmal sind die nach einem übereinstimmenden Plane angeordneten Tentakel, ferner vielleicht noch die ventralen vacuolisierten Blindtaschen. Der seiner Lage und der Zahl der Einzeltentakel nach bei den verschiedenen Actinotrochen-Arten so mannigfaltig gestaltete Tentakelring entspricht zum Teil im allgemeinen den Typus des Lophophors der Pterobranchier: die Tentakel stellen hohle Ausstülpungen der Körperwand dar, in die außer der Fortsetzung des Blastocöls bis zu ihrer halben Länge auch noch Ausstülpungen des Halsregioncöloms (vorderes Cöloin, *He* Fig. 1, Taf. 14b) eindringen (*Tc*). Das Haupthindernis für die Vergleichung der so viel besprochenen vordern vacuolisierten Blindtaschen des Magens, die MASTERMAN als „Diplochorda“ oder „Pleurochorda“ bezeichnete (117 etc.), mit den Rudimenten der Kiemenspalten [WILLEY (195, 196)] besteht darin, daß sie nicht im Ösophagus, in der ectodermalen Darmpartie (wie es bei den Pterobranchiern der Fall ist), sondern im Magen, im endodermalen Darm, liegen.

Aus all dem Vorgesagten folgt es, daß wir bei der Lösung des Problems der Stellung der Phoroniden im zoologischen System und bei ihrer Vergleichung mit den Pterobranchiern die Actinotrocha ganz beiseite lassen und uns auf die Betrachtung der entwickelten *Phoronis* beschränken müssen. Dann finden wir etwas mehr Anhaltspunkte für den Vergleich beider Formen [SCHULZ (176)], trotz der ausführlichen Widerlegung von SÉLYS LONGCHAMPS (181, 183).

Ungeachtet der relativ wenig umfangreichen Literatur herrschen in betreff der Organisation von *Phoronis* weniger Meinungsverschiedenheiten als hinsichtlich der Actinotrochen, aber in betreff der systematischen Stellung der Phoronideen gehen die Meinungen der Forscher in ähnlicher Weise auseinander wie hinsichtlich der Pterobranchier.

Anfänglich rechnete man diese Gruppe als eine Abteilung den Gephyreen zu. Zuerst sprach M'INTOSH im Jahre 1881 (109, eingehender 1888, 113) die Vermutung aus, *Phoronis* stehe den Bryozoen nahe, und bezeichnete sie als „a aberrant Bryozoon“. CALDWELL (23)

meinte, *Phoronis* stehe sowohl zu den Gephyreen als auch zu den Brachiopoden und Bryozoen in Verwandtschaftsbeziehungen und man könne all diese Gruppen zu einem Typus vereinigen. Die weiteren Untersuchungen der Organisation der erwachsenen *Phoronis* brachten viele neue Angaben zu gunsten ihrer Verwandtschaft mit den Bryozoen ans Licht [CORI (28); SCHULZ (176, 177); ROULE (156); ZIEGLER (208); SÉLYS LONGCHAMPS (182, 183)]. Unter den Zoologen, die die *Phoronis* noch zu den Gephyreen zählten, kann man auch EHLERS (43), SHIPLEY (185), BENHAM (15), WILSON (201), OKA (141) und ANDREWS (4) nennen. Von der andern Seite bringt BLOCHMANN 1892 (16) und in neuerer Zeit CONKLIN (26) die Phoronideen mit den Brachiopoden zusammen.

Wie nahe *Phoronis* den Gephyreen steht, kann man erst beurteilen, wenn die Frage entschieden ist, ob die Gephyreen selbst d. h. die Echiuriden, Sipunculiden und Priapuliden, eine homogene Gruppe, eine Klasse der Metazoen bilden oder ob sie in einzelne Gruppen zu zerlegen sind, die nur entfernt oder gar nicht zueinander in Beziehungen stehen.

Wenn die Echiuriden und insbesondere die ihnen von einigen Zoologen angegliederte *Sternaspis* gegenwärtig zweifellos zu den Gruppen gezählt werden müssen, die mit den Anneliden verwandt sind [den „Pseudoannélides“ ROULE's (154, zum Teil 155; HATSCHEK (69)], so läßt sich nicht das Gleiche mit Zuversicht von den Sipunculiden und noch weniger von den Priapuliden¹⁾ behaupten. Solange die Embryologie der Priapuliden nicht bekannt ist, bleibt ihre Stellung sehr unbestimmt. In den Grundzügen ihrer Organisation — der Form und der Richtung des Darmkanals, dem Vorhandensein und dem Bau des Gefäßsystems und des Lophophors, dem Rüssel, den branchialen oder caudalen Appendices, dem Bau der Körperwände und besonders dem der Nephridien, dem subcutanen Kanalsystem usw. — weichen die Sipunculiden und die Priapuliden zu weit voneinander ab, als daß man sie als Vertreter ein und derselben Gruppe betrachten könnte. Wenn wir also die Priapuliden²⁾

1) Das von DANIELSEN u. KOREN (33) beschriebene *Epithetosoma norvegicum*, eine besondere Gephyreenform mit einer Reihe von Spalten am Vorderkörper, die an Kiemenrinnen erinnern, aber in das Cölom führen, ist nur einmal in 2 schlecht erhaltenen Exemplaren gefunden worden. Seine Beschreibung ist so oberflächlich, daß man ihr gegenwärtig beim Vergleich der Gephyreen mit den andern Metazoen kaum Beachtung zu schenken braucht.

2) Zwischen den Priapuliden und den Phoroniden ist es fast un-

gänzlich beiseite lassen und zu den Sipunculiden übergehen, finden wir nur sehr wenige Merkmale, die sie den Phoroniden nähern. Hierher kann man nur den Ring circumoraler Fühler und den hufeisenförmig gekrümmten Darmkanal rechnen.¹⁾

Andrerseits bleibt die Frage hinsichtlich der Anzahl der Segmente bei den Sipunculiden bis zur Stunde noch im Dunkeln. Dieser Umstand ist das Haupthindernis für ihre Vergleichung mit solchen Tieren, die ein deutlich ausgebildetes Diaphragma besitzen (*Phoronis*, *Phylactolämen*). Freilich unterscheidet HATSCHEK (70) bei Sipunculiden 2. SHIPLEY (185) bei *Phymosoma* ebenfalls 2 und in jüngster Zeit GÉROULD (50) bei den Larven von *Phascolosoma* gar 4 Segmente. Allein diese Angaben bedürfen noch der Bestätigung, und für jetzt läßt es sich noch nicht entscheiden, ob die Sipunculiden zu den nichtsegmentierten Formen [zu solchen mit einem Segment nach SCHIMKEWITSCH (173)], zu den oligomeren oder, wie die Echiuriden, zu den Formen gehören, die sich den Anneliden anschließen (Polymeren). Die Verwandtschaft der Sipunculiden mit den Phoroniden, also auch mit den Pterobranchiern, erscheint somit noch als zweifelhaft.

Was die phylogenetischen Beziehungen der Phoroniden zu den Pterobranchiern betrifft, so sind sie zuerst schon von M'INTOSH u. HARMER im Jahre 1887 (114) bemerkt worden, und auch von MASTERMAN und DELAGE (40) wurde diese Ansicht geteilt. In erster Linie ist bei der Vergleichung von *Phoronis* mit den Pterobranchiern die Frage hinsichtlich der Zahl der Segmente bei *Phoronis* zu beachten, die bis in die neueste Zeit offen geblieben ist. Dem kleinen Körperauswuchs in Gestalt eines Fältchens über der Mundöffnung an der Dorsalseite oder dem Epistom ist von den frühern Forschern [BENHAM (15); M'INTOSH (113); CORI (27, 28)] wenig Aufmerksamkeit geschenkt worden. Das Epistom ist ein hohles Organ, dessen unpaarige Höhlung cölomatich ist und mit der des Kopfes kommuniziert. DELAGE (40) hat es zuerst bei der Beschreibung der von ihm aufgestellten Klasse der Axobranchier mit dem Kopfschild der Pterobranchier verglichen. Seine Untersuchungen über die Regeneration des Kopfes von *Phoronis* schließt SCHULZ mit folgender allgemeiner

möglich, Anzeichen der Ähnlichkeit zu entdecken, abgesehen von den allerallgemeinsten, wie etwa dem Vorhandensein eines Cöloms.

1) Vielleicht auch das ringförmige circumpharyngeale Gefäß, von dem Blindsäcke in die Tentakel ausgehen. Es ist möglich, daß dieser Kanal einen Teil des Cöloms, das vordere Segment, darstellt, ähnlich dem Ringkanal der Gymnolämen (?).

Darstellung (176, p. 409): „Wie wir sahen, bildet sich bei der Regeneration die Kelchhöhle neu aus dem Cöllothel der Körperhöhlen, — dasselbe können wir von der Epistomhöhle behaupten: beide Höhlen sind vom Cöllothel ausgekleidet, wie die Körperhöhle selbst und dieses Cöllothel stammt von der Körperhöhle ab. Schon hier will ich vorläufig darauf hinweisen, dass also die vollkommen regenerierte *Phoronis* mit Epistomhöhle, Kelchhöhle (Kragenhöhle) und Körperhöhlen dem von MASTERMAN für *Actinotrocha* festgestellten Schema entspricht. *Phoronis* also und nicht *Actinotrocha* weist jene deutliche Trimetamerie auf.“

Daß das Epistom nicht eine sekundär entstandene Protuberanz oder eine weiter ausgebildete Oberlippe ist, sondern das Rudiment des Kopfschildes, das zeigt auch die ganze Organisation von *Phoronis* und die Lage des Epistoms zu den übrigen Organen: zum Lophophor, zur Mundöffnung, zur dorsalen Körperseite und zum After, die vollkommen mit der des Kopfschildes der Pterobranchier übereinstimmt. Somit dürfen wir uns meines Erachtens der Behauptung von SCHULZ ganz anschließen, daß man am Körper von *Phoronis* 2 deutlich entwickelte Segmente unterscheiden kann und das Rudiment des 3. Das 1. Segment bildet das Epistom, das 2. der Kopf, dessen Ähnlichkeit mit der Halsregion der Pterobranchier durch das Vorhandensein eines Lophophors bei beiden Gruppen noch gesteigert wird, das 3. der übrige Rumpf. Die Seitenmesenterien können hier mit den Ovarialmesenterien von *Cephalodiscus* verglichen werden. Der vordere Teil des Cöloms von *Phoronis*, d. h. der vor dem Diaphragma liegende, entspricht dann dem 2. Segment oder der Halspartie der Pterobranchier, obschon es unpaarig ist.

Demnach erscheint die Trimetamerie bei den Phoroniden, wie auch bei den Echinodermen, in modifizierter Gestalt, d. h. mit stark reduziertem 1. und teilweise reduziertem 2. Segment.

Eine in den Grundzügen übereinstimmende Lage des hufeisenförmig gekrümmten Darmkanals läßt sich bei beiden Gruppen beobachten. Dabei liegt sowohl bei den Phoroniden als auch bei den Pterobranchiern die Mundöffnung auf der Ventralseite des 2. Segments, die Analöffnung auf der Dorsalseite des 3. Bei beiden Gruppen befindet sich das Dorsalganglion in der Wand des 2. Segments median hinter dem Lophophor.

Der Bau des Lophophors scheint in seinem Gesamtaussehen mit dem der Pterobranchier wenig gemein zu haben; bei eingehenderer Betrachtung aber stellt es sich heraus, daß beide im wesentlichen

nach einem Plane ausgebildet sind: jeder einzelne Tentakel ist eine hohle Ausstülpung der Körperwand des 2. Segments, die eine Fortsetzung seines Cöloms einschließt. Die Untersuchungen von SCHULZ (176) über die Regeneration des Lophophors haben diese Ähnlichkeit nur bestätigen können: bei der Regeneration entstehen zunächst 2 Kopflappen mit Tentakeln, die erst in der Folge zu der so kompliziert aufgerollten Tentakelreihe der ausgewachsenen *Phoronis* verschmelzen. Den Lophophor von *Phoronis* kann man also einerseits mit dem der Pterobranchier, andererseits mit dem der Phylactolämen vergleichen.

Neben diesen meist unzweifelhaften Ähnlichkeitsmerkmalen ist eine Reihe tiefgehender Unterschiede vorhanden, nämlich das Fehlen der Notochorda, des Pericardiums, der Halsregion- und Kopfporen, die Unpaarigkeit des Cöloms des 2. Segments, die abweichende Gestaltung des Gefäßsystems und der Geschlechtsorgane und die Lage der Nephridien im 3. Segment. Auf Grund solcher Verschiedenheiten ist es unmöglich, die Pterobranchier mit den Phoroniden zu einer Klasse zu vereinigen, wie es RAY LANKESTER (91, 93), DELAGE (40) oder MASTERMAN (119, 120) getan haben. Die Verwandtschaft zwischen ihnen ist entfernter als die zwischen den Pterobranchiern und den Enteropneusten. Die Phoroniden können meiner Ansicht nach nur als ein Seitenzweig der Ahnen der rezenten Pterobranchier betrachtet werden.

Gehen wir zur Betrachtung der genetischen Beziehungen der Phoroniden zu den Bryozoen, insbesondere zu den Phylactolämen, über, so bemerken wir, daß sie inniger sind als die zwischen den Phoroniden und den Pterobranchiern. Sowohl bei den Phoroniden als auch bei den Phylactolämen erblicken wir ein Epistom, ein Diaphragma, einen Lophophor, der als hohle Ausstülpung der vordern (vor dem Diaphragma liegenden) Cölompartie auftritt, einen hufeisenförmig gekrümmten Darmkanal, ein auf dem Wege der Invagination des Ectoderms¹⁾ entstandenes Dorsalganglion in der vordern Körperpartie, ein Paar Nephridien in der hintern Körperhälfte²⁾, und endlich kann man bekanntlich den Funiculus der Bryozoen als ein modifiziertes Mesenterium ansehen. Selbst die Hauptdifferenzen zwischen beiden Gruppen (das Gefäßsystem und das Mesenterium

1) Über die Invagination des Ganglions bei Bryozoen vgl. BRAEM (18) und SÄFFTIGEN (159).

2) Bei den Bryozoen verwachsen bloß ihre Ausführungskanäle miteinander [CORI (29, 30); VERWORN (189)].

bei den Phoroniden, die starke Isolierung des Dorsalganglions und die Verschmelzung der Ausführungsgänge der Nephridien bei den Phylactolämen usw.) können nicht als einschneidend gelten, daß sie uns veranlassen sollten, die Verwandtschaft zwischen den Phoroniden und den phylactolämen Bryozoen abzuweisen.

Von den Beziehungen der Phoroniden zu den Brachiopoden wird weiter unten die Rede sein.

Den Phoroniden wird somit im zoologischen System eine Stellung zwischen den Pterobranchiern und den ectoprocten Bryozoen anzuweisen sein und zwar näher diesen als jenen. Beide Gruppen werden durch die Reduktion des 1. Segments charakterisiert, das bei ihnen in Gestalt des Epistoms auftritt.

VII. Die Pterobranchier und die Bryozoen.

Ogbleich, wie wir wissen, *Rhabdopleura* ursprünglich zu den Bryozoen gerechnet wurde, ist es doch jetzt durch eingehende Untersuchung ihrer Organisation nachgewiesen, daß zwischen ihr und den Bryozoen so tiefgehende Unterschiede herrschen¹⁾, daß an eine Vereinigung der Pterobranchier und der Bryozoen zu einer Klasse nicht gedacht werden kann. Bevor wir an die Prüfung der beiden gemeinsamen Merkmale herantreten, müssen wir uns erst darüber klar werden, inwiefern die Gruppe der „Bryozoa“ als homogen gelten kann. Es ist bekannt, daß die Verwandtschaft der Ectoprocten und der Endoprocten gegenwärtig auf berechtigten Zweifel stößt. Selbst solche Forscher, die ihre Zugehörigkeit zu einer Klasse verteidigen [DAVENPORT (34, 35); SEELIGER (179); BARROIS (6); OSTROUMOFF (142); HARMER (63, 65)], erklären die Endoprocten für primitive Formen im Verhältnis zu den Ectoprocten, statt sie auf die gleiche Entwicklungsstufe zu setzen. Auf Grund einer ganzen Reihe von Merkmalen²⁾ trennen HATSCHEK (72), KORSCHOLT u. HEIDER (87) und

1) Es genügt, auf die äußere Trimetamerie der Pterobranchier, auf die Hals- und Kopfschildporen, auf das Dorsalganglion im 2. Segment, auf das Fehlen der Nephridien im 3. Segment, auf die Notochorda und die Kiemenpalten usw. hinzuweisen.

2) So z. B. das Fehlen der Segmentation und überhaupt des Cöloms im erwachsenen Zustand bei den Endoprocten, die besondere Gestaltung der Nephridien, die Lage des Ganglions nicht auf der dorsalen, sondern auf der ventralen Seite, ebenso die Krümmung des Darmkanals nicht nach der ventralen, sondern nach der dorsalen Seite, die Verschiedenheit in der Metamorphose der Larven usw. vgl. KORSCHOLT u. HEIDER (87).

andere beide Gruppen völlig voneinander und räumen nur eine sehr entfernte Verwandtschaft zwischen ihnen ein. Wenn wir also die Endoprocten beiseite lassen und nur die Ectoprocten ins Auge fassen, erkennen wir, daß auch diese Gruppe an sich nicht als homogen angesehen werden kann. So legen die Gymnolämen unverkennbare Anzeichen der Reduktion an den Tag und sind als ein degenerierter Seitenzweig der Phylactolämen aufzufassen. Diese aber haben in ihrer Organisation noch viele primitive Züge bewahrt, die sie den Phoroniden nähern. Alle Hauptzüge in der Organisation der Gymnolämen deuten auf diese Reduktion hin. Haben wir bei den Phylactolämen einen Lophophor, so wird er bei den Gymnolämen auf einen bloßen Kranz die Mundöffnung umgebender Tentakel reduziert; das bei den erstern so kräftig entwickelte Cerebralganglion ist bei den zweiten weit schwächer ausgebildet; das Epistom der Phylactolämen geht bei den übrigen ganz verloren, und, was von besonderer Wichtigkeit ist, sie büßen auch die Nephridien ein [HARMER (64)], und es treten die so eigentümlichen „braunen Körper“ auf. Nur ausnahmsweise kann man bei einigen Formen noch Spuren von Nephridien antreffen [HINCKS (73); ПРОУНО (147)].

Die Gegenwart der „braunen Körper“ spricht deutlich dafür, daß die ganze Gruppe der Ectoprocten einen in der Reduktion begriffenen Seitenzweig darstellt. Dieser Umstand hat wahrscheinlich auch die verschiedenen Eigentümlichkeiten ihrer Ontogenie hervorgerufen. An den Beispielen der Avicularien, der Ovicellen und der Vibracularen können wir ermessen, bis zu welcher Stufe diese Reduktion gehen kann.

In Anbetracht all dieser Erörterungen muß man bei dem Vergleich der Bryozoen mit andern Tieren allein die Phylactolämen im Auge behalten, die die Ausgangsgruppe der Ectoprocten darstellen. Nehmen wir nun die Betrachtung der den Pterobranchiern und den Phylactolämen gemeinsamen Merkmale in Angriff, so finden wir, daß es fast dieselben sind, die es möglich machen, die Phoroniden den Pterobranchiern nahe zu bringen. Es sind folgende Merkmale:

1. Die schon erwähnte Homologie des Epistoms der Phylactolämen mit dem Kopfschilde der Pterobranchier. Ihr Epistom gleicht dem Kopfschilde noch mehr als das von *Phoronis*. Auf Taf. 14b sind einige Querschnitte durch die Vorderhälfte des Körper von *Cristatella mucedo* (Fig. 4—6) gegeben. Wie Fig. 6 erkennen läßt, gleicht der Querschnitt durch die distale Hälfte des Epistoms (*Ep.* auch Fig. 7 u. 8) sogar in seinem Umriß dem Kopfschilde der

Pterobranchier, und diese Übereinstimmung wird dadurch noch vergrößert, daß das Peritonealepithel im Cölom des Epistoms (*Eph* Fig. 4—6), wie das der Pterobranchier, kräftig ausgebildet ist und bisweilen dessen ganze distale Partie ausfüllt oder zahlreiche protoplasmatische Fortsätze durch seinen Hohlraum aussendet. Zwischen dem Cölom des Epistoms und dem der vordern Körperhälfte (*Hc* Fig. 4 u. 5) läßt sich, wie bei *Phoronis*, keine scharfe Grenze ziehen, sondern man bemerkt nur eine Schicht von Peritonealepithelzellen, die von der einen Körperwand bis zur andern geht, ohne das Aussehen eines Septums zu haben. Ich bezeichne das Epistom der Phylactolämen als ein dem Kopfschild homologes Rudiment des 1. Segments, wobei mir, abgesehen von der deutlich entwickelten Höhlung des Epistoms, seiner bestimmten Begrenzung und seiner im Querschnitt lebhaft an das Kopfschild erinnernden Form, auch noch seine Lage zu den übrigen Organen (*Ep* Fig. 7 u. 8. Taf. 14b) — zum Lophophor (*r. La* u. *l. La* Fig. 7), zur Mundöffnung (*Ms*), zum After (*A* Fig. 8), zum Cerebralganglion (*Cgl*), zum Darmkanal (*Oe*) — als Stütze dient, die der bei den Pterobranchiern entspricht.

2. Das Vorhandensein eines Diaphragmas (*Dph* Fig. 4, 5, 7, 8, Taf. 14b) bei den Ectoprocten, durch das der kleinere vordere Teil des Cöloms, zu dem auch der Lophophor gehört (*Hc*), vom übrigen, hintern Teil getrennt wird (*Rc*). Diese Teilung gestattet uns, am Körper des Ectoprocten 2 bestimmt ausgeprägte Segmente zu unterscheiden, ein vorderes Halsregioncölom (oder den Ringkanal), in dem der sich Lophophor, die Mundöffnung und das Cerebralganglion (*Cgl* u. *Hc* Fig. 4) befindet, und ein hinteres (Rumpfcölom), das den übrigen Darmkanal und die Nephridien (*Nph* Fig. 8) einschließt. Diesen 2 Segmenten fügt sich also noch ein drittes in Gestalt des Epistoms an, sodaß die Organisation der phylactolämen Bryozoen sich dem allgemeinen Typus der Trimetamerie eingliedern läßt.

3. Die Existenz eines Lophophors, der nach demselben Typus gestaltet ist wie bei den Pterobranchiern, d. h. Ausstülpungen der Körperwand des 2. Segments darstellt, dessen Cölom sich in alle Tentakel hinein erstreckt.

4. Der V-förmig gebogene Darmkanal, wobei die unterhalb des Epistoms gelegene Mundöffnung (*Ms* Fig. 7 u. 8) sich ventral am 2. Segment, der After (*A* Fig. 8) dorsal am 3. befindet.

5. Das Vorhandensein eines invaginierten Cerebral-

ganglions [BRAEM (18); SÄFFTIGEN (159)], das jedoch tief im Innern von der Körperwand völlig getrennt liegt (*Cgl* Fig. 4).

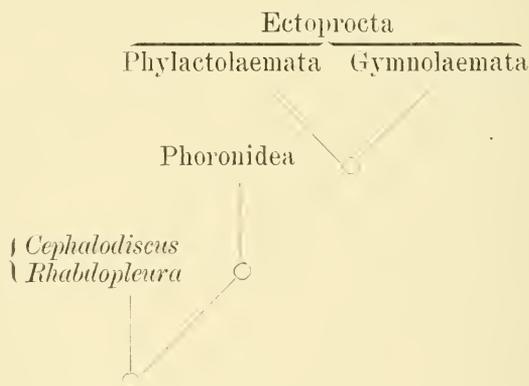
Obgleich das Cölom des 3. Segments unpaarig ist, kann man doch, wie schon erwähnt, den Funiculus als Überrest eines Mesenteriums auffassen, der auf seine ursprüngliche Paarigkeit hinweist.

Was die Unterschiede zwischen den Phylactolämen und den Pterobranchiern betrifft, so sind sie im Grunde genommen auch dieselben, die zwischen den Phoroniden und den Pterobranchiern bestehen.

Alle übereinstimmenden Merkmale erlauben es, die Phylactolämen für Verwandte der Pterobranchier zu erklären. Überhaupt kann die ganze Gruppe der ectoprocten Bryozoen als Seitenlinie der Ahnen der rezenten Pterobranchier aufgefaßt werden. Sie legt unzweideutige Anzeichen einer Reduktion an den Tag, unter deren Hauptursachen eine natürlich in ihrer sesshaften Lebensweise zu suchen ist.

Im allgemeinen mögen die ersten Formen, die diesen Weg einschlugen, den Phoroniden den Ursprung gegeben haben, während sich am weitesten von ihnen die Gymnolämen entfernt haben und die Phylactolämen eine Mittelstellung einnehmen.

Die besprochenen Beziehungen kann man folgenderweise darstellen:



Hinsichtlich der Endoprocten will ich mich hier mit der Bemerkung begnügen, das erst in jüngster Zeit, im Jahre 1905, LEBEDINSKY (96) einige Hinweise geliefert hat, die uns wenigstens in allgemeinen Zügen eine Orientierung über ihre Stellung im zoologischen System gestatten. Er findet bei den Larven von *Pediclellina echinata* Rudimente dreier Segmente in Gestalt dreier paariger

cöломatischer Höhlungen. Aus dem vordern Paare entwickeln sich die Nephridien, aus den beiden übrigen die männlichen und die weiblichen Gonaden (wie bei den Chätognathen). Deshalb bringt LEBEDINSKY die Endoprocten mit den dreisegmentierten Formen zusammen, unter andern auch mit *Cephalodiscus*, indem er die Vergleichung in erster Linie auf die Angaben von EULERS stützt. LEBEDINSKY schließt seine Mitteilung folgenderweise (96. p. 547): „Denn wir sehen, daß die Einrichtung der Excretions- sowie Geschlechtsorgane des *Cephalodiscus* dem embryonalen Zustande entsprechenden Organe bei *Pedicellina* gleicht. Der unpaare Ausführungsgang der beiden Organe stellt bei *Pedicellina* eine sekundäre Einrichtung dar. Was die sekundäre Leibeshöhle des *Cephalodiscus* anbetrifft, so ist ihre Existenz zurzeit nicht mehr zweifelhaft und besteht dieselbe aus 3 Segmenten, wie auch bei dem Embryo der *Pedicellina*. Diese kurz angedeuteten Betrachtungen scheinen nur genügend, um die Endoprocta in erster Linie dem *Cephalodiscus* auszugleichen.“

Wenn die weitem Forschungen die Angaben LEBEDINSKY's über das Vorhandensein der Anlagen der 3 Segmente in den Larven der Endoprocten bestätigen sollten, so müssen sie auch, wie die aller übrigen dreisegmentierten Tiergruppen, in gewissen Verwandtschaftsbeziehungen mit den Pterobranchiern stehen. Wie eng diese Beziehungen sind, können aber nur spätere Untersuchungen ergeben.

VIII. Die Pterobranchier und die Brachiopoden.

Das Vorhandensein einer Schale, die eine überaus kräftige Ausbildung aller Auswüchse des Körpers (des Mantels) und eine dorso-ventrale Abflachung des ganzen Organismus zuwege gebracht hat, verändert die gesamte Organisation der Brachiopoden in so hohem Grade, daß ihre Vergleichung mit andern sich nur auf mehr oder weniger allgemeine Merkmale stützen kann, wie es auch bei den Echinodermen der Fall ist. Zur Zahl solcher gehören bei den Brachiopoden die Trimetamerie, die dem Lophophor gleichende Arme, die im hintern Segment untergebrachten Nephridien und der allgemeine Bau des Nervensystems.

Die Trimetamerie der Brachiopoden (Fig. 9. Taf. 14b) kommt nicht sowohl im Vorhandensein von Seitenmesenterien im Rumpfcöлом zum Ausdruck als in der Möglichkeit, den großen und den kleinen Armsinus als die vordern Cölompartien zu bezeichnen, was KORSCHNELL u.

HEIDER zuerst ausgesprochen haben. Das Studium der Entwicklung der Brachiopoden [speziell *Lingula*; YATSU (211)] bestätigt zum Teil diese Vermutung. Der große Sinus, der zunächst paarig erscheint [bei *Crania* z. B.; BLOCHMANN (17)], liegt anfänglich in der vordern Körperpartie, die die Gestalt des Epistoms hat (*gAs*), und geht erst in den weiteren Entwicklungsstadien in die Arme über. Man kann ihn daher mit dem Kopfschildcöloin der Pterobranchier vergleichen. Der paarige kleine Sinus (*lAs*) sendet Fortsätze in die Tentakel der Arme (Cirren) aus (*T*), d. h. er entspricht vollkommen dem Cöloin des 2. Segments bei den Phylactolämen und den Phoroniden sowie dem Halscöloin der Pterobranchier. Das paarige Rumpfcöloin (*Re*), in dem die Genitalorgane untergebracht sind, entspricht dem Rumpfcöloin oder dem Cöloin des 3. Segments der Pterobranchier. Die äußere Trimetamerie der Brachiopoden-Larven wird durch starke Isolierung der vordern Körperhälfte oder der Kopfregion charakterisiert, die sich bei der Metamorphose in das Epistom [KOWALEVSKY (88)] umwandelt. Man kann sie also mit dem Kopfschild der Pterobranchier vergleichen.

Demnach wird die Trimetamerie der Brachiopoden wie auch die der Gruppen mit deutlich entwickeltem Epistom (Bryozoen und Phoronideen) durch die Reduktion der vordern Segmente gekennzeichnet. Dabei bewahren die Cöloine des 1. Segments ihre Trennung vom 2. und geben sie nicht auf, wie es bei den mit einem Epistom ausgestatteten Gruppen der Fall ist. Sie gehen nur zurück und breiten sich in lateraler Richtung in die Arme aus. Ihrer Einrichtung nach entsprechen diese im allgemeinen dem Lophophor der Pterobranchier, der Bryozoen und der Phoroniden, denn in ihre Tentakel setzen sich die Cöloine des 2. und nicht des 1. Segments fort.

Abgesehen von allem bis jetzt Gesagten bildet die Lage des Dorsalganglions und die daran bemerkbaren Spuren einer Invagination, die Lage der Gonaden im 3. Segment Merkmale, die sowohl den Brachiopoden als auch den Phylactolämen und den Phoroniden gemeinsam sind.

Dank ihnen liegt also die Möglichkeit vor, die Brachiopoden einerseits den Phoroniden [BLOCHMANN (16); CONKLIN (26)] und den Bryozoen [CALDWELL (23); SCHULGIN (175) u. a.], andererseits den Pterobranchiern zu nähern, doch ist ihre Verwandtschaft mit diesen entfernter als mit jenen.

In betreff der Merkmale der Ähnlichkeit zwischen den Brachio-

poden und den Anneliden, die von frühern Zoologen, wie z. B. KOWALEVSKY (88) und MORSE (138, 139, 140) vorgebracht worden sind, ist zu bemerken, daß sie einen zu allgemeinen Charakter an sich tragen, wie die Ähnlichkeit der Brachiopoden-Larven mit der Trochophora und der Segmentation ihres Körpers mit der Polymerie der Anneliden¹⁾, und auf zu unvollkommener Bekanntschaft mit der Organisation der Brachiopoden beruhen, als daß man größeres Gewicht auf sie legen dürfte als auf die oben angeführten. Solche Merkmale wie die Borsten [SCHEROTIERE (163)] sind zu geringfügig, um darauf ein Verwandtschaftsverhältnis beider Gruppen zu begründen.

Dank den den Brachiopoden spezifisch eignen Merkmalen ist ihre Stellung im zoologischen System ungeachtet ihrer Ähnlichkeit mit den oligomeren Gruppen doch mehr oder weniger isoliert. Zur Zahl solcher spezifischer Merkmale gehört z. B. das Ventralganglion, die Bildung der Gonaden und die Gestaltung des Gefäßsystems. Außerdem ist zu beachten, daß viele von den Eigentümlichkeiten dieser Klasse auf die Entwicklung des Gehäuses zurückzuführen sind (der Pedunculus, der Verlust der Analöffnung bei vielen Formen, die besondere Aufwindungsart des Darmkanals, der Mantel). Daher kann man die Brachiopoden als modifizierte Trimetamera bezeichnen, die durch die Entwicklung einer Schale charakterisiert werden und sowohl mit den Pterobranchiern als auch mit den Gruppen verwandt sind, die sich durch die Ausbildung eines Epistoms auszeichnen (Bryozoen, Phoroniden).

Bei dem Vergleiche der Brachiopoden mit den Pterobranchiern dürfen die Chätognathen nicht unerwähnt bleiben, die von VAN BEMMELEN (14), SCHIMKEWITSCH (171) und BÜTSCHLI (19, 20) in Verwandtschaftsbeziehungen mit den Brachiopoden gebracht worden sind. Als Hauptgrund hierfür dient bekanntlich die bei beiden Gruppen gleiche Entwicklung der Cölome²⁾ sowie das Vorhandensein

1) Die Segmentation der Brachiopoden fügt sich dem allgemeinen Typus der Trimetamerie der Pterobranchier ein und erstreckt sich bloß auf die Cölome, während weder das Gefäß- und Nervensystem noch die Nephridien eine Spur von Segmentation oder Reihenanzahl offenbaren. Dem Vorhandensein zweier Nephridienpaare bei *Rhynchonella*, die denen bei *Phoronis australis* entsprechen, kann keine phylogenetische Bedeutung beigelegt werden. Höchstens kann man der Erhöhung der Nephridienzahl bei diesen Formen mit der Zunahme der Zahl der Gonaden bei den Enteropneusten, nicht aber mit der Polymerie der Anneliden vergleichen.

2) Die Ähnlichkeit der Chätognathen mit den Brachiopoden in der Entwicklung des Cöloms aus Enterocölen [HUXLEY (79), O. u. R. HERTWIG

von 3 Segmenten. Obgleich diese Merkmale zu allgemein sind und eine eingehende Vergleichung der einzelnen Organe bei den Chätognathen und den Brachiopoden sich kaum durchführen läßt (dorsales Cerebralganglion¹⁾, Ventralganglion, Segmentalröhren, Mesenterien), so können sie doch mit mehr Berechtigung einem Vergleich zugrunde gelegt werden als die, nach denen man die Chätognathen mit den Cölenteraten, den Nematoden, den *Echinoderes*, den Anneliden, den Arthropoden, den Mollusken, ja sogar mit den Vertebraten zusammengebracht hat.

Wenn eine Verwandtschaft der Chätognathen mit den Brachiopoden eingeräumt werden kann, so treten auch sie in den Kreis von Organismen ein, deren Verwandtschaftsbeziehungen zu den Pterobranchiern, wenn auch nicht sehr innig, so doch vorhanden sind. Schon METSCHNIKOFF (131) hat z. B. die Echinodermen und die Chätognathen unter der Bezeichnung „Ambulacralia“ zusammengefaßt.

IX. Die Pterobranchier und die Anneliden.

Die Vergleichung der Pterobranchier mit den Cölomaten, die mehrere Segmente besitzen, wie *Dinophilus*, und mit den polymeren Formen, wie den Anneliden, kann nur auf Grund ganz allgemeiner Merkmale angestellt werden, und man kann deren nur 2 auführen:

- a) das Vorhandensein einer Segmentation des Cöloms und
- b) die Möglichkeit, sowohl die Larven von *Cephalodiscus gracilis* und *Cephalodiscus levinseni* als auch die aller Gruppen, die eine unstrittige Verwandtschaft mit den Pterobranchiern offenbaren, dem Gesamttypus der Trochophora anzugliedern.

Hierbei darf man aber nicht außer acht lassen, daß zwischen der Trimetamerie der Pterobranchier und der Polymerie der Anneliden ein großer Unterschied besteht. Bei den Pterobranchiern beschränkt sich die Segmentation auf das Cölom und auf die äußere Körperform, zum Teil nur auf die Nephridien oder ihre Modifikationen,

(75), BÜTSCHLI (20)] ist in jüngster Zeit durch die Untersuchungen von YATSU (211) über die Entwicklung von *Lingula anatina* ins Wanken gebracht worden. Bei dieser bilden sich die Cölome, wie die „Schizocöle“, unabhängig vom Urdarm.

1) Von dem von SCHNEIDER (174) beschriebenen Neuroporus bei *Sagitta* habe ich auf zahlreichen Schnittserien des Kopfes weder an in Bergen gesammelten Exemplaren noch an neapolitanischen eine Spnr entdecken können.

ohne sich auf die übrigen Organe auszudehnen, wie auf das Nerven- und das Gefäßsystem, die Genitalorgane, die Kiemenspalten und endlich auf den Darmkanal oder seine Annexe (die vacuolisierten Rinnen und Ausstülpungen des Ösophagus). Hierdurch unterscheidet sich die Segmentation der Pterobranchier von der der Anneliden, von der Differenz in der Anzahl der Segmente gar nicht zu reden. Ebenso wenig läßt sich bei den Gruppen, die man von den Pterobranchiern ableiten kann, ein Vergleich ihrer Segmentation mit der der Anneliden durchführen. Es erfolgt bei diesen Gruppen eine Reduktion der Zahl und der Form der Segmente oder eine Vergrößerung (*Amphioxus*). Aber auch in letztem Falle weicht ihre Segmentation doch in vielen Dingen von der der Anneliden ab [vgl. VAN WIJHE (192); WILLEY (195)].

Das Studium der niedern Anneliden, wie *Saccocirrus*, *Polygordius*, *Protodrilus* einerseits und solcher Formen wie *Dinophilus* andererseits, zeigt, daß die Anneliden selbst von Formen mit geringer Segmentzahl abgeleitet werden können. Alle Formen, die unter den Anneliden als primitive erscheinen, können in Verwandtschaftsbeziehungen zu solchen gesetzt werden, die, wie *Dinophilus*, eine Teilung des Cöloms in eine geringe Zahl von Segmenten zeigen [SCHIMKEWITSCH (172, 173); WELDON (191)] und zugleich an die Rotatorien erinnern.

Ebenso läßt sich nach den neuesten Untersuchungen von RAUTHER (148) auch *Gordius* von den Formen ableiten, die den Anneliden zur Entwicklung verholpen haben, von nicht segmentierten oder wenige Segmente besitzenden Formen, sog. „Oligomeren“.

Die Segmentierung der Anneliden und die Trimetamerie der Pterobranchier, der Enteropneusten, Phoronideen etc. können sich vollständig unabhängig voneinander entwickelt haben aus der Gruppe der niedrigsten Formen, die der „Trochophora“ einerseits, den Rotatorien andererseits am nächsten stehen.

Hierher gehören vielleicht auch die Nemertinen¹⁾ [HUBRECHT (78); M'INTOSH (108)].

Was die Ähnlichkeit der Larven der mit den Pterobranchiern verwandten Formen mit der Trochophora betrifft, so enthält sie eher eine Bestätigung der letztern Vermutung (daß sich nämlich die Anneliden und die Pterobranchier unabhängig voneinander entwickelt

1) Dafür, daß die Nemertinen den Anneliden näher stehen als den Turbellarien, spricht die Tatsache, daß sie ein sich bei der Metamorphose entwickelndes Cölom besitzen [SALENSKY (160); LEBEDINSKY (97)].

haben) als einen Beweis für die Abstammung der Pterobranchier und der ihnen nahe stehenden Formen von den Anneliden. Vom Gesichtspunkte der Trochophora-Theorie kann man bekanntlich als Nachkommen des „Trochozoons“ all die Organismengruppen betrachten, deren Larvalstadien sich auf die Trochophora zurückführen lassen.

Aus den ungliederten cölomatischen Formen, die der letztern nahestehen — aus dem hypothetischen Trochozoon —, haben sich unabhängig voneinander sowohl die polymeren Gruppen entwickelt, deren Larvalstadien zum größten Teil in Gestalt der typischen Trochophora auftreten, als auch die Oligomeren, bei denen diese mehr oder weniger stark modifiziert ist (*Tornaria*, *Actinotrocha*, *Cyphonantes*, die Larven von *Bugula* und *Acyonidium*, die der Brachiopoden, Endoprocten und *Cephalodiscus gracilis* oder *Cephalodiscus levinseni*).

Zwischen diesen beiden Zweigen, den Polymeren und den Oligomeren, stehen die direkten Nachkommen des Trochozoons, die Rotatorien.

Im ganzen also, wenn die Anneliden etwas mit den Pterobranchiern gemein haben, so ist es nur ihre Abstammung von einer gemeinsamen Urform, die vermutlich in der Trochophora zu suchen ist.¹⁾

X. Die Pterobranchier und die Graptolithen.

Im Jahre 1872 wies ALLMAN (2) und gleichzeitig auch NICHOLSON auf eine gewisse Ähnlichkeit zwischen der Gesamtorganisation der Kolonien von *Rhabdopleura* und einigen Graptolithen hin. Die Organisation beider Gruppen war jedoch in dieser Zeit so wenig bekannt geworden, daß der genauere Vergleich zwischen ihnen nicht durchgeführt werden konnte.

Genauere Studien über die Organisation der Graptolithen oder vielmehr über ihr Gehäuse, da von den Tieren selbst bekanntlich gar

1) Auch wenn wir ihr nicht die Bedeutung zuschreiben wie HATSCHEK, KLEINENBERG, ROULE u. A., müssen wir doch zwischen den Cölenteraten (oder Platoden) einerseits und allen höhern Cölomaten andererseits eine Reihe Formen mit primärer Leibeshöhle und eine Reihe einfachster, ungliederter Cölomaten annehmen, aus denen sich sowohl oligomere als auch die polymeren Cölomaten entwickelt haben. In letztem Falle leiten vielleicht von diesen Formen, die möglicherweise auch die Vorfahren der Mollusken sind, sowohl die Pterobranchier als auch die Anneliden ihren Ursprung her.

keine Spuren erhalten sind, sind erst in letzten Jahren gemacht worden [PERNER (145, 146), WIMAN (202–207), RÜDEMANN (157, 158), FRECH (46), s. auch DELAGE (38)].

Diese Untersuchungen haben soviel Eigentümlichkeiten in ihrer Organisation zutage gefördert, daß ihre Stellung im zoologischen System viel isolierter zu sein schien, als man früher glaubte.

Die frühere Ansicht über die Zugehörigkeit der Graptolithen zu den Sertularien oder den Campanularien¹⁾ konnte nach allen spätern Untersuchungen gar nicht mehr bestehen bleiben. Nach RÜDEMANN (157) stellen sie eine ganz besondere Klasse der Cölenteraten, die Rhabdophora, dar, die in sehr entfernter Verwandtschaft mit allen übrigen Cölenteraten steht.

Die zahlreichen Untersuchungen WIMAN's haben diesen sogar zu der Überzeugung gebracht, daß die Graptolithen mit keiner einzigen rezenten oder bekannten fossilen Tiergruppe vergleichbar sind und nur als Wirbellose von vollständig unbekannter systematischer Stellung betrachtet werden können.

Wegen der sehr mangelhaften Kenntnis der Organisation von *Rhabdopleura* hat die ALLMAN'sche Theorie über die Ähnlichkeit der beiden Gruppen keine Anhänger gefunden [WIMAN (204), ZITTEL (210)].

In den meisten Fällen bilden die Graptolithen lineare Körper in Gestalt einer oder mehrerer Stengel, die mit sog. Hydrotheken besetzt sind oder mit Röhrenchen, wie ich sie in Zukunft nennen werde. Ihre äußere Umhüllung ist hornig und wahrscheinlich völlig mit organischer Substanz imprägniert gewesen, da sie gewöhnlich in Form einer dünnen Kohlenkruste erhalten ist. Die verschiedenen Graptolithengruppen haben vermutlich eine verschiedene Lebensweise gehabt, und infolgedessen haben sich manche von ihnen weit vom primären Typus entfernt. Alle Theorien über ihre Lebensweise [LAPWORTH (95), WIMAN (204)] beziehen sich nur auf ihre Einzelgruppen.

Bekanntlich kann man, abgesehen von der allgemeinen Einteilung der Graptolithen nach FRECH (46) in Axonophora (mit Virgula) und Axonolipa (ohne Virgula), unter allen Gruppen 5 Haupttypen unterscheiden:

1) Die Graptolithen sind bekanntlich auch als Pflanzen, Hornkorallen, Pennatuliden, Foraminiferen, Cephalopoden und ectoprocte Bryozoen betrachtet worden [s. ZITTEL (210), p. 295–296].

1. Monograptidae, mit gerader Virgula und einer Reihe Röhren.

2. Diplograptidae, mit gerader Virgula und 2 oder mehr Reihen von Röhren.

3. Didymograptidae (oder *Dichograptidae*), ohne Virgula mit einer oder mehreren Reihen enger oder abgeplatteter Röhren.

4. Retioloidea, mit 2 im Zickzack angeordneten Virgulae und netzartigen Röhren.

5. Dictyonemidae (oder *Dendograptidae*), ohne Virgula. Die Kolonien sind unregelmäßig netzartig verzweigt.

Von all diesen Gruppen halte ich die Monograptiden für die typische. Die Grundzüge ihrer Organisation sind folgende:

Das Vorhandensein von Hauptachsen oder geradlinigen Röhren (Rhabdosom), an deren einer Seite eine Reihe von Hydrotheken oder frei aufsteigenden Röhren sitzt.

Regelmäßige Abwechslung der frei aufsteigenden Röhren, die in den meisten Fällen mit ihrer Basis eng aneinander liegen, bei einigen Formen aber durch größere Zwischenräume voneinander getrennt sind.

Das Vorhandensein eines besondern Stäbchens, einer Virgula, in der Wand der Hauptachse gegenüber der, von der die Röhren ausgehen.

Das Vorhandensein einer besondern Anfangsstelle der Kolonie [RÜDEMANN (157), WIMAN (204)], der aus einem Komplex eigenartig gestalteter Bläschen und Lamellen (?) besteht. Von diesem gehen nach allen Seiten Hauptachsen mit regelmäßig alternierenden frei aufsteigenden Röhren aus.

Die Hauptachsen gehen oft in zugespitzte oder blattförmige Querachsen, die sog. Sicula¹⁾, aus.

Die Höhlung der Hauptachse oder ihr Axialkanal ist ununterbrochen und entsendet unmittelbar in alle Röhren Abzweigungen.

Was den Bau der Wand der Hauptachsen und der frei ansteigenden Röhren betrifft, so haben bis zur letzten Zeit unter den Forschern große Meinungsverschiedenheiten geherrscht. Auf

1) Früher hielt man die Sicula für ein unentwickelt gebliebenes oder embryonales Röhren, das allen übrigen Röhren und der Hauptachse zur Entwicklung verhilft. Nach den Angaben von RÜDEMANN ist die Sicula in Wirklichkeit das Endröhren der Hauptachse oder ihr weiter fortwachsendes Distalende.

Grund des Studiums von Dünnschliffen unterschied PERNER (145, 146) 4 Schichten: eine äußere Epidermis (*couche épidermique*), eine schwarze Schicht (*couche noire*), eine prismatische oder *couche à coins* und eine innere oder *couche à colonettes*. Mit Ausnahme der schwarzen Schicht sind alle durchsichtig, farblos oder braun gefärbt. GÜRICH (57) machte darauf aufmerksam, daß die schwarze Schicht PERNER's, die zwischen den durchsichtigen eingeschlossen ist, nie zusammenhängend erscheint, sondern in polygonale Plättchen zerspringt, die durch schmale Schichten durchsichtiger Substanz voneinander getrennt sind.

Ich habe selbst an möglichst dünnen Schliffen den Bau einer Kolonie von *Monograptus priodon* BARR. untersucht, die ich dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. J. PERNER in vorzüglichem Erhaltungszustand erhalten konnte. Die WIMAN'sche Methode für die Untersuchung der Graptolithen halte ich für ganz ungeeignet. Die von ihm empfohlene Isolierung der Graptolithen-Kolonie aus dem Gestein durch Einwirkung von Säuren läßt nur die Schicht der schwarzen Substanz unversehrt, während alle übrigen Teile der Kolonie, die aus durchsichtiger Substanz bestehen, bei solcher Behandlung vollständig gelöst werden. Die vielen Arbeiten WIMAN's beziehen sich darum ausschließlich auf die schwarze Schicht, nicht aber auf die gesamte Graptolithen-Kolonie. Nur auf Schliffen kann man alle Schichten der Koloniewände und der *Virgula* unversehrt erhalten.

Das genauere Studium der Wand der Kolonie von *Monograptus* zeigt, daß sie aus 2 Substanzen besteht, aus einer durchsichtigen (*dsS* oder *dss* Fig. 13, 14, 15, Taf. 14b) und aus einer schwarzen, undurchsichtigen, die innerhalb jener eingeschlossen ist (*Skr*). Man kann also stets auf den Schliffen 3 Schichten, eine äußere, durchsichtige (*dsS'* Fig. 12, Taf. 14b), eine mittlere, schwarze (*Skr*) und eine innere, durchsichtige (*dsS''*) erkennen. Die zahlreichen Schichten, die PERNER (145) in der Wohnrohrwand der Monograptiden gefunden hat, sehe ich, wie GÜRICH (57), nur als Modifikationen der durchsichtigen Substanz an. Darin kann man oft eine besondere bräunliche Verdunklung erkennen, die irregulär an verschiedenen Stellen, am meisten dicht neben der schwarzen Schicht, hervortritt (*dsb* Fig. 12 u. 13). Eine solche Verdunklung kann man leicht als besondere „braune Schicht“ bezeichnen. In Wirklichkeit verläuft sie aber nirgends als ununterbrochene Schicht der Koloniewand, sondern tritt nur an wenigen Schliffen auf. Solche Verdunklungen kann man nur als eine Übergangsform

zwischen der durchsichtigen und der schwarzen Substanz betrachten.

Die schwarze Schicht (*Skr* Fig. 10, 12—15) ist vollständig undurchsichtig, erreicht ziemlich bedeutende Dicke und ist, wie das GÜNICH (57) zuerst gezeigt hat, stets in kleinste, polygonale Plättchen geteilt (z. B. *Skr* Fig. 14 u. 15), zwischen denen sich die durchsichtige Substanz befindet (*Zr* Fig. 12, 14 u. 15). Diese schwarze Schicht fehlt an keiner Stelle der Koloniewand, nur ist sie an verschiedenen Stellen verschieden dick. Am dünnsten ist sie in den Wänden der frei sich erhebenden Partien der Zellen entwickelt (*Skr* Fig. 10). In vielen Verdickungen der Koloniewand (z. B. den sog. „renforcements pyriformes“ PERNER's, *Wed* Fig. 10, 18, 19) bildet sie auch Verdickungen (*Vd* Fig. 10).

Auf der Oberfläche vieler Graptolithen, besonders aber der Diplograptiden, ist eine Schichtung als ein System sich krenzender Linien erkennbar. Diese treffen in der Mittellinie der Wohnröhren in einer Zickzacklinie zusammen. Die Anwesenheit solcher Zuwachstreifen beweist, daß die Koloniewand aus einem Aggregat von Bändern oder Schichten besteht.

Auf den Flächenschliffen kann man in den zusammengewachsenen proximalen Partien der Wände der sich erhebenden Zellen der Monograptiden paarige Verdickungen erkennen, die von PERNER als „renforcements pyriformes“ bezeichnet worden sind (*Wed* Fig. 10, 18, 19).

Der Bau der Virgula (*Vrg* Fig. 10, 11, 14, 15, 17 u. 19) ist von frühern Forschern ziemlich widersprechend beschrieben worden. Von den meisten wird sie als eine solide, stabförmige Achse, als eine Art Stützorgan, betrachtet. Nach NICHOLSON und WILMAN (204) muß sie keine einfache solide Achse, sondern ein hohles Rohr sein. Sie ist bekanntlich bei *Monograptus* in der dem zellenträgenden Rand gegenüberliegenden Dorsalwand der Kolonie eingeschlossen und verläuft in eine schwache innere Längsverdickung daran (*Vd* Fig. 14).

Auf den dünnsten Schliffen besonders gut erhaltener Exemplare von *Monograptus priodon* BARR. sieht man, daß die Virgula ein hohles Rohr ist, worin ein schwarzer, solider Stab eingeschlossen ist. Auf Fig. 12 u. 13, Taf. 15 sieht man eine scharf gegen die durchsichtige Substanz der Koloniewand abgegrenzte oberflächliche Schicht der Virgula, deren äußere Wand (*Vgw* Fig. 12, 13, 16), die viel dunkler als die durchsichtige Substanz der Koloniewand und

auf vielen Schliffen gelbbraun oder graubraun gefärbt ist. An einigen Schliffen ist ihre Farbe der der erwähnten anomalen Schichten der bräunlichen Substanz in der Koloniewand sehr ähnlich. Wenn diese neben der Virgula liegen, kann man die Grenze zwischen beiden nur auf dünnsten Schliffen deutlich erkennen. Die Schicht der schwarzen Substanz steht in keiner direkten Berührung oder Verbindung mit der äußern Wand der Virgula. Sie verläuft stets außerhalb davon näher zur Oberfläche, wo bei den Monograptiden oft eine mediane längs der Virgulaachse verlaufende Längsrinne vorhanden ist (*Lft* Fig. 12). Es ist stets zwischen der äußern Wand der Virgula und der schwarzen Schicht entweder eine durchsichtige oder eine Schicht bräunlicher Substanz erkennbar (wie an Fig. 13).

Innerhalb der Virgula liegt der schwarze Stab (*iSt* Fig. 12, 13, 15 u. 16, Taf. 14b), der in genau quer getroffenen Schliffen oval erscheint. Auf Flächenschliffen ist er nicht gerade, sondern schwach gebogen, wellig und nähert sich unregelmäßig dem einen oder dem andern Rande der äußern Wand (*iSt* Fig. 15). Wie aus den Zeichnungen PERNER's hervorgeht, ist von ihm bei *Monograptus priodon* nur dieser innere Stab beobachtet und als eigentliche Virgula („axe solide“) bezeichnet worden. Auf der untern Partie von fig. 3, tab. 2 PERNER's (157) kann man um dieselbe die äußere Wand der Virgula unterscheiden.

Der zwischen dem innern Stabe und der äußern Wand der Virgula vorhandene innere Raum (*iR* Fig. 12 u. 16) ist sehr schmal und selten gut erkennbar, da er mit der gewöhnlich dunklen Substanz des Gesteines, worin die Kolonie eingeschlossen ist, gefüllt und darum schwer von der grauen Substanz der äußern Wand unterscheidbar ist. Überall, wo er erkennbar ist, unterscheidet er sich stets von der durchsichtigen Substanz der Koloniewand.

Auf vielen Flächenschliffen des nicht ganz gut erhaltenen Materials von *Monograptus priodon* BARR. aus Vyskočilka (Böhmen) fand ich jeder Zelle gegenüber einfache Verdickungen oder Wölbungen der Virgula, eine Art Seitenzweige von ihr (*Szw* Fig. 10, 17). Leider habe ich sie auch am bessern Material von Dr. PERNER aus Tachlowize (Böhmen) auf Flächenschliffen nur selten antreffen können. Auf Querschliffen ist es wegen der geringen Dimensionen dieser Gebilde sehr schwierig, sie zu treffen. Auf Fig. 13 ist ein schief geführter Schliff quer durch die distale Partie eines solchen Seitenzweiges der Virgula dargestellt (*Szw*).

Aus diesem Schliff kann man schließen, daß der Bau der Seitenzweige dem des Hauptstammes der *Virgula* sehr ähnlich ist. Man kann auf dem Schliff die äußere Wand der *Virgula* (*Vgr*¹) und die Fortsetzung des innern Stabes in den Seitenzweig deutlich erkennen. Ein genaueres Studium desselben konnte ich nicht durchführen. Diese Seitenzweige verlaufen schief oder senkrecht vom Hauptstamm der *Virgula* zur innern Fläche der Koloniewand (*Szw* Fig. 10).

Solche Seitenzweige der *Virgula* bei *Monograptiden* sind zu klein, um sie leicht erkennen zu können. Bedeutend größer scheinen sie bei den *Retioloideen* zu sein, wo sie sich regelmäßig vom Hauptstamme abzweigen und eine bedeutende Länge erreichen.

Wie aus Entdeckungen RÜDEMANN's hervorgeht (157, 158), stellt die *Sicula* keine ursprüngliche, proximal liegende embryonale Zelle der Kolonie dar, sondern die distalste, jüngste, kann also als eine Endzelle bezeichnet werden. Bekanntlich endet die *Virgula* vor der *Sicula* in der Weise, daß man sie als eine sehr verschmälerte Fortsetzung der *Sicula* betrachten kann (s. Textfig. A b).

Wie aus den letzten Funden hervorgeht, haben wahrscheinlich alle *Graptolithen*, also auch die *Monograptiden*, eine besondere Anfangsstelle der Kolonie, die den übrigen Teilen derselben gegenübergestellt werden kann. Sie ist nur von RÜDEMANN und nur bei *Diplograptus aculeatus* und *D. pristis* (157, 158) beobachtet worden und überdies in einem Zustande, der die Herstellung von Dümschliffen nicht zuließ. Bei allen übrigen Formen ist sie entweder noch gar nicht oder in sehr schlechtem Zustande entdeckt worden. Soweit man es nach RÜDEMANN's Angaben beurteilen kann, besteht die Kolonieranlage bei den *Graptolithen* aus einer breiten, im Durchschnitte quadratischen (vielleicht auch doppelten) Blase („basal sac“), aus einer Anzahl deren Basis umgebender kleiner Bläschen oder *Gonotheken* und aus einem *Basaldiscus*. Dieser umschließt den sog. *Funiculus*, eine vieleckige Lamelle (?), von der einige Zweige ausgehen. Jeder von diesen setzt sich in der *Virgula* der entsprechenden Hauptachse fort. In den *Gonotheken* liegen besondere dreieckige Gebilde, die *Siculostylae*, die nach RÜDEMANN's Meinung, sobald sie frei werden, zu neuen Kolonien aufwachsen. Letzterer Umstand erscheint in meinen Augen als unwahrscheinlich.

Die Frage, wie sich die *Graptolithen* fortpflanzen, ist gegenwärtig noch offen und kann bei der Beurteilung ihrer Stellung innerhalb des zoologischen Systems kaum ernstlich in Betracht kommen.

Die allgemeinen Grundzüge in der Organisation von *Monograptus*

und den Wohnröhren von *Rhabdopleura* kann man in folgender Weise formulieren:

1. Zusammensetzung der Kolonie bei beiden Gruppen aus den mehreren (oder einer?) Hauptröhren resp. Rhabdosomen.

2. Vorhandensein einer regelmäßigen Aufeinanderfolge der sich von einer (obern) Wand der Hauptröhre erhebenden Zellen oder freien Wohnröhren. Der Unterschied besteht darin, daß bei den Monograptiden die Hauptachse frei war: sie stand senkrecht zu ihrer Anheftungsstelle, oder sie schwamm frei bei pelagischen Kolonien, während die Kolonien von *Rhabdopleura* kriechende Stellung einnahmen. Dank diesem Umstande ist die Hauptachse der Monograptiden und ebenso auch ihre Virgula im Querschnitte rund, während bei *Rhabdopleura* sie und der schwarze Stolo an der Anheftungsseite stark abgeplattet sind. Deshalb ist auch die Längsfurche an der äußern Oberfläche der Hauptachsen, wo die Virgula eingeschlossen ist, bei *Rhabdopleura* kaum sichtbar.

3. Ähnlichkeit im Bau und Verlauf des schwarzen Stolos mit der Virgula. Die Virgula zeigt eine außerordentliche Ähnlichkeit mit dem schwarzen Stolo von *Rhabdopleura*, wie in ihren Beziehungen zu den übrigen Kolonieteilen — dem Vorhandensein und Verlauf der Seitenzweige¹⁾, der vollständigen Einschließung in die durchsichtige Substanz der dorsalen resp. basalen Koloniewand dem allgemeinen Verlaufe in der Kolonie — so auch in ihrer innern Organisation — der äußern Wand (resp. der schwarzen Hülle), dem innern Raum (entsprechend der Zellenpartie des schwarzen Stolos) und dem innern Stabe. Der einzige Unterschied zwischen beiden besteht in der verschiedenen Beschaffenheit der Substanz des innern Stabes, der bei *Rhabdopleura* bekanntlich durchsichtig und stark lichtbrechend ist, bei den Graptolithen aber aus vollständig schwarzer Substanz zusammengesetzt ist.

4. Ähnlichkeit im Bau der Koloniewände der Graptolithen mit den Wänden einiger Stellen der Kolonien von *Rhabdopleura*.

Der ganze Bau der Koloniewand der Graptolithen ähnelt dem von *Rhabdopleura*, besonders aber dem der Kammern, wo sich die eingekapselten sterilen Knospen befinden (fig. 3. tab. 18; fig. 12. tab. 22 *Km Zool. Jahrb.*, Vol. 24) oder wo der anomale Bau der

1) Die lateralen Verdickungen und Zweige der Virgula, die gegenüber der Basis jedes frei aufsteigenden Zweiges von ihr ausgehen, entsprechen den Seitenzweigen der schwarzen Stolos.

Wohnrohrwand aus 3 Schichten — einer innern, schwarzen oder dunklern und 2 durchsichtigen, oberflächlichen — hervortritt (*dsb* fig. 10 n. 11, tab. 23, Zool. Jahrb., Vol. 24). Interessant ist es, daß WIMAN (204), der flüchtig auch *Rhabdopleura* zu betrachten Gelegenheit gehabt hat, die oberflächliche Berippung ihrer Wohnröhren nicht bemerkt hat, als eins der Unterscheidungsmerkmale zwischen den Graptolithen und *Rhabdopleura* den Mangel alternierender und in einer Zickzacklinie zusammenstoßender Zuwachsstreifen bei der letztern bezeichnet.

Der Bau der Wände stimmt bei beiden Formen im wesentlichen überein, wenn man die Einschlüsse schwarzer oder dunkler Substanz in der Wand des Gehäuses von *Rhabdopleura* nicht als Anomalie auffaßt, sondern als Anzeichen dafür, daß einst der schwarze Stoff in den Wänden ihrer Kolonie viel weiter verbreitet gewesen ist als jetzt. Die Längsverdickungen der proximalen Wandpartien (PERNER's „renforcements pyriformes“) sind den Verstärkungsfalten der hohen Röhren von *Rhabdopleura* vollkommen ähnlich.

Aus den vorgeführten Beispielen darf man meines Erachtens den Schluß ziehen, daß die dunkle Substanz früher bei den *Rhabdopleura*-Kolonien viel weiter verbreitet gewesen ist als gegenwärtig und daß all die Verschiedenheiten im Bau der Wände der Monograptiden und der *Rhabdopleura* eben der Einbuße eines ansehnlichen Teiles davon zuzuschreiben sind. Infolgedessen stellt sich die Vermutung ein, auch das Axialstäbchen des schwarzen Stolos könne früher einen andern Bau gehabt und aus einem schwarzen Stoffe bestanden haben, wie seine Umbüllung, und nicht wie jetzt, aus durchsichtigem.

5. Vorhandensein einer besondern Anfangsstelle der Kolonie.

Die Anfangsstelle der Kolonie von *Rhabdopleura* hat kein Beispiel unter allen vorhandenen Metazoen und kann nur mit analogen Gebilden bei den Graptolithen verglichen werden. Freilich ist sie hier wie dort nicht so genügend bekannt, daß man in allen Details ihre Bestandteile miteinander vergleichen könnte.

So gibt es sowohl bei *Rhabdopleura* als auch bei den Graptolithen in der Kolonieranlage eine besondere Blase (die Embryonalblase bei *Rhabdopleura* und die „basal sac“ der Diplograptiden nach RÜDEMANN) und ein besonderes Gebilde an deren Basis, von dem die schwarzen Stolonen oder die Virgulae ausgehen (Embryonalring bei *Rhabdopleura*, Funiculus oder „Zentraldiscus“ bei den Graptolithen).¹⁾

1) Es ist möglich, daß der „Zentraldiscus“ nur ein abgeplatteter Ring ist, analog dem Embryonalring des schwarzen Stolos.

Außerdem haben die an die Anlage grenzenden Röhren ein etwas anderes Aussehen als die der distalen Partien („Gonotheken“ bei den Graptolithen. Nebenringe der schwarzen Stolos bei *Rhabdopleura*). Die Hauptachsen der Graptolithen-Kolonien gleichen denen von *Rhabdopleura* vollkommen, und von diesen erinnern die bilateral wachsenden lebhaft an die Graptolithen-Kolonien.

6. Ähnlichkeit der kriechenden Endröhren mit der Sicula.

Die Sicula der Graptolithen entspricht den zugespitzten Endröhren der *Rhabdopleura*-Kolonien. WIMAN (203, 204) erklärt die Virgula für die direkte Verlängerung der Höhlung einer Sicula oder als deren stark gestreckte Distalpartie (s. Textfig. A b). Und in der Tat erscheint bei *Rhabdopleura*, wie Textfig. A a zeigt, die Höhlung der schwarzen Stolos und ihre Umhüllung (ss) als direkte Verlängerung der Höhlung der zugespitzten Endröhren.

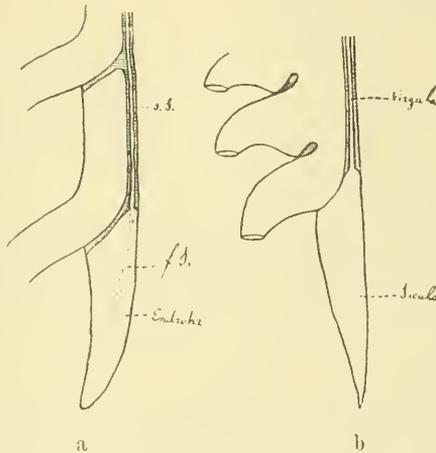


Fig. A.

a Schema der Beziehungen der schwarzen Hülle des Stolos (s. S) zum Endrohr bei *Rhabdopleura*.

b Schema der Sicula und deren Beziehungen zur Virgula bei *Monograptus*.

Als einzigen wichtigen Unterschied zwischen beiden Gruppen bezeichne ich das Vorhandensein von Quersepten in den Hauptröhren von *Rhabdopleura*, während bei den Graptolithen der innere Raum jeder Zelle (*Wr. Wr¹* Fig. 10 u. 11, Taf. 14b) unverengt mit dem gemeinsamen Längskanal der Rhabdosomen kommuniziert (*Kl* Fig. 10, 11, 14). Das Studium des feinern Baues der Quersepten zeigt jedoch, daß sie von den Wohnrohrwänden scharf abgegrenzt sind und aus einem Aggregat von Schichten bestehen, die senkrecht zu den

Wohnrohrwänden angeordnet sind; ihre Bildung ist also unabhängig von der des letztern. Andererseits treffen oft in einem einzigen Endrohr mehrere (bis 4) Knospen zusammen (*Enr* fig. 10 u. 13, tab. 22; fig. 2 u. 13, tab. 17, Zool. Jahrb., Vol. 24). Erst bei weiterm Wachstum der Endröhren, wenn die Zwischenräume zwischen den Knospen größer werden, fängt die Bildung der Quersepten an. Auch sind unvollkommene, durchbohrte Quersepten vorhanden. Die Quersepten bilden sich also erst später in der Kolonie: in ihren jungen Teilen fehlen sie. Alles das zeigt, daß das Vorhandensein der Quersepten bei der *Rhabdopleura*-Kolonie nicht als eine primäre, sondern als eine sekundäre Erscheinung zu betrachten ist. Gegenüber einer solchen Bildung, wie der schwarze Stolo sie darstellt, kann das Vorhandensein solcher sich erst später bildenden Quersepten keine prinzipielle Bedeutung für den Vergleich der Graptolithen mit den Kolonien von *Rhabdopleura* haben.

Alle übrigen Unterschiede sind nur sekundärer Natur. Sie beruhen hauptsächlich auf der verschiedenen Lebensweise der *Rhabdopleura* und vieler Graptolithen und dadurch hervorgegangenen Veränderungen im Bau der Wohnröhren. Diese Veränderungen bestehen hauptsächlich im beginnenden Verlust der schwarzen Substanz in den Wohnrohrwänden bei *Rhabdopleura*, wo sie nur noch zufällig oder nur bei Bildung der sterilen Knospen hervortritt.

Da von den eigentlichen Tieren der Graptolithen gar keine Spur erhalten ist, hat der so hoch entwickelte Bau des Körpers von *Rhabdopleura* für den Vergleich beider Gruppen miteinander keine Bedeutung.

Was die andern Gruppen der Graptolithen als der Monograptiden betrifft, so weichen sie in ihrer Organisation bedeutend von *Rhabdopleura* ab. Nur bei einigen treten die Merkmale, die bei *Rhabdopleura* auch vorhanden sind, noch deutlicher als bei den Monograptiden hervor: die Seitenzweige der Virgula bei den Retioloideen, die oberflächliche Streifung bei den Diplograptiden.

Die Axonolipa, d. h. die Graptolithen, die keine Virgula haben, können sogar nicht mit *Rhabdopleura* verglichen werden. Sie haben ein stark verästeltes netzförmiges Gehäuse, das die eigentümlichste Form annimmt. Die von WELMAN (205, 206) kürzlich genau untersuchte *Dictyonema* sp. besteht aus einem stark verzweigten Gehäuse. Die innern Lumina ihrer meist miteinander anastomisierenden Zweige kommunizieren alle miteinander und öffnen sich mit zahlreichen Öffnungen nach außen, deren Ränder sich oft zu kurzen

Röhren verlängern. Die von WIMAN (206) mitgeteilten Bilder der Schnitte quer durch die Zweige von *Dictyonema*, deren Wände gewöhnlich nur aus einer dunklern Substanz bestehen, ähneln sehr denen des „Cönöciums“ von *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT. Wie ich früher erwähnt habe [SCHEPOTIEFF (167)], kann das ganze Gehäuse von *Cephalodiscus dodecalophus* mit dem einiger Axonolipen verglichen werden.

Meine eignen Beobachtungen lehren, daß man bei letzterm in den Wänden des Cönöciums eine innere dunklere Substanz (*dsb* fig. 12, tab. 38, Zool. Jahrb., Vol. 24) und eine äußere helle unterscheiden kann, wie es bei Axonophora der Fall ist. Der Unterschied zwischen beiden Substanzen kommt bei den von HARMER oder RIDWOOD beschriebenen Arten [HARMER (67), tab. 2, fig. 16—18, 20] noch mehr zur Geltung. Daher ist es möglich, daß nicht nur bei *Rhabdopleura*, sondern auch bei *Cephalodiscus* die dunkle Substanz im Cönöcium viel weiter verbreitet gewesen ist als jetzt.

Noch größer und auffallender ist aber diese Ähnlichkeit zwischen einigen Axonolipen und den von HARMER und RIDWOOD ganz kürzlich veröffentlichten Bildern der Gehäuse einiger neu entdeckten Arten von *Cephalodiscus*.¹⁾ Das Cönöcium von *Ceph. nigrescens* oder *Ceph. hodgsoni* in der Form, wie es von RIDWOOD gezeichnet ist, entspricht vollständig dem der Dictyonemiden. Alle die so mannigfaltigen und eigenartigen Abbildungen der Gehäuse von Axonolipen, die von WIMAN veröffentlicht sind, entsprechen sogar in den kleinsten Details denen von Cephalodisciden.

Diese Ähnlichkeit ist um so auffallender und wichtiger, als die den Axonolipen verwandten Axonophoren von allen bekannten Tierformen nur der dem *Cephalodiscus* am nächsten stehenden *Rhabdopleura* ähnlich sind.

Die Graptolithen stellen also eine mannigfaltige Gruppe von Organismen dar, die von den Ahnen der rezenten Pterobranchier als ein Seitenzweig oder als mehrere solche abstammen und von deren Vertretern nur solche erhalten sind, in deren Wohnrohrwänden die erhaltungsfähige Substanz entwickelt war. Wahrscheinlich bilden sie daher keine homogene Gruppe. Die Axonophoren

1) Das Cönöcium von *Ceph. levinseni* [HARMER (67), tab. 1, fig. 10 u. tab. 2, fig. 11] erinnert überaus lebhaft an *Dictyonema* oder einige Diplograptiden, das von *Ceph. sibogae* [HARMER (67), tab. 1, fig. 2] an *Dict. cavernosum*.

stehen den Ahnen von *Rhabdopleura* näher, die Axonolipen denen von *Cephalodiscus*.

Die Graptolithen zeigen, daß die Ahnen der rezenten Pterobranchier in frühern geologischen Perioden eine sehr mannigfaltig entwickelte Gruppe von Organismen gebildet haben, von denen in der Jetztzeit lediglich 2 Gattungen übrig geblieben sind.

XI. Über die Stellung der Pterobranchier im zoologischen System.

Die vorstehende Übersicht der phylogenetischen Beziehungen der Pterobranchier läßt sich in folgender Weise rekapitulieren:

Als direkte Nachkommen der heutigen Pterobranchier erscheinen die Enteropneusten; als mehr oder weniger entfernte Abkömmlinge kann man einerseits die Echinodermen, andererseits die Chordaten betrachten. Ferner bilden die Graptolithen, die Phoroniden und die ectoprocten Bryozoen Seitenlinien, die sich von den Vorfahren der rezenten Pterobranchier unmittelbar abgezweigt haben. Als einen den Pterobranchiern nahestehenden Zweig kann man die Brachiopoden bezeichnen. Eine entferntere Verwandtschaft mit den Vorfahren der Pterobranchier zeigen einerseits die Endoprocten, andererseits die Chätognathen. Als Ausgangsgruppe, von der sowohl die Vorfahren der rezenten Pterobranchier als auch die Anneliden abstammen, kann man vom Standpunkte der Trochophora-Theorie die Trochophora oder das Trochozoon bezeichnen.

Wenn wir die Echinodermen und die Chordaten beiseite lassen, können wir alle aufgezählten Gruppen als oligomere Tierformen oder Oligomera bezeichnen.

Zur Zahl der wichtigsten Merkmale der Oligomera gehören: das Vorhandensein eines Cöloms; die Anzahl der Segmente, die in geschlechtsreifem Zustande nicht über 3 beträgt, wobei sich die Segmentation nur auf das Cölom und in einigen Fällen auf die Nephridien und ihre Modifikationen erstreckt; das Zentralnervensystem, das sich meist auf dem Wege der Invagination des Ectoderms bildet und auf der Dorsalseite des Körpers liegt; das gewöhnlich vorhandene Gefäßsystem und endlich der Umstand, daß man die meisten uns bekannten Larvenstadien als Modifikationen der Trochophora bezeichnen kann.

Die Oligomera zerfallen ihrerseits in 2 Gruppen, in die der Tiere mit unzweideutig ausgeprägter Dreiteilung oder die typischen Trimetamera und die der Tiere mit reduziertem Vordersegment oder die modifizierten Trimetamera.

Zu den typischen Trimetamera gehören die Klassen der Pterobranchier und der Enteropneusten (sowie die der fossilen Graptolithen), die durch ursprüngliche Paarigkeit der Cölome aller 3 Segmente, durch das Vorhandensein einer Notochorda, eines Pericardiums, durch Kiemenrinnen oder Spalten und in den meisten Fällen durch die Umwandlung der Nephridien in besondere Kanäle charakterisiert werden. Die letzten liegen nur im 1. und 2. Segment, das Zentralnervensystem in der Dorsalwand des 2.

Zu den modifizierten Trimetamera gehören die Phoroniden, Ectoprocten und Brachiopoden, wobei die beiden ersten Klassen durch das Vorhandensein eines Epistoms, durch Unpaarigkeit des Cöloms des 2. Segments, durch die Lage des Dorsalganglions im 2. Segment und durch einen Lophophor gekennzeichnet werden, während die Brachiopoden eine Schale und Arme, zu Sinus umgewandelte Cölome (paarige) der beiden ersten Segmente und ein stark entwickeltes Nervensystem besitzen. Die Nephridien zeigen bei allen modifizierten Trimetameren die typische Gestaltung mit Flimmertrichtern und liegen nur im 3. Segment.

Dem Typus der Oligomeren kann man noch die Endoprocten angliedern, deren charakteristisches Merkmal die Trimetamerie in embryonalem Zustande ist, und die Chätognathen, die sich durch Trimetamerie in ausgewachsenem Zustande kenntlich machen. Diese beiden Klassen lassen keine unmittelbare Nähe zueinander erkennen und stehen auch zu den übrigen Oligomeren nur in entferntem Verwandtschaftsverhältnis. Man kann sie also jenen in der Eigenschaft von „Formen, die sich den Oligomeren anschließen“, angliedern.

Die Beziehungen der 8 Klassen von Oligomeren zueinander lassen sich in nachstehender Tabelle darstellen ¹⁾:

Oligomera	a) typische Trimetamera	{	I. Pterobranchia	{ Stolonifera	
			II. Enteropneusta	{ Monobranchiata	
	b) modifizierte Trimetamera	{	mit Epistom	III. Graptolitha	{ Axonolipa
			mit Schale	IV. Phoronidea	{ Axonophora
		{		V. Ectoprocta	{ Phylactolaemata
				VI. Brachiopoda	{ Gymnolaemata
	c) Klassen, die sich den Oligomeren anschließen ²⁾	{		VII. Endoprocta	{ Ecardines
				VIII. Chaetognatha.	{ Testicardines

1) S. auch SCHEPOTIEFF (168).

2) Wenn für die Sipunculiden (HATSCHKE, SHIPLEY) die Existenz zweier oder gar dreier Segmente nachgewiesen wird, kann man sie wohl zu den Formen, die sich den Oligomeren anschließen, verweisen.

Folgt man dem Beispiele HAECKEL'S und erwähnt man unter den rezenten und den uns bekannten fossilen Formen auch die hypothetischen ausgestorbenen Formen, von deren Existenz nur phylogenetische Erwägungen Kunde geben, so müssen unter den typischen Trimetamera neben den Pterobranchiern auch die der Dipleurula ähnlichen Formen und die Protochordata Platz finden. Dann würde die Zahl der Klassen der Oligomeren auf 10 steigen.

Die Beziehungen der erwähnten Klassen von „oligomeren Tierformen“ zu den übrigen Gruppen des Tierreiches außer den Echinodermen und den Chordaten, die von ihnen ihren Ausgang nehmen, hängen vor allen Dingen von ihrem Verhältnis zur Trochophora und von der Beantwortung der Frage in betreff des Ursprungs der Metamerie ab.

Die Metamerie kann sich meines Erachtens wahrscheinlich infolge einer einfachen Wiederholung der Organe, die sich auch auf die Leibeshöhle ausgedehnt hat, aus der „Pseudometamerie“ LANG'S und BATESON'S entwickelt haben. Als Beispiel kann in diesem Sinne dienen: die reihenweise Anordnung der Gonaden und der Kiemenspalten bei den Enteropneusten, die Embryologie von Amphioxus nach MCBRIDE und solche Formen wie z. B. *Gunda segmentata* oder *Dinophilus*. In Anbetracht dessen kann man annehmen, daß sich die Metamerie der Oligomeren ganz unabhängig von der der Anneliden herausgebildet hat. Obschon die Bedeutung der Trochophora noch in mancher Hinsicht strittig bleibt, muß man doch, wenn man die voneinander unabhängige Entstehung der polymeren und der oligomeren Formen akzeptiert, annehmen, daß als ihre gemeinsamen Vorfahren die ungegliederten Cölomaten und die Formen mit primärer Leibeshöhle zu betrachten sind.

Schwerlich kann man heutzutage in ungezwungener Weise alle Gruppen von „Würmern“ aus einer Wurzel herleiten, d. h. ihren monophyletischen Ursprung behaupten. Aller Wahrscheinlichkeit nach sind die „Würmer“ polyphyletischen Ursprungs, denn die Plathelminthen bilden eine Gruppe, die man allen übrigen gegenüberstellen kann.

Ich will mich hier nicht auf eine Aufführung der zahllosen Versuche einer „rationellen Klassifikation“ der Würmer einlassen [s. z. B. PAGENSTECHEER (143)], da es nicht ein einziges Lehrbuch der Zoologie gibt, in dem die Systematik der Würmer mit der in einem andern übereinstimmt. Bekanntlich, abgesehen von einigen noch

wenig bekannten Gruppen (wie Desmoscoleciden, Echinoderiden, Orthonectiden und Dicyemiden etc.) können wir unter allen übrigen „Würmern“ im allgemeinen 4 Gruppen unterscheiden:

1. Oligomera, als deren Ausgangsgruppe man die Vorfahren der rezenten Pterobranchier ansehen kann.

2. Annelida. polymere Formen, als deren Ausgangsgruppe man die Archanneliden betrachten kann.

3. Rotatoria und ihnen nahe stehende Formen (Gastrotrichen und Echinoderiden) sowie vielleicht die „Rundwürmer“ (die ihr Cölom eingebüßt haben?). Diese letztern (Nematoden, Acanthocephalen??) erscheinen als stark modifizierter und degenerierter Zweig der Rotatorien.

4. Alle übrigen Gruppen von „Würmern“ werden entweder durch das Vorhandensein eines segmentierten Cöloms charakterisiert, oder sie haben es in ihren Embryonalstadien besessen. Ohne eine Verwandtschaft untereinander zu zeigen (*Dinophilus*, Gordiaceen, Nemertinen?) lassen sich diese Gruppen nach der Ansicht vieler Zoologen doch in gewisse, freilich entfernte Verwandtschaftsbeziehungen zu den Anneliden bringen. Solange diese Beziehungen noch im unklaren sind, bezeichne ich sie als „Gruppen, die den niedern Anneliden nahe stehen oder sich ihnen anschließen“. Hierher werden vielleicht auch die Sipunculiden zu rechnen sein (nach den Angaben von GEROULD).

Alle die 4 aufgezählten Gruppen von Würmern kann man aus einer Wurzel — dem Trochozoon — herleiten oder von den ungliederten Cölomaten, die von den Formen mit primärer Leibeshöhle abstammen. Als direkte, aber schon degenerierte Abkömmlinge der beiden letzten Gruppen kann man die Rotatorien und die Nematelminthen betrachten.

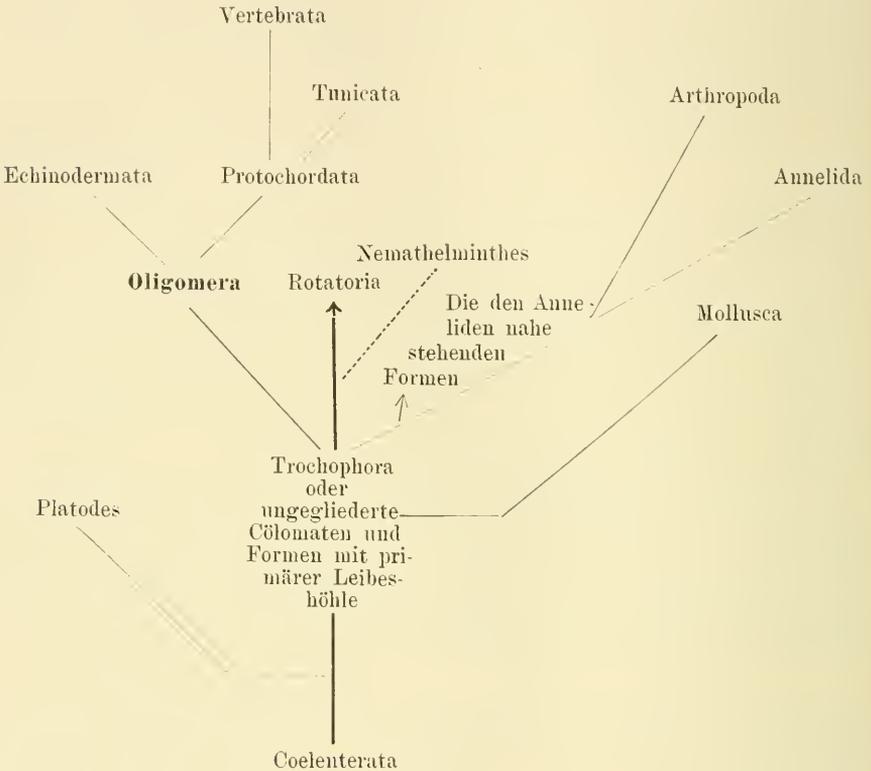
Einen Zweig, der auf dem Wege der Entwicklung weiter fortschreitet, bilden: a) die Formen, die sich den niedern Anneliden anschließen, b) die niedern Anneliden und c) die höhern Anneliden (oder Polymetameren). Von einer dieser 3 Gruppen leiten auch die Arthropoden ihren Ursprung her.

Als zweiter Zweig erscheinen die Oligomeren. Als Ausgangsgruppe für alle Gruppen dieses Typus sind die Pterobranchier anzusehen. Deren spätere und höher stehende Nachkommen sind die Echinodermen und Chordaten.

Die Beziehungen der Oligomeren zu den übrigen Gruppen des Tierreiches und untereinander können erst dann ganz klar werden.

wenn uns einige embryologische Angaben genau bekannt sind, wie die Entwicklung der Pterobranchier oder der Appendicularien, die Entwicklung der Tornaria aus dem Ei, die Embryologie der Priapuliden und der Wintereier der Rotatorien, die Metamerie der Sipunculiden u. a.

Stützt man sich aber nur auf die Ergebnisse der vergleichenden Anatomie, so muß man sich auf die allgemeinsten Beziehungen beschränken, die sich in folgendem Schema anschaulich machen lassen:



Dieses Schema läßt sich in dem Sinne modifizieren, daß die Platoden ihrerseits direkt die Formen mit primärer Leibeshöhle ausgehen lassen konnten und diese wiederum die Reihe unsegmentierter oder oligomerer cölomatischer Formen.

Zum Schluß will ich meinen aufrichtigsten Dank allen denen aussprechen, die mir beim Sammeln des Materials und bei seiner Bearbeitung geholfen haben. Herrn Dr. APPELÖF danke ich für seine lebenswürdige Hilfe beim Sammeln von *Rhabdopleura* sowie für die Lieferung von *Actinotrocha*; Herrn NORDGAARD für seine Hilfe auf den zahlreichen Exkursionen und Dredgefahrten beim Sammeln von *Rhabdopleura*. Herrn Dr. PERNER gilt meine tiefe Erkenntlichkeit für die Zusendung vorzüglich erhaltenen Graptolithenmaterials. Herrn Prof. KLAATSCHE und Herrn Prof. M'INTOSH drücke ich meine aufrichtige Dankbarkeit dafür aus, daß sie mir so seltenes Material wie *Cephalodiscus* zur Verfügung gestellt haben.

Tiefgefühlten Dank sage ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. BÜTSCHLI, in dessen zoologischem Institut ich meine Arbeiten über die Pterobranchier begonnen und die vorläufigen Mitteilungen über diesen Gegenstand verfaßt habe. Für technische Ratschläge bin ich Herrn Prof. SCHUBERG zu lebhafter Erkenntlichkeit verpflichtet.

Literaturverzeichnis.¹⁾

1. ALLMAN, G., On Rhabdopleura, a new form of Polyzoa from Deep Sea Dredgings in Shetland, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 9, 1869.
2. —, On the morphology and affinities of Graptolithes, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 9, 1872.
3. —, On the relations of Rhabdopleura, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 14, 1879.
4. ANDREWS, E., On a new american species of the remarkable animal Phoronis, in: Ann. Mag. nat. Hist. (7), Vol. 5, 1890.
5. BALFOUR, F., Handbuch der vergleichenden Embryologie, Jena 1881.
6. BARROIS, J., Mémoire sur la métamorphose de quelques Bryozoaires. in: Ann. Sc. nat. (5), Zool., Vol. 1, 1886.
7. BATESON, W., Note on the later stages on the development of Balanoglossus Kowalewskii and on the affinities of the Enteropneusta, in: Proc. Roy. Soc. London, 1884.
8. —, The early stages in the development of Balanoglossus, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 24, 1884.
9. —, The later stages in the development of Balanoglossus Kowalewskii with a suggestion on the affinities of the Enteropneusta. *ibid.* (N. S.), Vol. 25, Suppl., 1885.
10. —, Continued account of the later stages in the development of Balanoglossus Kowalewskii and of the morphology of the Enteropneusta, *ibid.* (N. S.), Vol. 26, 1886.
11. —, The ancestry of the Chordata, *ibid.* (N. S.), Vol. 26, 1886.
12. BATHER, F., What is an Echinoderm?, in: Journ. Coll. Sc. London, Vol. 8, 1900.
13. —, The Echinoderma, in: RAY LANKESTER, Treatise on zoology, London 1901.

1) Spezielle Literatur für *Rhabdopleura* s. Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat. (1906), S. 522; — für *Cephalodiscus* s. Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat. (1907), S. 599.

14. VAN BEMMELEN, J., Untersuchungen über den anatomischen und histologischen Bau der Brachiopoda testicardinia, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 16, 1883.
15. BENHAM, W., The anatomy of *Phoronis australis*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 30, 1889.
16. BLOCHMANN, F., Ueber die Anatomie und die verwandtschaftlichen Beziehungen der Brachiopoden, in: Arch. Ver. Freunde Naturg. Mecklenburg, Vol. 46, 1892.
17. —, Untersuchungen über den Bau der Brachiopoden, Jena, 1. Theil 1892, 2. Theil 1900.
18. BRAEM, F., Untersuchungen über die Bryozoen des süßen Wassers, in: Bibl. Zool., Hft. 6, 1890.
19. BÜTSCHLI, O., Zur Entwicklungsgeschichte der Sagitta, in: Z. wiss. Zool., Vol. 23, 1873.
20. —, Untersuchungen über freilebende Nematoden und die Gattung *Chaetonotus*, *ibid.*, Vol. 26, 1876.
21. —, Versuch der Ableitung des Echinoderms aus einer bilateralen Grundform, *ibid.*, Vol. 43, Suppl., 1892.
22. BURY, H., The metamorphosis of Echinoderms, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 38, 1895.
23. CALDWELL, W., Preliminary note on the structure, development and affinities of *Phoronis*, in: Proc. Roy. Soc. London, Vol. 34, 1882.
24. CAULLERY, M. et F. MESNIL, Contribution à l'étude des Entéro-pneustes. *Protobalanus* (n. g.) *koehleri* CAULL. et MESN., in: Zool. Jahrb., Vol. 20, Anat., 1904.
25. CLAUS, C. und K. GROBBEN, Lehrbuch der Zoologie, Leipzig 1905.
26. CONKLIN, E., The embryology of a Brachiopod *Terebratulina septentrionalis* COUTH., in: Proc. Amer. phil. Soc., Vol. 11, 1902.
27. CORI, J., Beitrag zur Anatomie von *Phoronis*, Diss., Prag 1889.
28. —, Untersuchungen über die Anatomie und Histologie der Gattung *Phoronis*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 51, 1890.
29. —, Ueber die Nierenkanälchen der Bryozoen, in: Lotos, Vol. 11, 1890.
30. —, Die Nephridien der *Cristatella*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 55, 1893.
31. CONTE, A. et C. VANEY, Recherches sur le bourgeonnement de *Rhabdopleura Normani* ALLM., in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 135, 1900.
32. —, Contribution à l'étude anatomique de *Rhabdopleura Normani* ALLM., *ibid.*, Vol. 135, 1900.
33. DANIELSSEN, D. and J. KOREN, *Gephyrea*, in: The Norwegian North-Atlantic Expedition, Zool., Vol. 16, Christiania 1881.
34. DAVENPORT, C., *Cristatella* the origin and development of the individual in the colony, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 20, 1890.

35. DAVENPORT, C., On *Urnatella gracilis*, in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll., Vol. 24, 1893.
36. DAWYDOFF, K., Ueber die Regeneration der Eichel bei den Enteropneusten, in: Zool. Anz., Vol. 25, 1902.
37. —, Sur la morphologie des formations cardio-péricardiques des Enteropneustes, *ibid.*, Vol. 31, 1907.
38. DELAGE, Y. et E. HÉROUARD, Traité de zoologie concrète, Vol. 2, Les Coelentérés, Paris 1901.
39. —, *ibid.*, Vol. 3, Les Echinodermes, Paris 1903.
40. —, *ibid.*, Vol. 5, Les Vermidiens, Paris 1897.
41. —, *ibid.*, Vol. 8, Les Procordés, Paris 1898.
42. EHLERS, E., Nebendarm und Chorda dorsalis, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1885.
43. —, Zur Kenntnis der Pedicellineen, in: Abh. Ges. Wiss. Göttingen, Vol. 36, 1890.
44. FIELD, G., The larva of *Asterias vulgaris*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 34, 1892.
45. FOWLER, H., The morphology of *Rhabdopleura Normani* ALLM., in: Festschr. LEUCKART, 1893.
46. FRECH, A., *Lethaea palaeozoica*, in: RÖMER's *Lethaea geognostica*, Teil 1, Stuttgart 1887—1895.
47. GARSTANG, A., Preliminary note on a new theory of the phylogeny of the Chordata, in: Zool. Anz., Vol. 17, 1894.
48. GEGENBAUR, C., Bemerkungen über *Pilidium gyrans*, *Actinotrocha branchiata* und *Appendicularia*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 5, 1854.
49. —, Grundriss der vergleichenden Anatomie, Leipzig 1874.
50. GEROULD, J., The development of *Phascolosoma*, in: Arch. zool. expér. (4), Vol. 2, 1904, Notes Rev. p. XVII.
51. GIARD, A., Observations à METSCHNIKOFF: De la position du *Balanoglossus* dans la classification, in: Bull. sc. Dépt. Nord, 1881.
52. GOETTE, A., Vergleichende Entwicklungsgeschichte der *Comatula mediterranea*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 12, 1876.
53. —, Abhandlungen zur Entwicklungsgeschichte der Tiere, Teil 2, Hamburg u. Leipzig 1884.
54. GOTO, S., The metamorphosis of *Asterias pallida*, in: Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. 10, 1896.
55. —, Some points in the metamorphosis of *Asterina gibbosa*, *ibid.*, Vol. 12, 1898.
56. GOODRICH, E., On the body-cavities and nephridia of the *Actinotrocha* larva, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45, 1902.
57. GÜRICH, G., Bemerkungen zur Gattung *Monograptus*, in: Zeit. Deutsch. geol. Ges., Vol. 48, 1896.

58. HAECKEL, E., Die cambrische Stammgruppe der Echinodermen, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 30, 1895.
59. —, Die Amphorideen und Cystoideen. Beiträge zur Morphologie und Phylogenie der Echinodermen, in: Festschr. GEGENBAUR, Leipzig 1896.
60. —, Systematische Phylogenie der wirbellosen Tiere, Berlin 1896.
61. HALDEMAN, G., Notes on Tornaria and Balanoglossus, in: J. Hopkins Univ. Circ., Vol. 6, 1886.
62. HALLER, G., Lehrbuch der vergleichenden Histologie, Jena 1904.
63. HARMER, S., On the structure and development of Loxosoma, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 25, 1885.
64. —, On the nature of the excretory processes in marine Polyzoa, ibid. (N. S.), Vol. 38, 1891.
65. —, Structure and classification of cheilostomatous Polyzoa with special reference to the „compensation sac“, in: Proc. phil. Soc. Cambridge, 1901.
66. —, Hemichordata, in: Cambridge nat. History, Vol. 7, 1904.
67. —, The Pterobranchia of the Siboga Expedition, in: Siboga Expeditie, Vol. 26 bis, 1905.
68. HARTOG, M., The true nature of the madreporic system of Echinodermata with remarks on nephridia, in: Ann. Mag. nat. Hist. (6), Vol. 20, 1887.
69. HATSCHEK, B., Ueber Entwicklungsgeschichte von Echiurus und die systematische Stellung der Echiuridae, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 3, 1880.
70. —, Ueber Entwicklung von Sipunculus nudus, ibid., Vol. 5, 1883.
71. —, Studien über Entwicklung des Amphioxus, ibid., Vol. 4, 1883.
72. —, Handbuch der Zoologie, Jena 1888—91.
73. HINCKS, T., A history of the British marine Polyzoa, London, 2 Vols., 1880.
74. HERTWIG, O., Die Chaetognathen, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 14, 1880.
75. HERTWIG, O. u. R., Die Coelomtheorie, Jena 1881.
76. HERTWIG, R., Lehrbuch der Zoologie, 4. Aufl., Jena 1897.
77. HÉROUARD, E., Théorie de la Pentastomaea, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 29, 1904.
78. HUBRECHT, A., Report on the Nemertea, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 19, 1887.
79. HUXLEY, T., On the classification of the animal kingdom, in: Journ. Linn. Soc. London, Vol. 12, 1875.
80. —, Grundzüge der Anatomie der wirbellosen Tiere, Leipzig 1878.
81. IKEDA, J., Observations on the development, structure and metamorphosis of Actinotrocha, in: Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. 13, 1901.

82. JAEKEL, O., Entwurf einer Morphogenie und Phylogenie der Crinoideen, in: SB. Ges. nat. Freunde Berlin, 1894.
83. —, Stammesgeschichte der Pelmatozoen, Vol. 1, Thecoidea und Cystoidea, Berlin 1899.
84. —, Ueber Carpoideen, eine neue Klasse von Pelmatozoen, in: Ztschr. Deutsch. geol. Ges., Vol. 52, 1902.
85. JULLIEN, J., Monographie des Bryozoaires de l'eau douce, in: Bull. Soc. zool. France, Vol. 10, 1885.
86. KEMNA, A., L'origine de la corde dorsale, in: Ann. Soc. zool. malacol. Belge, Vol. 39, 1904.
87. KORSCHULT, E. und K. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere, Jena 1893.
88. KOWALEVSKY, A., Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Brachiopoden, in: Bericht naturf. Ges. für 1874 (russisch).
89. LANG, A., Lehrbuch der vergleichenden Anatomie, Jena 1890—94.
90. RAY LANKESTER, E., Remarks on affinities of Rhabdopleura, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 14, 1874.
91. —, Notes on the embryology and classification of the animal kingdom etc., *ibid.* (N. S.), Vol. 17, 1877.
92. —, A contribution to the knowledge of Rhabdopleura, *ibid.* (N. S.), Vol. 24, 1884.
93. —, Article „Polyzoa“, in: *Encycl. Brit.*, 9. edit., 1885.
94. —, Contributions to the knowledge of *Amphioxus lanceolatus* YARREL, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 29, 1889.
95. LAPWORTH, CH., Notes on the British Graptolites and their allies. 1) On an improved classification of the Rhabdophora, in: *Geol. Mag.*, Vol. 10, 1873.
96. LEBEDINSKY, J., Die Embryonalentwicklung der *Pedicellina echinata* SARS, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 25, 1905.
97. —, Beobachtungen über die Entwicklungsgeschichte der Nemertinen, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 49, 1897.
98. LEGROS, R., Développement de la cavité buccale de l'*Amphioxus lanceolatus*, in: *Arch. Anat. microsc.*, Vol. 1, 1897 und Vol. 2, 1898.
99. LÖNNBERG, E., Fische, in: BRONN, *Klass. Ordn. Tierreich*, Vol. 6, Abt. 1, Leipzig 1902.
100. LUDWIG, H., Entwicklungsgeschichte der *Asterina gibbosa*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 37, 1882.
101. MCBRIDE, E., The organogeny of *Asterina gibbosa*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 17, 1894.
102. —, A review of Prof. SPENGLER'S Monograph on *Balanoglossus*, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 36, 1894.

103. McBRIDE, E., Variations in the larva of *Asterina gibbosa*, *ibid.* (N. S.), Vol. 36, 1894.
104. —, The development of *Asterina gibbosa*, *ibid.* (N. S.), Vol. 38, 1896.
105. —, The early development of *Amphioxus*, *ibid.* (N. S.), Vol. 40, 1898.
106. —, On the origin of Echinoderms, in: Proc. 4. internat. zool. Congr. 1899.
107. —, Further remarks on the development of *Amphioxus*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 43, 1900.
108. M'INTOSH, W., A monograph of the British Annelids. I. The Nemerteans, London 1874.
109. —, Note on a *Phoronis* dredged in H. M. S. Challenger, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 11, 1881.
110. —, Preliminary notice of *Cephalodiscus dodecalophus*, a new type (n. g.) allied to Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura* dredged in H. M. S. Challenger, in: Ann. Mag. nat. Hist. (5), Vol. 10, 1882.
111. —, On *Cephalodiscus*, a new form allied to *Rhabdopleura* (ALLM.), in: Nature. Vol. 26, 1882.
112. —, Preliminary report on *Cephalodiscus*, a new form allied to Prof. ALLMAN's *Rhabdopleura*. in: Rep. 52. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1883.
113. —, Report on *Phoronis buskii*, in: Rep. sc. Res. Challenger, Zool., Vol. 27, 1888.
114. —, Report on *Cephalodiscus dodecalophus*, *ibid.*, Vol. 20 (with Appendix by S. HARMER), 1887.
115. MASTERMAN, A., Preliminary note on the structure and affinities of *Phoronis*, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 21, 1896.
116. —, Preliminary note on the anatomy of *Actinotrocha* and its bearing upon the suggested chordate affinities of *Phoronis*, in: Zool. Anz., Vol. 19, 1896.
117. —, *Phoronis*. the earliest ancestor of the Vertebrata, in: Rep. 66. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc. (Liverpool), 1896.
118. —, On the structure of *Actinotrocha* considered in relation to the suggested chordate affinities of *Phoronis*, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 21, 1896.
119. —, On the Diplochorda. I. The structure of *Actinotrocha*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, 1898.
120. —, On the Diplochorda. II. The structure of *Cephalodiscus*, *ibid.* (N. S.), Vol. 40, 1898.
121. —, On the further anatomy and the budding processes of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., in: Trans. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 39, 1898.

122. MASTERMAN, A., On the theory of archimeric segmentation and its bearing upon the phyletic classification of the Coelomata, in: Proc. Roy. Soc. Edinburgh, Vol. 22, 1898.
123. —, Larvae of Echinodermata, in: Proc. 4. internat. zool. Congr., 1899.
124. —, The origin of vertebrate notochord and pharyngeal clefts, in: Rep. 68. Meet. Brit. Assoc. Adv. Sc., 1899.
125. —, On the Diplochorda. III. The early development and anatomy of *Phoronis buskii*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 43, 1900.
126. —, Professor ROULE upon Phoronidea, in: Zool. Anz., Vol. 24, 1901.
127. —, Review of Mr. IWAJI IKEDA's observations on the development, structure and metamorphosis of *Actinotrocha*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 47, 1902.
128. —, On the Diplochorda. IV. On the central complex of *Cephalodiscus dodecalophus* M'INT., *ibid.* (N. S.), Vol. 46, 1903.
129. METSCHNIKOFF, E., Ueber *Tornaria*, in: Nachr. Ges. Wiss. Göttingen, 1863.
130. —, Untersuchungen über die Metamorphose einiger Seethiere. 1. Ueber *Tornaria*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 22, 1870.
131. —, Ueber die systematische Stellung von *Balanoglossus*, in: Zool. Anz., Jg. 4, 1881.
132. —, Embryologische Studien über Echinodermen, 1884.
133. MEYER, E., Theoretische Betrachtungen über die ersten Anfänge des ambulacralen Wassergefäßsystems der Echinodermen und die Abstammung ihrer bilateralen Vorfahren, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1904.
134. MENON, R., Notes on *Actinotrocha*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 45, 1902.
135. —, *Enteropneusta* from Madras, *ibid.* (N. S.), Vol. 47, 1904.
136. MORGAN, T., The growth and metamorphosis of *Tornaria*, in: Journ. Morphol., Vol. 5, 1891.
137. —, The development of *Balanoglossus*, *ibid.*, Vol. 9, 1894.
138. MORSE, E., The Brachiopoda a division of Annelida, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 50, 1870.
139. —, On the systematical position of the Brachiopoda, in: Proc. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 15, 1873.
140. —, Observations on living Brachiopoda, in: Mem. Boston Soc. nat. Hist., Vol. 5, 1902.
141. OKA, A., On the so-called excretory organ of fresh-water Polyzoa, in: Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. 9, 1896.
142. OSTROUMOFF, A., Contributions à l'étude zoologique et morphologique des Bryozoaires, in: Arch. Slav. Biol., 1886.

143. PAGENSTECHEK, H., Neue Versuche zur Eintheilung der Würmer, in: BRONN, Klass. Ordn. Thierreich, Vol. 4, Vermes, Abth. 1a, Leipzig 1879—93.
144. PARKER, T. and W. HASWELL, A text-book of zoology, London 1897, Vol. 2.
145. PERNER, J., Etudes sur les graptolites de Bohême. 1^{re} Partie. Structure microscopique des genres Monograptus et Retiolites, in: Syst. sil. du centre de la Bohême. Suite de J. BARRAND, Prag 1894.
146. —, 2^{me} Partie. Monographie des graptolites de l'étage D., *ibid.*, Prag 1895.
147. PROUHO, H., Sur la reproduction de quelques Bryozoaires cténostomes, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 169, 1889.
148. RAUTHER, M., Beiträge zur Kenntniss der Morphologie und der phylogenetischen Beziehungen der Gordiiden, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 40, 1905.
149. RITTER, W., On a new *Balanoglossus* larva from the coast of California and its possession of an endostyle, in: Zool. Anz., Vol. 17, 1894.
150. —, Papers from the Harriman Alaska Expedition. 2. *Harrimania maculosa*, a new genus and species of *Enteropneusta* from Alaska, with special regard to the character of its notochord, in: Proc. Washington Acad. Sc., Vol. 2, 1900.
151. —, The structure and significance of the heart of the *Enteropneusta*, in: Zool. Anz., Vol. 26, 1902.
152. RIDWOOD, W., A new species of *Cephalodiscus* (*C. Gilchristi*) from the Cape Seas, in: Marine Invest. South Africa, Vol. 4, 1906.
153. —, Pterobranchia, in: Nation. Antarct. Exp. nat. Hist., Vol. 2, 1907.
154. ROULE, L., Etudes sur le développement des Annelides, in: Ann. Sc. nat. (7), Vol. 7, 1889.
155. —, Considération sur l'embranchement des Trochozoaires, *ibid.* (7), Vol. 11, 1897.
156. —, Sur la place des Phoronidiens dans la classification des animaux et sur leurs relations avec les Vertébrés, in: CR. Acad. Sc. Paris, Vol. 127, 1898.
157. RÜDEMANN, R., Synopsis of the mode of growth and development of the graptolitic genus *Diplograptus*, in: Amer. Journ. Sc., Vol. 49, 1895.
158. —, Development and mode of growth of *Diplograptus* M'CAV, in: Rep. State Geol. f. 1897.
159. SAEFFTIGEN, A., Das Nervensystem der phylactolaemen Süßwasserbryozoen, in: Zool. Anz., Jg. 11, 1888.

160. SALENSKY, W., Bau und Metamorphose des Pilidium, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 43, 1886.
161. SARASIN, P. u. F., Ueber die Anatomie der Echinothuriden und die Phylogenie der Echinodermen, in: *Ergebn. naturw. Forsch. Ceylon 1884—86*, Vol. 1, Wiesbaden 1888.
162. SARS, G., On Rhabdopleura mirabilis, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 14, 1874.
163. SCHEPOTIEFF, A., Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chaetopoden und Brachiopoden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 74, 1903.
164. —, Zur Organisation von Rhabdopleura, in: *Bergen Mus. Aarbog*, 1904.
165. —, Ueber Organisation und Knospung von Rhabdopleura, in: *Zool. Anz.*, Vol. 28, 1905.
166. —, Zur Organisation von Cephalodiscus, in: *Bergen Mus. Aarbog*, 1905.
167. —, Ueber die Stellung der Graptolithen im zoologischen System, in: *Neue Jahrb. Mineral.*, Vol. 2, 1905.
168. —, Ueber einige Actinotrochen der norwegischen Fjorde, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 84, 1906.
169. SCHIMKEWITSCH, W., Ueber Balanoglossus Mereschkowskii, in: *Zool. Anz.*, Jg. 11, 1888.
170. —, Ueber die morphologische Bedeutung der Organsysteme der Enteropneusten, in: *Anat. Anz.*, Vol. 5, 1890.
171. —, Sur les relations génétiques des Metazoaires, in: *2. Congr. internat. Zool.*, 1893.
172. —, Zur Kenntniss des Baues und der Entwicklung des Dinophilus vom weissen Meere, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 59, 1895.
173. —, Ueber die Entwicklung von Telyphonus caudatus (L.) verglichen mit derjenigen einiger anderer Arachniden, *ibid.*, Vol. 81, 1906.
174. SCHNEIDER, K., *Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere*, Jena 1902.
175. SCHULGIN, M., Argiope kowalewskii, ein Beitrag zur Kenntniss der Brachiopoden, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 41, 1885.
176. SCHULZ, E., Aus dem Gebiete der Regeneration. III. Ueber Regenerationserscheinungen bei Phoronis Mülleri SEL. LONG, *ibid.*, Vol. 75, 1903.
177. —, IV. Ueber Regenerationserscheinungen bei Actinotrocha branchiata MÜLLER, *ibid.*, Vol. 75, 1903.
178. SEDGWICK, A., On the origin of metameric segmentation, in: *Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.)*, Vol. 42, 1884.
179. SEELIGER, O., Bemerkungen zur Knospenentwicklung der Bryozoen, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 50, 1890.

180. SEELIGER, O., Studien zur Entwicklungsgeschichte der Crinoiden (*Antedon rosacea*), in: Zool. Jahrb., Vol. 6, Anat., 1892.
181. SÉLYS LONGCHAMPS, M., Recherches sur le développement des Phoronis, in: Arch. Biol., Vol. 18, 1902.
182. —, Ueber Phoronis und Actinotrocha bei Helgoland, in: Wiss. Meeresuntersuch. Kiel, Vol. 4, 1904.
183. —, Développement postembryonnaire et affinités des Phoronis, in: Mem. Acad. Roy. Belg., Classe Sc., Vol. 1, 1904.
184. SEMON, R., Die Entwicklung der *Synapta digitata* und die Stammesgeschichte der Echinodermen, in: Jena. Z. Naturw., Vol. 22, 1888.
185. SHIPLEY, A., On *Phyrosoma varians*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 31, 1890.
186. SPENGLER, J. W., Die Enteropneusten, in: Fauna Flora Neapel, Monogr. 18, 1893.
187. THÉEL, H., Preliminary account of the development of *Echinus miliaris* L., in: Bih. Svensk. Vet. Akad. Handl., Vol. 28, 1902.
188. VANEY, C. et A. CONTE, Recherches sur le *Rhabdopleura Normani* ALLMAN, in: Rev. Suisse zool., Vol. 14, 1906.
189. VERWORN, M., Zur Kenntniss der Süßwasser-Bryozoen, in: Zool. Anz., Jg. 4, 1881.
190. WAGENER, R., Ueber den Bau der *Actinotrocha branchiata*, in: Arch. Anat. Physiol., 1847.
191. WELDON, W., *Dinophilus gigas* n. sp., in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 25, 1886.
192. VAN WIJHE, J. W., Die Betheiligung des Ectoderms an der Entwicklung des Vornierenganges, in: Zool. Anz., Jg. 9, 1886.
193. —, Beiträge zur Anatomie der Kopfreion des *Amphioxus lanceolatus*, in: Petrus Camper, Vol. 1, 1901.
194. WILLEY, A., The later larval development of *Amphioxus*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 32, 1891.
195. —, Studies on the Protochordata, *ibid.*, Vol. 34, 1892.
196. —, *Amphioxus* and the ancestry of the Vertebrates, in: Columb. Univ. biol. Ser., Vol. 2, 1894.
197. —, On *Ptychodera flava*, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 40, 1898.
198. —, Remark on some recent work on the Protochorda with a condensed account on some fresh observation on the Enteropneusta, *ibid.* (N. S.), Vol. 42, 1899.
199. —, Zoological results based on material from New Britain, New Guinea, Loyalty Islands etc. Part 3. Enteropneusta from the South Pacific. Cambridge 1899.
200. —, *ibid.* Part 4. Contribution to the natural history of the pearly *Nautilus*. I. Personal Narrative: Cambridge 1902.

201. WILSON, E., The origin and significance of the metamorphosis of Actinotrocha, in: Quart. Journ. microsc. Sc. (N. S.), Vol. 21, 1881.
 202. WIMAN, C., Ueber Diplograptidae LAPW., in: Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, Vol. 1, 1892.
 203. —, Ueber Monograptus GEINITZ, *ibid.*, 1892.
 204. —, Ueber die Graptolithen, *ibid.*, Vol. 2, 1895.
 205. —, The structure of the graptolites, in: Nat. Sciences, Vol. 9, 1896.
 206. —, Ueber Dictyonema cavernosum, in: Bull. Geol. Inst. Univ. Upsala, Vol. 3, 1896.
 207. —, Ueber den Bau einiger gotländischen Graptolithen, *ibid.*, 1896.
 208. ZIEGLER, H., Ueber den derzeitigen Stand der Coelomfrage, in: Verh. Deutsch. zool. Ges., 1898.
 209. —, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der niederen Wirbeltiere, Jena 1902.
 210. ZITTEL, K., Handbuch der Paläontologie, Vol. 1, München und Leipzig 1875—1881.
 211. YATSU, N., On the development of Lingula anatina, in: Journ. Coll. Sc. Japan, Vol. 17, 1902.
-

Erklärung der Abbildungen.

Allgemeine Bezeichnungen.

- d* dorsal
v ventral
r rechte
l linke Partie, Wand etc.
 z. B.: *d. Mes* dorsales Mesenterium
v. Mes ventrales Mesenterium
l. He linkes Halsregioncöloium
v. He rechtes Halsregioncöloium usw.

<i>A</i> After	<i>Kl</i> Kanal
<i>Ah</i> Afterhügel	<i>Kn</i> Knospe
<i>Ax</i> Axialwand	<i>Knec</i> Knospencöloium
<i>Bg</i> Bindegewebe	<i>Knst</i> Knospenstiel
<i>Bl</i> Bläschen oder Erweiterungen	<i>Knste</i> Knospenstieleröloium
<i>Cgl</i> Cerebralganglion	<i>Ks</i> Kopfschild
<i>Cut</i> Cuticula	<i>Ksc</i> Kopfschildcöloium
<i>D</i> Drüse	<i>Ksp</i> Kopfschildporus
<i>Dph</i> Diaphragma	<i>Kspt</i> Kiemenspalte
<i>dSb</i> dunkle Substanz	<i>L</i> Lophophor
<i>dsS</i> durchsichtige Substanz	<i>La</i> Lophophorarm
<i>E</i> Ei	<i>Lac</i> Lophophorarmcöloium
<i>Ed</i> Enddarm	<i>Lft</i> Längsfalte
<i>Ep</i> Epistom	<i>Ln</i> Lateralnerv
<i>Eph</i> u. <i>Epk</i> Epistomböhle	<i>M</i> Muskelfibrillen
<i>Epz</i> Epithelzellen	<i>Md</i> Mitteldarm
<i>Fl</i> Falte	<i>Mes</i> Mesenterium
<i>fw</i> frei sich erhebendes Wohnrohr	<i>Mg</i> Magen
<i>G</i> Gefäß	<i>Ms</i> Mundspalte
<i>g.As</i> großer Armsinus	<i>Ml</i> Mantel.
<i>H</i> Herz	<i>Msp</i> Medianseptum
<i>Hbl</i> Herzblase	<i>Nph</i> Nephridium
<i>He</i> Halsregioncöloium	<i>Nphk</i> Nephridialkanal
<i>hdN</i> hinterer Dorsalnerv	<i>Nt</i> Notochorda
<i>Hrk</i> Halsregionkanal	<i>Ntu</i> Notochordaanlage
<i>Inv</i> Invagination	<i>Oe</i> Ösophagus
<i>iR</i> innerer Raum	<i>Oef</i> Öffnung
<i>iSt</i> innerer Stab	<i>Or</i> Ovarium
<i>k.As</i> kleiner Armsinus	<i>Ord</i> Oviduct

<i>Orh</i> Ovarialhülle	<i>Szs</i> Schicht der spindelförmigen Zellen
<i>Orm</i> Ovarialmesenterium	<i>Szw</i> Seitenzweig
<i>Ped</i> Pedunculus	<i>T</i> Tentakel
<i>Perp</i> Peritonealepithel	<i>Tr</i> Tentakelcölom
q^1, q^2 Quersepta der Knospen	<i>Tr</i> Trichter
<i>Rc</i> Rumpfcölom	<i>Ur</i> Urdarm
<i>Rg</i> Ringelung	<i>Vd</i> Verdickung
<i>Rm</i> Ringmuskulatur	<i>Vgw</i> Virgulawand
<i>Skr</i> schwarze Schicht	<i>Vrg</i> Virgula
<i>Stc</i> Stielcölom	<i>Wr</i> Wohnröhre
<i>Std</i> Stomodäum	<i>Wrd</i> Wohnröhrenverdickung
<i>Stg</i> Stielgefäß	<i>Zr</i> Zwischenraum
<i>St. M</i> Stielmuskulatur	

Tafel 12.

Fig. 1. Längsschnitt durch einen Rand der Endvertiefung des Stieles mit 2 längs getroffenen Knospen in den Stadien A (*Kn. A*) und B (*Kn. B*). 350 : 1.

Fig. 2. Querschnitt durch die 1. Knospenanlage (Stadium A). 350 : 1.

Fig. 3—4. 2 Querschnitte durch die Knospe im Stadium B. 305 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch den Rumpf der Knospe.

Fig. 4. Querschnitt durch die Kopfschildanlagen mit paarigen Cölomen.

Fig. 5—6. 2 Längsschnitte durch die Knospe im Stadium C. 350 : 1.

Fig. 5. Schnitt längs der rechten Knospenhälfte.

Fig. 6. Medianer Längsschnitt durch die ectodermale Invagination (*Iuv*).

Fig. 7—9 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium C dar. Die Richtungen der Querschnitte sind auf Fig. 6 angegeben. 350 : 1.

Fig. 7. Eine Partie des Querschnitts durch das 2. Segment in der Höhe der Mündungsstelle der ectodermalen Invagination.

Fig. 8. Querschnitt in der Höhe der hintern Partie der Invagination.

Fig. 9. Querschnitt durch den Rumpf unterhalb der Invagination.

Fig. 10—12 stellen Schnitte durch den Knospenstiel in ältern Knospenstadien dar.

Fig. 10. Flächenschnitt durch die Verbindungsstelle des Knospenstieles mit dem Stiel des Tieres. 100 : 1.

Fig. 11. Querschnitt durch die Ausgangsstelle des Cöloms des Knospenstieles aus dem Stielcölom des Tieres. 60 : 1.

Fig. 12. Querschnitt durch die proximale Partie des Knospenstieles, der äußerlich noch nicht von der Stielwand abgesondert ist. 100 : 1.

Fig. 13 u. 14. 2 etwas schief verlaufende Flächenschnitte durch die Knospe im Stadium D. Schemata. 171 : 1.

Fig. 13. Schnitt durch die dorsale Knospenpartie.

Fig. 14. Schnitt durch die ventrale Knospenpartie.

Fig. 15. Querschnitt durch die Knospe im Stadium D in der Höhe der proximalen Partie der ectodermalen Invagination. 300 : 1.

Fig. 16. Schema der Knospe im Stadium D. Dorsalansicht.

Fig. 17 u. 18. Schemata der Bildung des Urdarmes und dessen Beziehungen zum Stomodäum bei den Knospen im Stadium C (Fig. 17) und D (Fig. 18).

Fig. 19 u. 20. Schemata der Beziehungen des Stomodäumraumes zum Axialkanal der Notochordanlagen in den letzten Knospenstadien.

Tafel 13.

Alle Figuren dieser Tafel stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium E dar. 214 : 1.

Fig. 1. Querschnitt durch den Knospenstiel.

Fig. 2. Schnitt durch die hintere Partie des Rumpfes unterhalb der Darmanlagen.

Fig. 3. Schnitt in der Höhe der hintersten Partie der Darmschlinge.

Fig. 4. Schnitt in der Höhe der Mittelpartie des Rumpfes.

Fig. 5. Schnitt in der Höhe der vordern Partie des Rumpfes.

Fig. 6. Schnitt in der Höhe der Anlagen der Unterlippe.

Fig. 7. Schnitt in der Höhe der hintern Partie der Mundspalte.

Fig. 8. Schnitt in der Höhe der mittlern Partie der Mundspalte.

Fig. 9. Schnitt in der Höhe der Verbindungsstelle des Axialkanals der Notochordanlagen (*Ax*) mit dem Raum des Stomodäums.

Fig. 10. Schnitt in der Höhe der vordern Partie der Mundspalte.

Fig. 11. Schnitt in der Höhe der vordersten Partie des Stomodäums.

Fig. 12. Schnitt in der Höhe der Mittelpartie der Notochordanlagen.

Fig. 13. Schnitt in der Höhe der distalen Spitze der Notochordanlagen.

Fig. 14. Schnitt in der Höhe der Mittelpartie der Herzblase.

Fig. 15. Schnitt in der Höhe der vordersten Spitze der Herzblase.

Fig. 16. Schnitt durch die distale Partie des Kopfschildes. Schema.

Tafel 14a.

Fig. 1—8 stellen eine Serie von Querschnitten durch die Knospe im Stadium F dar. Die Schnitte sind nicht ganz genau quer getroffen, sodaß zuerst die linken und dann die rechten Organe der Knospenhälften hervortreten.

Fig. 1. Schnitt durch die hintere Partie des Knospenrumpfes. 100 : 1.

Fig. 2. Schnitt durch die vordere Partie des Knospentrumpfes. 100 : 1.

Fig. 3. Schnitt in der Höhe des linken Nephridialkanals. 200 : 1.

Fig. 4. Schnitt in der Höhe des linken Nephridialtrichters. 200 : 1.

Fig. 5. Schnitt in der Höhe der hinteren Partie der Mundspalte. 200 : 1.

Fig. 6. Schnitt in der Höhe der vorderen Partie der Mundspalte. 200 : 1.

Fig. 7. Schnitt in der Höhe der distalen Partie des Stomodäums. 200 : 1.

Fig. 8. Schnitt oberhalb des Afters in der Höhe der proximalen Partie der Notochordanlagen. 200 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch die Anlage der Notochorda mit dem Axialkanal der Knospe im Stadium E. 365 : 1.

Fig. 10—12. 3 Querschnitte durch die Verbindungsstelle des Axialkanals der Notochordanlagen mit dem Stomodäumraum in der Knospe im Stadium E.

Fig. 10. Schnitt durch die Verbindungsstelle des Axialkanals mit dem Stomodäumraum.

Fig. 11. Schnitt oberhalb der Verbindungsstelle, wo die Notochordanlagen noch nicht von der Stomodäumwand abge sondert sind. 300 : 1.

Fig. 12. Schnitt in der Höhe der distalen Partie des Stomodäums, das ventral von der Notochordanlage liegt.

Fig. 13—15. Querschnitte durch einen Nephridialkanal der Halsregion der Knospe im Stadium F. 500 : 1.

Fig. 13. Schnitt längs des äußeren Nephridial- resp. Halsregionporus.

Fig. 14. Schnitt quer zum Nephridialkanal.

Fig. 15. Schnitt durch den innern Nephridialtrichter.

Fig. 16. Längsschnitt durch die Notochordanlage der Knospe im Stadium F. 350 : 1.

Fig. 17—18. 2 Querschnitte durch die Herzblase und die distale Spitze der Notochordanlage einer Knospe im Stadium E, während der Bildung des Herzens. 305 : 1.

Fig. 17. Schnitt durch die vorderste Spitze der Notochordanlage.

Fig. 18. Schnitt durch die hintere Partie der Herzblase.

Fig. 19. Querschnitt durch einen Lophophorarm der Knospe im Stadium D. 200 : 1.

Fig. 20. Eine Partie des Schnittes durch die Endanschwellung des Lophophorarmes der Knospe im Stadium F. 285 : 1.

Fig. 21. Schnitt durch die erste Anlage des Oviducts einer Knospe im Stadium F. 305 : 1.

Fig. 22. Querschnitt durch die Anlage des Ovariums einer Knospe im Stadium F. 255 : 1.

Fig. 23. Schnitt längs des dorsalen Rumpfgefäßes der Knospe im Stadium F. 305 : 1.

Tafel 14b.

Fig. 1. Schema der Cölome bei Actinotrocha. Ansicht von der linken Körperseite.

Fig. 2. Der Kopf einer ältern Larve von Amphioxus. Dorsalansicht. Schema.

Fig. 3. Schema der Cöломveränderungen im Kopf von Amphioxus. Dorsalansicht.

Fig. 4. Längsschnitt durch das Epistom von *Cristatella mucedo*. 150 : 1.

Fig. 5 u. 6. 2 Querschnitte durch das Epistom von *Cristatella mucedo*.

Fig. 5. Querschnitt in der Höhe der Verbindung des Epistoms mit der Halsregion.

Fig. 6. Querschnitt durch die distale Spitze des Epistoms.

Fig. 7. Schema der vordern Körperpartie von *Cristatella mucedo*. Ventralansicht.

Fig. 8. Schema der Organisation der vordern Körperpartie von *Cristatella mucedo* in medianem Längsschnitt.

Fig. 9. Schema der Gesamtorganisation der Brachiopoden. Dorsalansicht.

Fig. 10. Eine Partie des medianen Längsschliffs durch eine Partie einer Kolonie von *Monograptus priodon* BARR. 40 : 1.

Fig. 11. Medianer Längsschliff durch eine Partie einer Kolonie von *Monograptus*. Schema.

Fig. 12. Querschliff durch die Virgula von *Monograptus*. 105 : 1.

Fig. 13. Querschliff durch die Virgula von *Monograptus* in der Höhe des Seitenzweigs der Virgula. 110 : 1.

Fig. 14. Querschliff durch eine Wohnröhre einer Kolonie von *Monograptus*. 30 : 1.

Fig. 15. Ein Flächenschliff durch die Virgula von *Monograptus*. 75 : 1.

Fig. 16. Partie eines Flächenschliffs der Virgula von *Monograptus*. 150 : 1.

Fig. 17. Flächenschliff durch eine Partie der Kolonie von *Monograptus* längs der Achse der Virgula. Halbschematisch.

Fig. 18. Schiefgehender Flächenschliff durch die obere Partie einer Kolonie von *Monograptus* in der Höhe der distalen, miteinander verwachsenen Partien der Wohnröhren.

Fig. 19. Schema einer Wohnröhre von *Monograptus*. Ansicht von hinten.

Inhalt.

Die Pterobranchier.

Anatomische und histologische Untersuchungen über
Rhabdopleura normani ALLMAN und *Cephalodiscus dode-*
calophus M'INT.

1. Teil.

Rhabdopleura normani ALLMAN.

1. Abschnitt.

Die Anatomie von *Rhabdopleura*

(in: Zool. Jahrb., Vol. 23, Anat., 1906, S. 463—524).

	Seite
I. Historisches	463
II. Geographische Verbreitung	467
III. Arten	470
IV. Die allgemeine Körperform	471
V. Das Kopfschild	478
VI. Die Leibeshöhle	481
VII. Der Lophophor	485
VIII. Der Darmkanal	488
1. Die Kiemenrinnen	489
2. Der Ösophagus und die Mundhöhle	491
3. Die Notochorda	494
4. Magen, Mitteldarm und Enddarm	496
IX. Das Nervensystem	499
X. Das Gefäßsystem	502
XI. Das Excretionssystem	504
XII. Die Muskulatur	506
XIII. Die Genitalorgane	507
XIV. Der kontraktile Stiel	511
XV. Der schwarze Stolo	514

2. Abschnitt.

Knospungsprozess und Gehäuse von Rhabdopleura

(in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1907, S. 193—238).

XVI.	Allgemeines über den Knospungsprozeß	193
XVII.	Die sterilen Knospen	199
XVIII.	Die Regenerationsknospen	200
XIX.	Die normalen Knospen	202
	1. Die jüngsten Knospstadien	202
	2. Das Knospstadium E	203
	3. Das Knospstadium F	204
	4. Das Knospstadium G	206
	5. Das Knospstadium H	208
	6. Das Knospstadium I	210
XX.	Der Bau der Wohnröhren	213
XXI.	Die Anfangsstelle der Kolonie	226

2. Teil.

Cephalodiscus dodecalophus M^TINT.

1. Abschnitt.

Die Anatomie von Cephalodiscus

(in: Zool. Jahrb., Vol. 24, Anat., 1907, S. 553—608).

I.	Historisches	553
II.	Geographische Verbreitung	557
III.	Bau der Wohnröhre	559
IV.	Allgemeine Körperform	561
V.	Das Kopfschild	564
VI.	Leibeshöhle	566
	1. Cölom des Kopfschildes	566
	2. Cölom der Halsregion	567
	3. Cölom des Rumpfes	570
VII.	Der Lophophor	571
VIII.	Der Darmkanal	576
	1. Ösophagus und vacuolisierte Rinnen	576
	2. Kiemenspalten	578
	3. Notochorda	580
	4. Magen und Enddarm	582
IX.	Das Nervensystem	584
X.	Das Gefäßsystem	586
XI.	Das Excretionssystem	590
XII.	Die Muskulatur	592
XIII.	Genitalien	593
XIV.	Der Stiel	595

2. Abschnitt.

Knospungsprozess von Cephalodiscus

(in: Zool. Jahrb., Vol. 25, Anat., 1907, S. 405—494).

XV. Der Knospungsprozess	405
1. Allgemeines	405
2. Die ersten Stadien der Knospentwicklung	407
3. Knospstadium D	409
4. Die letzten Stadien der Knospentwicklung	410
5. Bildung der innern Organe	413

3. Teil.

Vergleichend-anatomischer Teil.

I. Die Pterobranchier	418
II. Historische Übersicht der Literatur	424
III. Die Pterobranchier und die Enteropneusten	430
IV. Die Pterobranchier und die Chordaten	435
V. Die Pterobranchier und die Echinodermen	438
VI. Die Pterobranchier und die Phoroniden	443
VII. Die Pterobranchier und die Bryozoen	449
VIII. Die Pterobranchier und die Brachiopoden	453
IX. Die Pterobranchier und die Anneliden	456
X. Die Pterobranchier und die Graptolithen	458
XI. Über die Stellung der Pterobranchier im zoologischen System	470

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Kenntniss der Samenbildung bei *Ascaris megalcephala*.

Von

Alfred Mayer aus Hamburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel 15 16 und 2 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Durch die vergleichend spermatogenetischen Untersuchungen der letzten Jahre ist es mehrfach gelungen, sog. atypische Spermatozoen auf die normale geißeltragende Spermienform zurückzuführen. In seinem Vortrage über Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen, gehalten gelegentlich der Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft zu Marburg um Pfingsten 1906, hat Herr Prof. E. KORSCHULT auf die interessanten Resultate der in diesem Sinne gerichteten spermatologischen Untersuchungen zum Teil an der Hand von mikroskopischen Präparaten aufmerksam gemacht. Zu erwähnen ist hier die Arbeit von TÖNNIGES, dem es gelungen war, an den fadenförmigen von GILSON als kopflos beschriebenen Spermatozoen von *Lithobius forficatus* einen typischen, aus dem Kerne der Spermatide hervorgehenden Kopf nachzuweisen; ferner die schöne Untersuchung J. WAGNER's über die Spermatozome verschiedener Araneinen, durch die nachgewiesen werden konnte, daß die

scheibenförmigen reifen Samenkörper dieser Tiere ihre abweichende Form einem eigentümlichen Einrollungsprozeß ganz typischer geißeltragender Spermien verdanken, Beobachtungen, die sich durch die Untersuchung H. BÖSENBERG's namentlich betreffs der Genese des Acrosomas wesentlich vervollständigen ließen. Auch für die Spermatozoen der Phalangiden, die nach BLANC bikonvexe Zellen mit zentralgelegenen Kernen sein sollten, vermochte BÖSENBERG die Übereinstimmung mit den gewöhnlichen Spermatozoenformen zu beweisen.

Diese wichtigen Ergebnisse und andere nicht minder bemerkenswerte Resultate ließen nun die Annahme als berechtigt erscheinen, es möchten sich noch manche, womöglich alle aberrant geformten Spermatozoen in letzter Instanz auf die typische Geißelzellform zurückführen lassen, wofern nur ihre Genese eingehend studiert würde. Zu den Spermatozoen, deren total anders geartete äußere Gestalt einen Vergleich mit dem Flagellatentypus noch immer als sehr gewagt erscheinen läßt, gehören die Spermien der Decapoden und die der Nematoden, z. B. die kegelförmigen männlichen Samenelemente des Pferdespulwurmes. Indes die Tatsache, daß es unter den Samenkörpern der Nematoden auch solche gibt, die vielleicht eine Flagellatenähnlichkeit erkennen lassen, wie die Spermatozoen von *Oxyuris ambigua*, ermutigte dazu, die Spermien der *Ascaris megalcephala* trotz der wiederholten Male, wo gerade dieses Objekt Gegenstand spermatogenetischer Untersuchungen gewesen ist, unter obigem Gesichtspunkte einer erneuten eingehenden Beobachtung zu unterziehen.

Ausgehend von dieser Überlegung nahm SCHEBEN seine Arbeit „Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megalcephala*“ in Angriff und gelangte bei seinen Untersuchungen zu interessanten und merkwürdigen Ergebnissen. Es glaubte SCHEBEN nämlich, das Spermatozoon von *Ascaris megalcephala* wirklich in die Reihe der typischen mit Acrosoma, Kopf, Mittelstück und Geißel versehenen Spermatozoen einordnen zu können und es somit in einer Beleuchtung erscheinen zu lassen, die es von keinem der zahlreichen Autoren, die sich mit demselben Gegenstand beschäftigt hatten, je erfahren hatte.

SCHEBEN fand nämlich am spitzen Pol des Spermatozoons ein Gebilde, das in Bau und Entstehungsweise soviel Übereinstimmendes mit den typischen Acrosomen aufwies, daß er glaubte, es als „Spitzenstück“ bezeichnen zu müssen. Seine Annahme ferner, daß der Glanzkörper dem Kerne seine Entstehung verdanke, sowie die gelegentliche Beobachtung eines zarten Fädchens, das, von dem chromatischen

Bestandteil des Spermiums ausgehend, das Plasma durchzog und es an der Peripherie zu überragen schien, bewogen SCHEBEN, das Spermatozoon in einem der früheren Auffassung entgegengesetzten Sinne zu orientieren, und in der Tat erscheint es auf den ersten Blick recht einleuchtend, das Spermatozoon möge nach Art eines Projektils mit der Spitze nach vorn in das Ei eindringen, statt mit dem breiten, von den übrigen Autoren als Kopfseite beschriebenen Pole.

Da es SCHEBEN nicht gelungen war, für seine Behauptungen einen möglichst strikten und lückenlosen Beweis, namentlich betreffs der Genese des von ihm entdeckten „Spitzenstücks“ sowie des Glanzkörpers, zu erbringen, so veranlaßte mich Herr Professor KORSCHULT, die SCHEBEN'schen Befunde einer eingehenden Nachprüfung zu unterziehen, um entweder den noch fehlenden Nachweis zu führen und damit die Angaben SCHEBEN's zu vervollständigen, oder aber sie nach anderer Richtung zu ergänzen, bzw. sie richtigzustellen. Es handelte sich dabei vor allem um das von SCHEBEN beschriebene, als Perforatorium aufgefaßte Spitzenstück, durch welches das *Ascaris*-Spermatozoon eine von der bisherigen Auffassung ganz abweichende Deutung erfuhr.

Kurz bevor ich meine Arbeit in Angriff nahm, erschien eine Abhandlung von D. TRETJAKOFF: „Die Spermatogenese bei *Ascaris megalcephala*“ und etwa ein Jahr darauf eine solche von H. MARCUS, betitelt: „Ei- und Samenreife bei *Ascaris canis* (WERNER) (*Asc. mystax*)“, woraus sich ergibt, wie sehr noch immer das Studium der Keimzellen von *Ascaris* im Vordergrund des Interesses steht.

Da die Ansichten der genannten drei Autoren in wesentlichen Punkten beträchtlich voneinander abweichen, so mußte es auch in dieser Hinsicht erwünscht erscheinen, wenn möglich eine größere Klarheit in den Verlauf der offenbar besonders komplizierten Vorgänge bei der Samenbildung von *Ascaris* zu bringen.

Wie einleuchtend die Befunde SCHEBEN's nach seiner einheitlichen Darstellung auch anfänglich erscheinen, so bin ich auf Grund meiner recht eingehenden Beschäftigung mit dem Gegenstand nicht in der Lage, den SCHEBEN'schen Auffassungen beipflichten zu können. Das *Ascaris*-Spermatozoon läßt sich nach seiner Morphologie und Genese vorläufig nicht in die Reihe der typischen Spermien einordnen, obwohl man annehmen muß, daß es sich ebenfalls von der Grundform der Spermatozoen, dem Flagellatentypus, aus entwickelt hat. Freilich sollte man dafür Hinweise in seiner Entstehung sowohl wie vielleicht bei verwandten Formen erwarten. Die Vermutung liegt

zum mindesten nahe, daß sich bei anderen Nematoden Spermatozoen finden könnten, welche vielleicht noch gewisse Andeutungen der frühern Geißelzellform aufwiesen und sich somit auf diese zurückführen ließen, in ähnlicher Weise etwa, wie bei den Myriopoden, Arachnoiden und auch bei den Turbellarien neben atypischen Spermatozoen solche vorkommen, welche als typisch zu bezeichnen sind oder von der Geißelzellform nicht allzuweit abweichen. bzw. durch ihre Genese auf diese zurückgeführt werden können. Die Spermatozome von *Oxyuris ambigua* mit ihrem lang ausgezogenen, fast geißelartigen spitzen Ende, der mittelstückähnlichen Differenzierung an der Basis der vermeintlichen Geißel und dem Kerne im breiten kopfartigen Vorderende schienen einen Hinweis auf derartige Vorkommnisse zu geben und wurden von KORSCHULT u. HEIDER in solcher Weise gedeutet (Lehrb. d. vergl. Entwicklungsgeschichte, Allg. Teil, Lief. 1, p. 457). Leider ist die Kenntnis dieser Spermatozome, wie diejenige der Nematoden überhaupt, noch eine höchst unvollständige, sodaß sich irgendwie Sicheres nach dieser Richtung bisher nicht aussagen läßt. Sehr gerne hätte ich durch eigene Untersuchungen diese Lücke, wenn auch nur in bescheidenem Maße, ausgefüllt, und ich dachte ähnlich wie auch schon SCHEBEN an *Oxyuris ambigua* und andere Nematoden, doch erwiesen sich die Untersuchungen an *Ascaris* bereits als recht langwierig, sodaß ich von jenem andern Plan abzustehen genötigt war.

Wie weit ich auf Grund meiner Untersuchungen in verschiedenen Punkten von meinen Vorgängern abweiche, wird sich aus der folgenden Darstellung ergeben.

Material und Untersuchungsmethoden.

Zur Untersuchung gelangten fast ausschließlich die Geschlechtsschläuche solcher Tiere, die kurz nach dem Tode des Pferdes dem womöglich warmen Darm entnommen waren. Das Herauspräparieren der Geschlechtsorgane und die Übertragung in die Fixierflüssigkeit geschah genau nach den Angaben BRAUER's, d. h. die lebenden Tiere wurden in einer trockenen Präparierschale durch einen raschen Schnitt geöffnet und der ganze Inhalt der Leibeshöhle in die Konservierungsflüssigkeit gelegt. Da hier in Marburg kein Pferdeschlachthof existiert, so habe ich das Material auf den Zentralviehhöfen in Hamburg und Frankfurt a/M. sammeln und konservieren müssen. Für das freundliche Entgegenkommen, das mir dabei die Verwaltungen beider Schlachthöfe erwiesen, sei mir erlaubt, an dieser Stelle meinen besten Dank auszusprechen.

Zwecks Untersuchung der Geschlechtsprodukte lebender Tiere, die ich nur hier in Marburg vornehmen konnte, ließ ich mir frische Würmer, noch im Darne des Pferdes befindlich, durch Eilpaket aus Frankfurt a. M. senden. Die Beobachtungen, die vermittels des heizbaren Objektisches angestellt wurden, befriedigten mich wenig. Es mag dies daran gelegen haben, daß mir für diese Untersuchungen keine genügend lebensfrischen Tiere zur Verfügung standen, wenn auch die mir zugesandten Tiere, zumal wenn sie in die Wärme gestellt wurden, noch deutliche Lebenszeichen von sich gaben.

Zur Konservierung habe ich mich anfänglich der meisten der gebräuchlichen Fixierungsflüssigkeiten bedient, habe aber später fast ausschließlich Sublimat-Alkohol-Eisessig und HERMANN'Sche Lösung angewandt, welche Konservierungsmethode auch von meinen Vorgängern, speziell von BRAUER, als besonders vorteilhaft hingestellt sind. Zwecks guter Färbung der Mitochondrien wurde mit Vorteil auch die BENDA'Sche Konservierungsmethode benutzt (in: *Ergebn. Anat. Entw.-Gesch.* MERKEL-BONNET 1903, Vol. 12, p. 752). Eine sichere Methode zur guten Fixierung der weiblichen Organe kann ich ebensowenig angeben wie meine Vorgänger. Wenn auch bei der Konservierung der Uteri alle Sorgfalt angewandt wurde, so war ich nie sicher, auch wirklich brauchbare Bilder zu erhalten. Es kam vor, daß der Inhalt eines Receptaculum, wenn dasselbe einem ganz frischen Weibchen entstammte und zwecks rascheren Eindringens der Flüssigkeit abgeschnitten in HERMANN'Scher Lösung fixiert wurde, für die Untersuchung ganz ungeeignete Bilder lieferte, während ich hingegen von den Geschlechtsprodukten solcher Tiere, die für Kurszwecke einfach in 70 %igem Alkohol konserviert waren, Bilder erhielt, die an Klarheit nichts zu wünschen übrig ließen. Gute Uterusschnitte zu erhalten, ist daher immer mehr oder weniger Glückssache.

Gefärbt wurde fast ausschließlich mit HEIDENHAIN'Schem Eisenhämatoxylin mit und ohne Bordeauxvorfärbung. Daneben wandte ich die BENDA'Sche Mitochondrien-Färbung an, die schöne Resultate ergab, und nur in untergeordnetem Maße die Färbung mit DELAFIELD'Schem Hämatoxylin und die dreifache Färbung mit Safranin, Gentiana-violett, Orange G.

Die Dicke der Schnitte durch den Hoden betrug 2—5 μ ; durch den Uterus wurden Schnitte von 3—10 μ Dicke angefertigt.

Ich halte es für zweckmäßig, die einzelnen Bestandteile des Spermatozoons in ihrer Genese getrennt zu verfolgen, und beginne meine Darstellung mit der Beschreibung des Centrosoms.

Das Centrosoma.

Durch die Arbeit TRETJAKOFF'S ist die Frage nach der Herkunft des Centrosomas in den Samenelementen von *Ascaris megalocephala* wieder strittig geworden. Während BRAUER für *Asc. meg. univalens* die nucleäre Herkunft des Centrosoms durch eine lückenlose Serie von Abbildungen zu beweisen vermocht hat und das gleiche Verhalten auch für die Varietät *bivalens* wahrscheinlich machen konnte, stellt TRETJAKOFF die Existenz des Centrosoms im Kerne der Spermatocyten mit Nachdruck in Abrede. Da nach den BRAUER'Schen Angaben ein Zweifel an der Exaktheit seiner Untersuchung fast unmöglich erscheint, andererseits die Annahme, TRETJAKOFF hätte die Centrosomen im Kerne einfach übersehen, wenig Wahrscheinliches für sich hatte, so mußte die Lösung dieses strittigen Punktes von Interesse sein, um so mehr, als MARCUS für *Asc. mystax* die Angaben BRAUER'S hatte bestätigen können.

Wie kritisch BRAUER in der Beurteilung der Centrosome vorgeh. in der man bekanntlich sehr leicht Täuschungen ausgesetzt sein kann, geht aus folgenden Worten hervor: „Mein Erstaunen war groß, als mir das erste Tier von *univalens* die Centrosome im Kerne, nicht außerhalb derselben zeigte. Die Stadien bis zur fertigen Spindel ließen sich mit solcher Übersichtlichkeit und Leichtigkeit aneinanderfügen, daß ich die Zweifel, welche mir immer wieder an der Richtigkeit der Beobachtung wiederkehrten, unterdrücken mußte, vor allem konnte die Möglichkeit, es könnten die Centrosome infolge einer andern Schmittichtung nur scheinbar im Inneren, in Wirklichkeit aber außerhalb des Kernes liegen, mit voller Sicherheit ausgeschlossen werden.“

Das Centrosom läßt sich nach BRAUER mit Bestimmtheit zuerst im Kerne der Spermatocyten nachweisen, dessen vierteiliges Chromosom soeben fertig ausgebildet ist. Es hat die Form einer Kugel, deren Peripherie ausgezackt ist, in ihrer Mitte liegt das Zentralkorn, und das ganze Gebilde übertrifft an Größe bei weitem den Nucleolus, der auf diesem Stadium häufig in mehrere Teile zerfallen erscheint. Die Kugel streckt sich, das Zentralkorn teilt sich in zwei Teile, die Kugel folgt der Teilung, indem sie sich biskuitartig einschnürt, und das ganze Gebilde zerfällt nach Art der amitotischen

Zellteilung in zwei Hälften, die nun ebenfalls wieder Kugelgestalt annehmen. Die von den beiden neu entstandenen Centrosomen ausgehenden Fäden und Strahlungen heften sich an das chromatische Element an, nehmen es in ihre Mitte, treten dann durch eine Lücke der Kernmembran aus dem Kerne aus und bilden so mit dem Chromosom die fertige Spindel der ersten Reifungsteilung (BRAUER, p. 176—180).

Demgegenüber beschreibt TRETJAKOFF die Verhältnisse bei *Asc. meg. univalens* folgendermaßen. „Die Centrosomen treten immer in der Zahl von zwei auf und zwar im Protoplasma an einem Kernpole und so, daß sie nebeneinander zu liegen kommen. Ihre Gestalt entspricht der Beschreibung O. HERTWIG's. Indem sie sich nun in der Richtung zu den entgegengesetzten Kernpolen bewegen, bildet jede Sphäre einen flachen Kegel, der mit seiner konkaven Basis dicht der Kernmembran anliegt und an der Spitze ein intensiv sich färbendes Centrosom einschließt. An ihren Stellen angelangt, wandeln sich die Centrosomen in sphärische Körper um.“ Die Centrosomen BRAUER's sind nach TRETJAKOFF nichts anderes als schwarze Körnchen, vielleicht reduzierte Kernkörperchen, die von einem Haufen achromatischer Teilchen umgeben sind. Diese achromatische Substanz bildet eine regelmäßige oder in einer Richtung ausgezogene Sternfigur, von deren Fortsätzen nach allen Richtungen Lininfäden ausstrahlen (TRETJAKOFF, p. 396—397). Gegen die Centrosomennatur dieser Gebilde sprechen nach TRETJAKOFF folgende Tatsachen: sie haben keine biskuitartigen Formen; begegnet man im Kerne zwei solchen Sternfiguren, so erweisen sich ihre Zentralkörner und ihre Lininsphäre der Größe nach als verschieden; auf etwas älteren Entwicklungsstadien verliert die Sternfigur ihre Lininsphäre, während das schwarze Körnchen der Kernmembran anliegt; zu Anfang der ersten Teilung ist das ganze Gebilde verschwunden (TRETJAKOFF, p. 397). Mit diesen Auseinandersetzungen glaubt TRETJAKOFF, BRAUER des Irrtums überwiesen zu haben. Trotzdem schreibt er an einer andern Stelle: „Das Auftreten der Lininsphäre um die reduzierten Kernkörperchen herum ist mir ganz unverständlich geblieben.“

Wie schon erwähnt, bestätigt MARCUS die Angaben BRAUER's für *Asc. canis* und illustriert seine Befunde durch einige instructive Abbildungen.

Wenn es auch BRAUER nicht gelungen war, auch in den Spermatozyten von *Asc. meg. bivalens* das Centrosom im Kerne zu be-

obachten, so hielt er es doch für wenig wahrscheinlich, es möchte bei zwei so außerordentlich nahe verwandten Tieren ein so wichtiges Zellorgan wie das Centrosom zwei ganz verschiedenen Zellbestandteilen seine Entstehung verdanken, und so nahm er denn an, das Centrosom hätte auch bei der Varietät *bivalens* seine ursprüngliche Lage im Kerne, träte aber auf einem so frühen Entwicklungsstadium in das Plasma über, wo es wegen der Unzulänglichkeit unserer Untersuchungsmethoden noch nicht als solches mit Sicherheit im Kerne nachgewiesen werden kann. Die große Wahrscheinlichkeit, die diese Annahme BRAUER'S für sich hat, veranlaßte mich meinerseits zu postulieren, es möchte in vielen Fällen auch in den Spermatocten von *Asc. meg. univalens* das Centrosom auf einem derartig frühen Stadium den Kern verlassen. Danach hätte TRETJAKOFF ausschließlich Individuen dieser Art vor sich gehabt, während BRAUER so glücklich war, gleich bei dem ersten Tiere die Centrosome im Kerne aufzufinden. Die Tatsache, daß BRAUER nur zwei Individuen von *univalens* untersucht hat, von denen bereits das zweite Exemplar teilweise Verhältnisse aufwies, die er gewohnt war bei *bivalens* zu finden, bestätigt die Richtigkeit meiner Annahme.

Der erste Hoden von *Asc. meg. univalens*, den ich auf die Frage nach der Herkunft der Centrosome hin untersuchte, war in Sublimat-Alkohol-Eisessig mit der von SCHEBEN angegebenen Zusammensetzung konserviert. Die Spermatocten zeigten das Centrosom stets außerhalb des Kernes und zwar zuerst als zwei der Kernmembran von außen dicht anliegende intensiv schwarz tingierte Körnchen, die von einem granulationenfreien, stumpfkegelförmigen Plasmahof umgeben waren. Meine Fig. 1, Taf. 15 dürfte dasselbe zeigen wie die fig. 40, tab. 22 TRETJAKOFF'S, nur mit dem Unterschiede, daß ich von dem Körnchen ausgehend gut sichtbare Strahlung konstatieren konnte, die die Centrosomen-Natur dieses Gebildes noch deutlicher dokumentierten. Ob das zentrale Körnchen dem Centriol BOVERI'S entspricht, vermag ich nicht anzugeben, wie ich denn überhaupt der Frage nach dem feinem Bau der Centrosome nicht so nahe getreten bin, um mir über die noch strittigen Punkte ein festes Urteil erlauben zu können. Ein weiter vorgeschrittenes Stadium zeigt Fig. 2, Taf. 15. Die Centrosome sind von der Kernmembran in das Innere des freien Plasmahofes gewichen. Das zentrale Korn ist von einer Rindenschicht umgeben, von deren Peripherie die Strahlungen ausgehen. Da ich selbst auf einem so frühen Stadium, wie es Fig. 1, Taf. 15 offenbar darstellt, die Centrosome immer nur zu zweit im

Plasma habe auftreten sehen, so glaube ich annehmen zu dürfen, daß sie aus einem im Kerne liegenden Zentralkörperchen durch Teilung entstanden und dann ins Plasma gerückt sind. Dennoch habe ich nie mit Sicherheit die tatsächliche Existenz des Centrosoms im Kerne nachzuweisen vermocht. Wie kritisch man in der Beurteilung gewisser, von Strahlungen umgebener Körnchen sein muß, demonstrieren meine Figg. 3 u. 4, Taf. 15. Fig. 3 zeigt ein typisches Centrosom außerhalb des Kernes und im Kerninnern ein schwarzes Körnchen, das von einer deutlichen Strahlensonne von Lininfäden umgeben ist. BRAUER hat ganz ähnliche Gebilde wahrgenommen und ihre Centrosomennatur in Zweifel gezogen. In dem vorliegenden Falle handelt es sich sicher nur um ein gewöhnliches chromatoides Körnchen, vielleicht um ein Zerfallsprodukt des Nucleolus, denn das andere Centrosom befand sich ebenfalls außerhalb des Kernes und konnte als solches auf dem folgenden Schnitt der Serie aufgefunden werden (Fig. 4, Taf. 15).

Von einem der „Lininsphäre“ TRETJAKOFF's äquivalenten Gebilde vermochte ich in den Spermatocyten dieses Hodens nichts zu entdecken, wohl aber an einem andern Exemplar von *univalens*, das in HERMANN'scher Lösung fixiert war. Hier wies fast jeder Kern eine derartige „Lininsphäre“ auf. Fig. 5, Taf. 15 zeigt deren zwei von verschiedener Größe, die sich dem Auge als unregelmäßig gestaltete plasmatische Massen präsentieren, von deren Peripherie Lininfäden ausgehen. Das verschiedenartige Äußere dieser Gebilde veranlaßt mich, dieselben für Kunstprodukte, hervorgerufen durch die Konservierung, vielleicht für Niederschlagsprodukte koagulierten Kernsaftes zu halten. Liegt nun im Zentrum dieser Lininmassen zufällig ein gefärbtes Körnchen, wie sich solche als Zerfallsprodukte des Nucleolus immer im Kerninnern befinden, so wird es verständlich, wie leicht man geneigt sein kann, derartige Gebilde als Centrosome anzusprechen. Fig. 6, Taf. 15 zeigt eine solche „Lininsphäre“ im Kerne; das in einer Delle der Kernmembran im Plasma gelegene Centrosom zeigt allerdings eine von jenem rein akzessorischen Gebilde ganz abweichende Struktur. Ein dritter Hoden wies ganz ähnliche Verhältnisse auf. Auch hier konnte das Centrosom mit Sicherheit nur im Plasma erkannt werden.

Erst die Untersuchung der Spermatocyten eines vierten Männchens ließ das Centrosom und seine Teilungsstadien mit großer Deutlichkeit im Kerne wahrnehmen. Fig. 7, Taf. 15 zeigt das ungeteilte Centrosom neben dem vierteiligen Chromosom; in Fig. 8,

Taf. 15 hat sich die Halbierung des Zentralkornes bereits vollzogen, und das in die Länge gestreckte Centrosom weist eine biskuitartige Einschnürung auf; in Fig. 9, Taf. 15 hat die einschneidende Furche bereits zur Bildung zweier Tochtercentrosome geführt, die dann bald, indem sie das Chromosom in ihre Mitte nehmen, an entgegengesetzten Polen aus dem Kerne austreten. Den Moment des Austrittes gebe ich durch eine Abbildung nicht wieder, da man in bezug auf diesen Punkt zu leicht einer Täuschung ausgesetzt sein kann und nie mit Sicherheit anzugeben vermag, ob die Lücke in der Kernmembran durch das austretende Centrosom verursacht ist oder durch einen Schrumpfungs- und Auflösungsprozeß. Fig. 10, Taf. 15 zeigt ein Centrosom im Kerne, das andere bereits ins Plasma verlagert. Da alle diese Verhältnisse von BRAUER eine so eingehende Beschreibung erfahren haben, so beschränke ich mich auf die Wiedergabe dieser wenigen Bilder, möchte aber hervorheben, daß mir eine weit beträchtlichere Zahl von Präparaten zur Verfügung steht und daß diese Bilder auch von Herrn Prof. KORSCHULT und Herrn Dr. MEISENHEIMER, denen ich sie demonstriert habe, für einwandfrei gehalten worden sind. Es lag mir daran, den Beweis der nucleären Herkunft des Centrosoms zunächst nur für gewisse Fälle zu erbringen. Daß mir dies gelungen ist, dürfte schon aus den hier mitgeteilten Abbildungen zur Genüge hervorgehen. Damit dürfte für die Spermatogonien und Spermatoocyten von *Asc. meg. univalens* eine primäre Lage des Centrosoms im Kerne als sicher gelten.

Das Heranwachsen des Centrosoms bis zur fertigen Ausbildung der ersten Reifungsspindel, seine erneute Teilung für die zweite Spermatoocyteinteilung, alle diese Vorgänge sind bereits so eingehend beschrieben worden, daß sie einer Bestätigung entbehren können. Nicht so steht es hingegen mit der Kenntnis der Veränderungen, die das Centrosom nach der zweiten Reifungsteilung in den Spermatischen durchmacht. Nach den Angaben O. HERTWIG'S und BRAUER'S entzieht sich das Centrosom nach der zweiten Teilung dem Auge des Beobachters und soll in Form eines Zentralkornes in dem „kleinen kompakten, kugeligen Kern“ eingeschlossen sein, eine Ansicht, die auch SCHEBEN zu vertreten scheint. Die Richtigkeit dieser auf einer bloßen Annahme basierenden Behauptung hat MARCUS für *Asc. canis* zu beweisen versucht. Er hat beobachtet, wie das Centrosom von den Chromosomen nach der zweiten Teilung ringförmig umlagert wird und wie es dann in dem Maße, wie das Chromatin sich zu dem

kompakten Kügelchen verklumpt, unsichtbar wird. Mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit könnte dann eine im Kerne auftretende Vacuole mit einem zentralen Körnchen als Centrosom anzusprechen sein (MARCUS p. 454). Für ein unsichtbares Fortbestehen des Centrosoms im Kerne des Spermatozoons von *Asc. canis* spricht nach MARCUS ferner noch der Nachweis des Zentralkörperchens im männlichen Pronucleus.

In den Spermatiden von *Asc. megalcephala* hat nun TRETJAKOFF das Centrosom weiter verfolgen können und eine erneute Teilung des Zentralkornes beobachtet. Das Chromatin nimmt nach TRETJAKOFF das Zentrum der Zelle ein. Die aus der Teilung hervorgehenden Centriolen sollen im Plasma verbleiben, und zwar soll das eine seine definitive Lage in der Nähe des Kernes einnehmen, während sich das andere an die Peripherie der Zelle begeben soll. Die Beobachtung dieses Verhaltens soll sich für *bivalens* leichter anstellen lassen als für die andere Varietät.

Meine Untersuchungen ergaben die Richtigkeit der Beobachtung TRETJAKOFF'S bezüglich der Teilung des Zentralkornes unter gleichzeitigem Verschwinden der Sphärenstrahlen.¹⁾ Die Rindenschicht des kugelförmigen Centrosoms macht die Teilung des zentralen Körnchens nicht mit. Es scheint viel Wahrscheinliches für sich zu haben, daß dieser Bestandteil des Centrosoms zurückgebildet wird, wenigstens habe ich, wie auch TRETJAKOFF, in den Spermatiden nichts mehr davon wahrnehmen können. In Fig. 11, Taf. 15 hat sich die Teilung bereits auf dem Spindelstadium vollzogen; Fig. 12 u. 13, Taf. 15 geben den Moment wieder, wo die Chromosome im Begriff sind, in das Zentrum der Spermatide einzuwandern (Fig. 12 zeigt die Verhältnisse für *univalens*, Fig. 13 für *bivalens*).

In bezug auf das weitere Verhalten der geteilten Centrosome kann ich mit TRETJAKOFF nicht übereinstimmen. Ein Aneinanderweichen der beiden Centrosome habe ich nicht beobachtet. Verläuft anfänglich eine Verbindungslinie der beiden Centrosome zur Peripherie des sich ausbildenden Kernes tangential (Fig. 13, Taf. 15), so findet bald eine Drehung um 90° statt (Fig. 14 u. 15, Taf. 15), sodaß nun von einem proximalen und distalen Centrosom die Rede sein kann. Dann beobachtet man ein Einwandern beider Centrosome in

1) Auch STRUCKMANN hat in den Spermatiden von *Strongylus filaria* eine Teilung des Centrosoms in ein Doppelkorn wahrgenommen, das seinen Platz in unmittelbarer Nachbarschaft des Kernes bewahrt.

den Kern, der auf diesem Stadium ein helles Bläschen mit zentral gelagertem Chromatin darstellt (Fig. 15). Während das distale Centrosom nahe der Peripherie des Kernbläschens deutlich sichtbar liegen bleibt, entzieht sich das proximale Körnchen der Beobachtung. Gleichzeitig bemerkt man ein zartes Fädchen vom Chromatin zu dem peripheren Centrosom hinziehend. Ich glaube, daß dieses Fädchen durch Umbildung aus dem proximalen Centrosom entstanden ist, wenn auch die Möglichkeit, daß sich dieses dem Chromatin eng angelegt hat und das Fädchen einen Auswuchs des distalen Centrosoms darstellt, nicht von der Hand gewiesen werden kann. Von Interesse dürfte es sein, daß ich von dem distalen Centrosom ein in das Zellplasma austretendes Fädchen gesehen habe (Fig. 16, Taf. 15). Ich würde diese Beobachtung, die ich nur ein einziges Mal gemacht habe, nicht erwähnt haben, wenn SCHEBEN vom Kerne des reifen Spermatozoons ausgehend nicht ähnliches gesehen hätte und ein solches Fädchen nicht als Achsenfaden des Spermatozoons angesprochen hätte. Vielleicht haben wir es hier mit einer Art rudimentären Achsenfadens zu tun, eine Annahme, die für die Behauptung sprechen würde, es möchte sich das *Ascaris*-Spermatozoon aus geißeltragenden Spermien entwickelt haben. Als ein im Kerne gelegenes Fädchen mit Endknöpfchen läßt sich das Centrosom noch längere Zeit, während sich weitere Umbildungsprozesse in der Spermatide vollziehen, verfolgen (Fig. 17, Taf. 15). Später aber tritt das Centrosom mit gleichzeitigen Umbildungen des Kernes in so enge Beziehung, daß ich darauf erst eingehen kann, nachdem ich letztere besprochen habe. Ich wende mich daher nun der Betrachtung des Kernes zu.

Der Kern.

Da es nicht im Rahmen dieser Arbeit lag, die Ausbildung der Chromosome bei *Ascaris* auf die noch immer bestehenden Streitfragen hin von neuem zu untersuchen, so wende ich mich gleich der Betrachtung des Spermatidenkernes zu.

Die Frage, was in der Spermatide als Kern zu deuten ist, hat zu sehr differenten Auffassungen Veranlassung gegeben. SCHEBEN geht auf die Literatur darüber genauer ein. Ein kurzer Überblick über die Angaben der verschiedenen Autoren sei auch mir gestattet.

Bei den unvollkommenen optischen Hilfsmitteln, mit denen MUNK arbeiten mußte, präsentierten sich die Spermatiden als runde Zellen, bestehend aus einem hellern Zentrum und einer unregelmäßig

körnigen peripheren Masse. Die ganze helle, das Chromatin einschließende Partie bezeichnet MUNK als Kern. VAN BENEDEN beschreibt als Kern das Chromosom resp. bei *bivalens* die beiden zu einem kugelförmigen Körper zusammengeballten Chromosome. Auch O. ZACHARIAS, O. HERTWIG und TRETJAKOFF nehmen einen solchen, rein aus chromatischer Substanz bestehenden Kern an. MARCUS hält auch das kompakte Chromatinkügelchen des reifen Spermatozoons für den Kern, doch enthält dieser auch achromatische Substanz, insofern als er das Centrosoma einschließt. SCHEBEN schließt sich wiederum ganz der MUNKSchen Auffassung an. „Kern nenne ich beim Spermamid die chromatischen Elemente+Kernvacuole.“ Durch Einlagerungen von Microsomen in diese Kernvacuole nimmt dann nach SCHEBEN der Kern beträchtlich an Größe zu, um mit dem Zurücktreten der Granulationen den ganzen Raum innerhalb des Dotterkörnchenkranzes einzunehmen. Charakteristisch für diesen Kern ist seine durch Verdichtung des Caryoplasmas zunehmende Lichtbrechungsintensität, die allmähliche Annahme einer ovalen Gestalt sowie ein Verlagern des Chromatins an die Peripherie, das schließlich zu dessen gänzlichem Austritt aus dem Kerninnern führt. STRUCKMANN ist für *Strongylus filaria* bezüglich des Kernes zu einer der SCHEBEN'schen ganz analogen Auffassung gelangt. Er hat eine zentrale, das Chromatin und Centrosom umschließende Plasmapartie beobachtet, die gegen das übrige Zellplasma mit großer Schärfe abgesetzt war, und schreibt darüber: „Diese, das Chromatin und Centrosom einschließende differenzierte Region glaube ich mit voller Berechtigung als den Kern der Spermamide bezeichnen zu dürfen. Eine in dieser Weise von dem übrigen Zellkörper abgegrenzte, zentral gelegene, plasmatische Masse kann wohl kaum eine andere Deutung erfahren. Einwände gegen diese Auffassung würden sich allerdings an die Tatsache des Fehlens einer membranösen Abgrenzung des Kernplasmas gegen das Zellplasma heften können. Jedoch auch dies ist kein stichhaltiger Grund, die Kernnatur zu leugnen, da Kerne ohne Membran als existierend angenommen werden dürfen.“

Mein besonders auf die Ausbildung des Kernes gerichtetes Interesse führte mich zu folgenden Resultaten:

Nach der zweiten Reifungsteilung nehmen die beiden Chromosomen — ich stelle den Verlauf der Entwicklung für *bivalens* dar; für *univalens* ist er ganz analog — das Zentrum der jungen Spermamide ein, also die Stelle, die vorher das Centrosoma innehatte. Hier

angelangt verschmelzen die beiden Chromosome für gewöhnlich zu einer einheitlichen Kugel und umgeben sich mit einer hellen Flüssigkeitsvacuole (Fig. 15, Taf. 15). In diese Vacuole wandern die Centrosome ein, und das Ganze umgibt sich mit einer äußerst feinen Membran, die ich allerdings nur in seltenen Fällen wirklich zu beobachten vermochte (Fig. 15, Taf. 15). Hiermit hat sich der Kern der Samenbildungszelle nach der zweiten Teilung rekonstruiert; er setzt sich zusammen aus dem Chromatin, der achromatischen Vacuole und dem Centrosoma. Ich halte den hellen Hof um das Chromatin für die Kernvacuole, weil sich eine zarte membranöse Abgrenzung desselben gegen das Plasma hat konstatieren lassen, vor allem aber weil die Centrosome in diese Vacuole einwandern. Da die Centrosome aus dem Kerne hervorgehen, so ist es a priori schon sehr wahrscheinlich, daß sie, nachdem sie ihre Funktion erfüllt haben, ihren Ruheplatz im Kerne wieder einnehmen. Ich stimme also in bezug auf die Deutung des Kernes der jungen Spermatische mit SCHEBEN überein. Ein derartiges Aussehen des Kernes braucht uns nicht weiter wunderzunehmen, hat doch auch BÖSENBERG eine periphere Ansammlung von Caryoplasma in Form eines hellen unfärbbaren Raumes zwischen Chromatin und Kernmembran für die Spermatische von *Lycosa* beschrieben. In seiner weiteren Entwicklung geht der Kern jenen bekannten Kondensationsprozeß ein, wie er in so vielen spermatogenetischen Arbeiten beschrieben worden ist. Der helle flüssige Kerninhalt färbt sich, ebenso wie das Chromatin. Damit hört die Möglichkeit auf, die Centrosome noch weiter zu verfolgen.¹⁾ Das Endstadium ist ein kugelförmiges, intensiv färbbares Gebilde, an dem für gewöhnlich keinerlei Differenzierung wahrzunehmen ist. Dennoch läßt sich, wenn auch nicht ganz leicht, eine deutliche Kernmembran konstatieren. Erhält sich z. B. die Duplizität der Chromosome noch nach dem Verklumpungsprozeß, so erscheint die membranöse Kernbegrenzung als zarte Verbindungslinie in der Lücke zwischen den Chromosomen (Fig. 18 u. 19, Taf. 15). Besonders gut kann man die Kernmembran dann beobachten, wenn sich infolge eines Schrumpfungsprozesses der dunkel gefärbte Kerninhalt von der Peripherie abgehoben hat, wie es in instruktiver Weise Fig. 20, Taf. 15, Fig. 42, Taf. 16 darstellen dürfte.

Es erübrigt sich noch zu erwähnen, daß auch ich das gelegentliche

1) Auch STRUCKMANN hat in den letzten Reifungsphasen der Spermatische das Centrosom nicht mehr gesehen.

Auftreten von Vacuolen im Kerne beobachtet habe. TRETJAKOFF scheint sie für Artefakte, hervorgerufen durch die Konservierung, zu halten. „In den Spermatiden eines Spulwurms, der mit einer Mischung von gleichen Teilen Sublimatlösung und konzentrierter Essigsäure fixiert wurde, fanden sich sogar Kerne, die eine kleine helle Vacuole einschlossen.“ MARCUS hat im Zentrum der Vacuole ein schwarzes Korn beobachtet und hält die Möglichkeit nicht für ausgeschlossen, es könne dieses Gebilde mit dem Centrosom zu identifizieren sein. Er drückt sich aber sehr vorsichtig aus: „Wir könnten nun vermuten, dies sei das Centrosom, obgleich es auch natürlich eine ganz gewöhnliche Vacuole sein kann. Auffallend ist der Spermakern von fig. 27, wo um ein centrosomartiges Gebilde das Chromatin sichelförmig gelagert ist oder in fig. 27b, wo die „Vacuole“ wieder ein schwarzes Korn zeigt“, und weiter: „Ich glaube nicht, daß dies das Centrosom ist, denn ich habe es nicht weiter verfolgen können, und ich glaube, daß ihm keine weitere Bedeutung zukommt.“

Ein im Zentrum der Vacuole gelegenes Körnchen habe ich, trotz meines gerade hierauf gerichteten Augenmerkes, nie beobachten können. Dennoch kann auch ich die Eventualität, daß ein solches Körnchen tatsächlich existiert und dem Centrosom gleichzusetzen ist, nicht in Abrede stellen. Sicher ist für *Asc. meg.* wenigstens, daß das helle Bläschen nicht zum Centrosom gehört, denn ich habe solche Bildungen bereits in den Chromosomen der Reifungsspindel beobachten können (Fig. 39, Taf. 16). Das ganze Verhalten dieser bläschenartigen Gebilde spricht mir dafür, daß wir es in ihnen mit Kernsaftvacuolen zu tun haben. Bei dem Kondensationsprozeß, den der Kern eingeht, ist es leicht erklärlich, daß überschüssige Flüssigkeitsmengen aus ihm ausgeschieden werden müssen. Verschiedene Bilder, die auf einen derartigen Vorgang hindeuten, lassen sich leicht finden. Fig. 40, Taf. 16 zeigt den Kern einer Spermatide mit zentral gelegenen Bläschen. In Fig. 42, Taf. 16 liegt die Vacuole hart an der Peripherie des chromatischen Kerninhaltes. Die gezeichnete Kernmembran ist auf dieselbe Weise sichtbar geworden wie die meiner Fig. 20, Taf. 15, denn ich fand beide Bilder auf demselben Präparat. Fig. 41, Taf. 16 dürfte den Moment des Austrittes des flüssigen Kerninhaltes ins Plasma sehr schön demonstrieren. Die Kernmembran hat sich, dem Drucke der unter ihr angesammelten Flüssigkeitsmengen offenbar nachgebend, stark vorgewölbt. Dadurch ist auch das Centrosom wieder sichtbar geworden, sodaß von dem Bläschen mit dem eingeschlossenen Centrosom leicht eine Ähnlich-

keit mit einer Sphäre vorgetäuscht wird. Auch an dem im Ei gelegenen Spermakern trifft man nicht selten Vacuolen an (Fig. 43, Taf. 16).

Wir kommen demnach zu folgender Definition des Kernes: Der Kern des reifen Spermatozoons ist ein kugelförmiges, mit HEIDENHAIN'schem Hämatoxylin intensiv schwarz färbbares Gebilde. Er setzt sich aus chromatischer und achromatischer Substanz zusammen, ist umgeben von einer Kernmembran und enthält das Centrosoma. Der Kern weist demnach alle wesentlichen Bestandteile eines gewöhnlichen Spermatozoenkernes auf; dazu kommt allerdings, daß er, als eine ihm zukommende höchst ungewöhnliche Eigentümlichkeit, noch das Centrosom in seinem Innern birgt. Gelegentliche Flüssigkeitsansammlungen treten in Form von Vacuolen auf, deren Inhalt ausgeschieden wird.

Für der Wirklichkeit am meisten entsprechend halte ich demnach folgende Auffassung L. AUERBACH's: „Der Kopf enthält in seinem Innern noch einen sehr wichtigen Bestandteil, nämlich eine runde Höhle und in dieser schwebend ein ziemlich großes, scharf begrenztes stark lichtbrechendes und sehr tingibles Kügelchen, das nach VAN BENEDEN den Kern der Zelle darstellt. Vielleicht wäre es noch zutreffender, die erwähnte Höhle als Kernhöhle, und die in ihr eingeschlossene Kugel als einen Inhaltkörper des Kernes anzusehen, um so mehr als jene Höhle nicht ganz selten durch eine freilich feine, aber öfters an der caudalen Seite der Höhle sehr verstärkte Linie als Ausdruck einer Kernmembran begrenzt ist.“

Die Bilder SCHEBEN's stimmen mit den meinigen im wesentlichen überein; nur ihre Deutung ist eine verschiedene. SCHEBEN's fig. 1 entspricht meinen Figg. 15—17, Taf. 15, abgesehen davon, daß SCHEBEN das Centrosom nicht gesehen hat. In den SCHEBEN'schen figg. 2—10 ist der Kern nur das schwarze Chromatinkügelchen, das auf den gezeichneten Stadien seine Bestandteile nicht mehr erkennen läßt. Die vermeintliche achromatische Kernsubstanz SCHEBEN's ist Zellplasma. Abgesehen davon, daß ich, wie ich bei der Besprechung der Mitochondrien noch des näheren auseinanderzusetzen haben werde, in der Lage bin, die rein plasmatische Natur des SCHEBEN'schen Achromatins zu beweisen, so spricht doch noch manches andere gegen die Behauptung SCHEBEN's: Das gänzliche Fehlen einer Kernmembran, das eigentümliche Ausstrecken „pseudopodienartiger Fortsätze“ und schließlich das Auswandern sämtlichen Chromatins, was, soweit ich die Literatur kenne, nirgends beschrieben ist.

Allerdings will auch STRUCKMANN eine völlige Trennung von Chromatin und achromatischer Substanz wahrgenommen haben. Die eigentümlichen Veränderungen, die letztere erleidet, bis in den reifen Spermatozoen von ihr nichts mehr nachzuweisen ist — STRUCKMANN läßt den aus seinem „Kern“ hervorgehenden Glanzkörper „verloren“ gehen — sprechen gegen STRUCKMANN'S Auffassung vom Kerne. Auch für *Strongylus* möchte ich daher eher solche Verhältnisse für existierend annehmen, wie ich sie soeben für *Ascaris* beschrieben habe. Auch ließe sich dann das Verschwinden des Centrosoms durch Eintritt in den stark färbbaren Kern viel ungezwungener erklären als durch eine in seiner Färbbarkeit eingetretene Veränderung.

Die Mitochondrien.

Wenn ich die im Plasma der Spermatide und des Spermatozoons auftretenden Microsome mit dem Namen Mitochondrien belege und sie damit den BENDA'schen Fadenkörnern identisch setze, so tue ich dies aus zwei Gründen. Sie nehmen die von BENDA als für die Mitochondrien charakteristisch geltende Färbung an und treten zur Bildung eines Mitochondralkörpers zusammen, der für das Spermatozoon höchst wahrscheinlich ein Schutz- und Stützorgan sein dürfte.

Verfährt man in der von BENDA angegebenen Weise mit der Konservierung des Hodens und der Färbung der Schnitte, so gehen aus der komplizierten Prozedur die Mitochondrien als intensiv violett gefärbte Körnchen hervor, während die plasmatischen Granulationen schwarz bläulich gefärbt erscheinen und das Chromatin eine braunrote Farbe annimmt. Sehr gut für die Darstellung der Mitochondrien eignet sich auch die Fixierung des Hodens mit ZENKER'scher Lösung und die Färbung mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin. Die plasmatischen Granulationen — ich werde sie von jetzt ab, um Verwechslungen zu vermeiden, „Glanzkörper-Granulationen“ nennen, da, wie ich später zeigen werde, der Glanzkörper aus ihnen hervorgeht — sind dann ebenfalls blaßbläulich gefärbt, während die Mitochondrien als schwarz tingierte scharf konturierte Körnchen mit großer Deutlichkeit ins Auge fallen. Weniger gut gefärbt und scharf gegen die Glanzkörpergranulationen abgehoben, lassen sich die Mitochondrien bei Konservierung mit Sublimat-Alkohol-Eisessig oder HERMANN'scher Lösung und Färbung mit Eisenhämatoxylin zur Anschauung bringen. Manchmal fand ich sie sogar gar nicht gefärbt.

Bei gelungener Färbung sieht man die Mitochondrien zuerst nach der zweiten Reifungsteilung im Plasma der jungen Spermatoide gleichmäßig verteilt auftreten (Fig. 18, 21, Taf. 15). Die auffallende Tatsache, daß die Fadenkörner gleichzeitig mit dem Schwinden jener eigentümlichen, von O. HERTWIG zuerst beschriebenen stäbchenförmigen Elemente der Glanzkörpergranulationen in die Erscheinung treten, sowie ihre anfängliche Lage in den Zwischenräumen der bedeutend größern Granulationen veranlaßt mich zu behaupten, es möchten jene Stäbchen die Mitochondrien aus sich hervorgehen lassen. Das sicherste Kriterium für die Gleichartigkeit beider Gebilde wäre die gleiche Färbbarkeit nach der BENDA'schen Methode. Da ich auf diese Frage erst gegen Ende meiner Untersuchungen aufmerksam wurde, zu einer Zeit, wo mir kein nach BENDA konservierter Hoden mehr zur Verfügung stand, so mußte ich leider auf die Anwendung dieser Methode verzichten. Für die große Wahrscheinlichkeit dieser Behauptung sprechen allerdings noch manche andere Tatsachen, zuerst die Bildungsweise der Stäbchen aus den Mitochondrien ganz ähnlichen, im Plasma der Spermatozyten 1. Ordnung gelegenen Körnchen. TRETJAKOFF hat diesen Prozeß richtig dargestellt, und so beschränke ich mich darauf, die wichtigsten diesbezüglichen Daten dieses Autors wörtlich wiederzugeben: „Das zwischen den Granulationen gelegene Protoplasmanetz¹⁾ besteht hauptsächlich aus den erwähnten größern Mikrosomen, die allmählich eine immer größere Hämatoxylinfärbbarkeit gewinnen, während die ganz entwickelten Granulationen diese Fähigkeit verlieren und eine Rosafarbe annehmen.“ Weiter: „Die intensiv gefärbten Protoplasmanikrosomen verschmelzen miteinander zu länglichen, der Längsachse der Ovalkörner folgenden Stäbchen. Den größern Körnern mit unregelmäßiger Form liegen zwei oder drei Stäbchen in verschiedenen Richtungen, bis zu einem gewissen Grade in die Granulationensubstanz eingeschlossen und sind also nicht lediglich an der Oberfläche der letztern gelegen.“²⁾ Die Verschmelzung zu Stäbchen und Fädchen ist eine spezifische Eigentümlichkeit der Mitochondrien. Die Entstehungsweise der stäbchenförmigen Elemente spricht daher

1) Der Spermatozyten 1. Ordnung.

2) Für die Richtigkeit letzterer Behauptung spricht meine Fig. 5, Taf. 15. Die gezeichneten Granulationen weisen eine deutlich einschneidende Längsfurche auf, dadurch sichtbar geworden, daß an diesem Präparat die Stäbchen nicht gefärbt, vielleicht durch den Akt der Konservierung aufgelöst waren.

für ihre chondriogene Herkunft. Dadurch mag auch ihre Bedeutung verständlich erscheinen. Sie bilden eine Art festen Skelets, um die im Innern der Zelle sich abspielenden difficilen Teilungsvorgänge vor äußern Druckwirkungen zu schützen; daher auch ihre eigentümlich radiale Anordnung unter dem richtenden Einfluß der Centrosome.

Nachdem nun die in die Glanzkörpergranulationen eingebetteten Stäbchen verschwunden und statt ihrer die Mitochondrien im ganzen Plasma verteilt sichtbar geworden sind, beginnt bald ein Einwandern derselben in das Zentrum der Spermatide. Dies geschieht in demselben Maße, wie die mit ihrer noch näher zu erläuternden Verschmelzung beginnenden Glanzkörpergranulationen an die Peripherie rücken (Fig. 21, Taf. 15). Schließlich findet man im peripheren Plasma nur noch die kranzförmig zusammengelagerten Granulationen; die Mitochondrien haben sich im zentralen Teile dicht zusammengelagert und bilden um den Kern ein geschlossenes Ganze, das aber nicht ganz an den Kern herantritt, sondern eine körnchenfreie Plasmazone bestehen läßt, wie sie auch TRETJAKOFF abbildet (Fig. 22, Taf. 15). Der Mitochondrialkörper mit dem Kerne in der Mitte hebt sich vom übrigen Plasma scharf ab. Er entspricht dem achromatischen Bestandteile des SCHEBEN'schen Kernes, wie aus einem Vergleich der figg. 3—6 SCHEBEN's mit meinen Figg. 22—23 hervorgeht. Auch jene „pseudopodienartigen Fortsätze“ des vermeintlichen Kernes habe ich als gezackte Peripherie des Mitochondrienkörpers häufig angetroffen (Fig. 61, Taf. 16). TRETJAKOFF zeichnet die Mitochondrien einfach als schwarze Körnchen ein. Seine Bilder sind auf diese Weise weniger instruktiv. MARCUS findet es sehr merkwürdig „wie das Cytoplasma in zwei Teile gesondert ist, in einen innern körnigen und einen äußern, in dem der Dotter radiär angeordnet ist“ (MARCUS, p. 455). Sein anscheinend geringes Interesse für die Mitochondrien, „über deren Bedeutung wir nichts wissen“, hat ihn in bezug auf diesen Punkt im unklaren gelassen. Während der letzten Umbildungsphasen der Spermatiden macht der Mitochondrienkörper keine Veränderungen mehr durch. Er begibt sich mit der Wanderung des Kernes an den einen Pol des Spermatozoons und ist hier stets deutlich nachweisbar.

Es fragt sich nun, welche Bedeutung dem Mitochondrialkörper für das reife Spermatozoon zukommt. Ich glaube, ihm im wesentlichen rein mechanische Funktionen zuschreiben zu müssen. Er umgibt den Kern als fester Schutzpanzer, um ihn auf der Wanderung

des Spermatozoons von der Scheide bis zum Receptaculum gegen den Druck der Eier zu sichern. Wie gut diese feste Hülle ihrer Aufgabe genügt, zeigt die auf Schnitten durch den Uterus nicht selten zu machende Beobachtung von Spermatozoen, deren mitochondrienfreie Kopfkappe hart an der Grenze des Mitochondrialkörpers abgebrochen ist. Desgleichen bricht auch der Glanzkörper, wie überhaupt das ganze caudale Ende, leicht an dem Panzer ab, und man erhält dann Gebilde, die häufig zu falschen Deutungen Veranlassung gegeben haben (vgl. S. 525, Anm.) (Fig. 30, 31, Taf. 15). Für die Bedeutung der Mitochondrien als Stütz- und Schutzorgane ist in letzter Zeit KOLTZOFF in seiner Arbeit über die Spermien der Decapoden sehr warm eingetreten. Auch er hat die Vereinigung der Mitochondrien zu einem besondern Körper wahrgenommen und von diesem ausgehend die Bildung jenes eigentümlich starren Decapodenspermienskelets Schritt für Schritt beobachten können.

Mußte ich mich hinsichtlich der Deutung der Mitochondrien schon auf hypothetischen Boden begeben, so ist dies noch in erhöhtem Maße mit der andern Art geformter Plasmaeinschlüsse in den Samenzellen von *Ascaris* der Fall, den „granulations protoplasmiques“ VAN BENEDEN'S. Da, wie ich schon mehrfach zu erwähnen Gelegenheit hatte, aus diesen Granulationen der Glanzkörper des Spermatozoons hervorgeht, so wende ich mich jetzt der Betrachtung dieses vierten Teiles des *Ascaris*-Spermiiums zu.

Der Glanzkörper.

Nachdem die protoplasmatischen Granulationen nach der zweiten Reifungsteilung die von mir als Mitochondrialstäbchen beschriebenen Gebilde verloren haben, geben sie in der Regel ihre ovale Gestalt auf, um eine kugelförmige Form anzunehmen (Fig. 16—17, Taf. 15). Seltner beobachtet man eine gestreckte zylindrische Form. Anfänglich erscheinen sie noch ganz gleichmäßig im Plasma verteilt, nur um den Kern herum eine schmale Zone freilassend. Während dann aber die Mitochondrien in das Zentrum der Spermatide zu wandern beginnen, zeigen die Glanzkörpergranulationen die Tendenz, sich mehr und mehr dem peripheren Plasma zu nähern. Dabei tritt jene schon besprochene Sonderung zwischen Mitochondrien und Granulationen ein, die schließlich zu einer scharfen Trennung bezüglich der Lage dieser beiden Plasmaproducte führt. Da die Granulationen an Zahl ab, an Größe aber zunehmen, so scheint unter ihnen ein Ver-

schmelzungsprozeß stattzufinden. Die Kugelgestalt wird dabei zugunsten einer unregelmäßig scholligen Form aufgegeben, die, je nachdem wieviele Granulationen miteinander verschmolzen sind, größer oder kleiner an Umfang ist (Fig. 21, 22, Taf. 15). Durch dichtes Über- und Aneinanderlagern kommt dann die Form eines das Zentrum der Spermatide gürtelförmig umschließenden Granulationenkranzes zustande. Die weiteren Veränderungen bestehen nun darin, daß der anfangs geschlossene Gürtel an einer Stelle eine Lichtung aufzuweisen beginnt (Fig. 22, Taf. 15), dadurch hervorgerufen, daß der Kern und der ihn umgebende Mitochondrienkörper ihre bisherige genau zentrale Lage aufgegeben haben und auf ihrer Wandung an die Peripherie der Zelle bemüht sind, die schollenförmigen Plasmaproducte auseinander zu drängen (Fig. 23). Diese geben dem Druck auch nach und konzentrieren sich mehr und mehr an den der zukünftigen definitiven Lage des Kernes entgegengesetzten Pol der Spermatide. Meine Figg. 22—25 geben eine schöne Aufeinanderfolge von Stadien in dem sich abspielenden Prozeß wieder. Fig. 23 zeigt den Kern auf seiner „Wanderung“. Die Mitochondrien haben ihm bereits eine größere Öffnung gebahnt, die Granulationen haben sich am entgegengesetzten Pole zu umfangreichen Gebilden zusammengeballt, während die an der Austrittsstelle liegenden viel geringere Dimensionen aufweisen. In Fig. 24 hat der Kern bereits seine definitive Lage eingenommen. Die zukünftige Kopfpartie und das Hinterende des reifen Spermatozoons lassen sich nunmehr durch die einseitige Lage der Glanzkörpergranulationen deutlich erkennen (Fig. 25). Von nun ab ist bis zum fertigen Glanzkörper und damit zum ausgebildeten Spermatozoon nur noch ein kleiner Schritt. In Fig. 26, Taf. 15 hat der weiter vor sich gehende Verschmelzungsprozeß bereits zur charakteristischen Kegelform des Glanzkörpers geführt. Eine an der Oberfläche mit großer Deutlichkeit erkennbare Felderung, hervorgerufen durch die einzelnen Schollen noch oberflächlich trennende Furchen, weist darauf hin, daß der Verschmelzungsprozeß noch nicht zum Abschluß gelangt ist und daß noch eine innigere Verschmelzung bis zur Ausbildung des kompakten, einheitlichen Glanzkörpers erforderlich ist. Indem nun auch diese Furchen verschwinden und das Ganze eine etwas schlankere Gestalt annimmt, hat der Glanzkörper seine definitive Form angenommen (Fig. 29). Dieser letzte Prozeß kann sich nun sowohl in der Samenblase des Männchens als auch nach der Übertragung im weiblichen Tiere abspielen. Fig. 28 gibt ein Spermatozoon mit fertig

ausgebildetem Glanzkörper aus dem Ductus ejaculatorius wieder. Das in Fig. 27 abgebildete Spermatozoon entstammt dem Receptaculum seminis des Weibchens. Sein Glanzkörper läßt noch eine gut sichtbare Felderung erkennen. Mit der Fertigstellung des Glanzkörpers ist dann auch die letzte Phase in der Genese des Spermatozoons beendet. Alle wesentlichen Umbildungen von der Spermatide bis zum reifen Spermatozoon vollziehen sich demnach im männlichen Tiere.

Bezüglich der letzten Vorgänge in der Entwicklung der Spermatide gehen die Ansichten der Autoren außerordentlich weit auseinander. Namentlich ist es die Frage nach der Genese des Glanzkörpers, die den Beobachtern erhebliche Schwierigkeiten in den Weg gelegt hat. Es soll im folgenden gezeigt werden, welcher Art diese Schwierigkeiten sind, und der Versuch gemacht werden, für die kontroversen Auffassungen der Autoren eine befriedigende Erklärung zu liefern. Es lohnt sich, zuvor einen kurzen Überblick über die Literatur zu geben.

Nach MUNK und SCHEBEN ist der Glanzkörper nucleärer Herkunft. MUNK schreibt: „Die zähe körnige Masse (der Verf. meint hiermit die Granulationen), die bisher eine breite Schicht um den Kern gebildet hat, wird allmählich immer schmaler, das helle Centrum, der Kern, nimmt mehr und mehr an Größe zu, bis endlich nur noch eine feine Schicht von Körnchen zwischen dem Kern und der Zellmembran übrig geblieben ist. Jetzt geht mit dem Kerne, der bisher ein mit flüssigem Inhalt prall erfülltes Bläschen war, eine bedeutende Änderung vor sich: er verdichtet sich zur Form einer hohlen Halbkugel, wobei sein Lichtbrechungsvermögen sehr zunimmt. Gleichzeitig ist auch die letzte schmale Schicht von Körnchen zwischen dem Kerne und der Zellmembran verschwunden.“ Unabhängig von MUNK ist SCHEBEN zu derselben Auffassung gelangt. Auch er läßt die Granulationen abgestoßen werden, ohne über das Wie und Wann dieses Vorganges etwas aussagen zu können, und läßt den Glanzkörper entstehen durch Verdichtung der zentralen Partie der Spermatide, seiner vermeintlichen Kernsubstanz, zu einem homogenen Gebilde. L. AUERBACH hat ebenfalls den Glanzkörper in genetische Beziehung zu dem Kerne zu bringen versucht, wenn er auch unter Kern nur das in eine Kernhöhle eingeschlossene Chromatinkügelchen versteht. Als Anfangsstadium beobachtete er eine

gebogene Scheibe, „die hart an der Grenze der Kernhöhle liegt, anscheinend ein verstärktes Stück der Kernmembran, an deren caudaler Seite darstellt“. . . „Aus der Mitte der Convexität dieser Scheibe aber scheint dann senkrecht ein Stab hervorzusprossen, der sich in der Achse des Schwanzteils bis gegen dessen Spitze hin verlängert, und dann durch Dickenwachstum die Kegelform ansfüllt. Darnach könnte dieser Körper sehr wohl gleichsam ein Auswuchs des Kerns sein, dadurch verursacht, daß unter Umständen, namentlich constant in manchen Individuen, der Kern einen Überschuß von kyanophiler Substanz bildet, die in der angegebenen Richtung successive abgesondert wird und somit im Schwanzteile den accessoriischen Körper formiert.“

Lediglich auf einer theoretischen Annahme beruht folgende Ansicht v. ERLANGER's über Bildungsweise und Bedeutung des Glanzkörpers: „Theoretische Gründe und Vergleiche mit der Umbildung der Spermatiden anderer Formen von Spermatozoen veranlassen mich, den Glanzkörper als einen echten Nebenkern, d. h. als einen Rest der Spindel der letzten Reifungsteilung aufzufassen. Das Auswachsen des Fortsatzes, welcher den Glanzkörper enthält, erinnert so lebhaft an die Bildung des Schwanzes der Spermatozoen anderer Formen, daß ich kein Bedenken trage, den ganzen Fortsatz als einen rudimentären Schwanz zu betrachten.“

O. ZACHARIAS schreibt: „Die Spermatide mit dem Kern in der Mitte und dem Kranz der Dotterschollen gelangen in den Uterus des Weibchens und machen hier Umbildungen bis zum fertigen Spermatozoon durch.“ Wie sich der Verfasser diese Umbildung vorstellt, davon wird nichts erwähnt. Nach VAN BENEDEN u. JULIN entsteht der Glanzkörper durch einen Umbildungsprozeß des Schwanzfortsatzes seiner Spermien vom type campanuliforme „Ce corps est un produit de transformation du protoplasme de la papille caudale“. Zu einer ganz ähnlichen Auffassung, wie sie die belgischen Autoren vertreten, hat sich auch TRETJAKOFF bekannt. Die Wanderung des Kernes an die Peripherie der Spermatide sowie ein Wachsen der Granulationen durch Verschmelzung hat TRETJAKOFF auch beobachtet, aber nur bis zu dem Stadium, wie es etwa meine Fig. 23, Taf. 15 repräsentiert. Auf diesem Stadium soll der Übertritt der Spermatide in die weiblichen Geschlechtswege erfolgen. Die Granulationen sollen hier keine weitem Verschmelzungen eingehen; ihre Aufgabe soll vielmehr darin bestehen, den Spermatiden auf ihrem langen Wege im Uterus einen Panzer „als zweckmäßige Schutzeinrichtung

gegen äußere Einflüsse“ zu liefern (TRETJAKOFF, p. 421). Entspräche diese Behauptung den Tatsachen, so müßten sich die Spermatozoen mit dem „Granulationenpanzer“ und „seiner breiten Öffnung, mittels derer das Kopfprotoplasma mit dem körnigen Zentralprotoplasma kommuniziert“, auch im Uterus auffinden lassen. Dagegen betont der Verfasser an einer andern Stelle ausdrücklich: „Ähnlich wie VAN BENEDEN und JULIN habe auch ich niemals im Uterus der *Ascaris* Spermatozoen mit einer soeben geschilderten Struktur zu Gesicht bekommen.“ Daher verliert TRETJAKOFF über ein vermutliches Schicksal des „Granulationenpanzers“ kein Wort der Erwähnung. Die Spermatozoen sollen, wenn sie das Receptaculum seminis erreicht haben, Gebilde sein, die dem type pyriforme VAN BENEDEN'S entsprechen, bestehend aus einem breiten Mittelstück, das vom Kern eingenommen wird, einem Kopfteil und einem Schwanzteil, der ebenso wie das Mittelstück aus körnigem Plasma besteht (TRETJAKOFF p. 419). In diesen Spermatozoen soll dann der Glanzkörper wie folgt entstehen: „Als dann tritt ein glänzender Kegelförmiger Körper, ein Merkmal vollständig ausgereifter Spermatozoen, in Gestalt eines kugelförmigen Körnchens hinter dem Kern auf. Das Körnchen reckt sich sodann in die Länge aus, dagegen erweitert es sich am vordern Ende und bildet somit ein Dreieck. Bei weiterem Wachstum nimmt die Hämatoxylinfärbbarkeit desselben ab, die Winkel erleiden eine Abrundung. Das ursprüngliche Körnchen erscheint stets im körnigen Protoplasma, später verdrängt der glänzende Kegel, indem er auswächst, die ihn umgebenden Mikrosomen nach der Peripherie des Schwanzfortsatzes zu.“

SCHUBERT hat bereits auf das sehr geringe Maß von Wahrscheinlichkeit aufmerksam gemacht, die eine derartig eigentümliche Umformungsweise des Schwanzplasmas für sich in Anspruch nehmen kann. Auch TRETJAKOFF wird sich der Schwäche seiner Beweisführung vielleicht wohl bewußt geworden sein, wenn er nachher schreibt: „Ein vollständig entwickelter Kegel zeichnet sich durch eine ebenso stark ausgesprochene lichtbrechende Fähigkeit sowie Hämatoxylinfärbbarkeit aus, wie die vollständig zur Entwicklung gelangten Spermatozoengranulationen am Ende des canalis deferens, weshalb eine gleiche chemische Zusammensetzung sowie eine gleichwertige Dichte dieser Bildungen füglich gemutmaßt werden kann.“ Vielleicht hat auch TRETJAKOFF an die Möglichkeit der Bildung des Glanzkörpers aus den Granulationen gedacht.

Der erste Autor, der den Glanzkörper aus der Verschmelzung

der plasmatischen Einschlüsse der Spermatide hervorgehen läßt, ist M. NUSSBAUM: „Die Weiterentwicklung der Samenkörner besteht darin, daß die großen glänzenden Körper immer mehr zusammenfließen. Zuerst klein und kaum zu zählen, werden sie bald größer und weniger an Zahl, bis sie schließlich einen zuckerhutförmigen glänzenden Körper darstellen, dem der Kern und das restierende Zellprotoplasma an der Basis anhaften.“ Details aus diesem Vorgang hat der Autor aber durch entsprechende Abbildungen nicht wiedergegeben, ebensowenig wie Angaben darüber gemacht werden, ob dieser Verschmelzungsprozeß im Hoden oder im Uterus stattfindet. Ähnlich begnügt sich K. C. SCHNEIDER mit der einfachen Bemerkung, daß der Glanzkörper aus den „Dotterkugeln“ hervorgehe.

MARCUS hat für das Spermium von *Ascaris canis* die Einzelheiten über diesen Vorgang genauer beschrieben und durch Figuren erläutert: „Die Dotterpartikel konzentrieren sich auf einen Pol der Spermatide, wodurch der entgegengesetzte Pol dotterfrei wird. . . . Nun sehen wir, wie die Konzentration immer weiter vor sich geht, bis endlich die immer kleiner gewordenen Dotterpartikel sich in Form eines hohlen Kegels angeordnet haben. Dies wird nun der Glanzkörper.“

Recht interessante und für unsere Auffassung von der Genese des Glanzkörpers wertvolle Angaben fand ich in der Arbeit von N. LÖWENTHAL über die Spermatogenese bei *Oxyuris ambigua*, dem einzigen Nematoden, dessen Spermien, soweit bekannt ist, eine geschwänzte Form aufweisen. Ich werde später noch Gelegenheit haben, eine Parallele zwischen den Spermatozoen von *Ascaris* und *Oxyuris ambigua* zu ziehen. Hier genügt es zu konstatieren, daß nach LÖWENTHAL auch der Schwanzanhang der Spermien von *Oxyuris ambigua* durch Verschmelzung kugeligter Plasmaproducte gebildet wird. „Es differenziert sich um den Kern herum ein besonders beschaffener und von der schmalen Randschicht der Zelle durch eine stark lichtbrechende Kontur sich scharf abhebender Raum. . . . In einer hell erscheinenden Grundsubstanz befinden sich stark lichtbrechende, rundliche, aber meist eckige Körner. . . . Im Verlaufe der weiteren Ausbildung dieser Zellen nimmt die Zahl der sich im Kernraum befindenden Kugeln ab; sie nehmen aber an Größe zu, und endlich gelangen wir zum Stadium, in welchem nur ein einziges kernartiges Gebilde — nennen wir es Pseudonucleus — im Kernraum hervortritt. . . . Er ist aus der Verschmelzung der kernartigen kleineren Gebilde hervorgegangen. . . . Der Pseudo-

nucleus verschiebt sich mehr und mehr nach der Peripherie hin und ragt endlich frei hervor. . . . Er zieht sich ferner an seinem frei hervorragenden Pole in einen spitzen und kurzen Ausläufer aus. . . . Der starr glänzende Teil verlängert sich immer mehr und geht in einen langen feinen homogenen Faden über, der oft leicht gewunden erscheint.“ Gegen eine Parallelisierung des Glanzkörpers mit dem Schwanzanhang vom *Oxyuris ambigua*-Spermatozoon würde nun die Angabe LÖWENTHAL's sprechen, daß die „lichtbrechenden Kugeln“ im Kernraum entstehen. Ich muß gestehen, daß für mich diese Angabe sehr wenig Wahrscheinliches hat. Betrachten wir die Abbildung LÖWENTHAL's, so sehen wir, wie der eigentliche Kern von dem „stark lichtbrechenden körnigen Raum“ durch eine deutliche Membran getrennt ist, eine Sonderung, die während der ganzen Genese des Spermatozoons erhalten bleibt.

Die wenig erfreuliche Tatsache, daß die Meinungen der Autoren so erheblich voneinander abweichen, findet eine Erklärung hauptsächlich in zwei Momenten:

1. Man trifft nur relativ selten Männchen mit völlig ausgereiften Spermatozoen an.

2. Man findet in den oberen Partien des Uterus, namentlich im Receptaculum seminis, zahlreiche Spermien, die keinen Glanzkörper besitzen und deren eigentümlich innige Beziehung zu gewissen zottenförmigen Zellen des Uterusepithels darauf schließen läßt, man möchte es in diesen Gebilden mit sich ernährenden Spermatiden zu tun haben.

Ich werde zu zeigen versuchen, daß sich meine Theorie sehr wohl mit diesen beiden Tatsachen in Einklang bringen läßt und ich somit instande bin, die von SCHEBEN und TRETJAKOFF gesehenen Bilder zu erklären und auf ihre Bedeutung hin zu prüfen.

Die figg. 1—6 SCHEBEN's stimmen mit den von mir gesehenen Bildern im großen und ganzen überein, mit dem Unterschiede, daß SCHEBEN den mitochondrienfreien Hof um das Chromatin nicht abbildet und keine Zellkontur angibt, sodaß die Granulationen mehr der Spermatide angelagert als im Protoplasma gelegen erscheinen. Die figg. 7—9 SCHEBEN's, die diese bloße Anlagerung der „Dotter-schollen“ an die Spermatide noch in erhöhtem Maße zeigen, sollen scheinbar für seine Auffassung sprechen, diese „überflüssigen“ Protoplasmamassen möchten abgeworfen werden. In der Tat findet man derartige anormal erscheinende Bilder, wie sie SCHEBEN in fig. 8 u. 23 zeichnet, nicht selten. Sie rühren daher, daß die Granulationen,

ähnlich wie der Dotter der Eier, infolge der Härtung der Hoden in Alkohol äußerst hart und resistent geworden sind, daher sich schlecht schneiden lassen und aus der Zelle hervorbrechen, um dann ein mehr oder weniger stark artifizielles Gebilde zurückzulassen. Die Granulationen liegen dann in Mengen im Lumen der Samenblase, und es erweckt wirklich den Eindruck, sie möchten, als für die Spermatide unbrauchbar gewordene Einschlüsse, von dieser abgeworfen sein. Die wohl erhaltenen Spermatiden, die sich auch dann aber immer antreffen lassen, überzeugen leicht von der Irrtümlichkeit dieser Ansicht. Wie seine figg. 9 u. 10 miteinander in Zusammenhang zu bringen sind, dürfte für SCHEBEN schwer zu erklären sein. Die Bemerkung: „Das verschiedenartige Aussehen der fig. 9 einerseits und der fig. 10 andererseits ist, abgesehen von dem bereits besprochenen Verlust der Dotterkörner; lediglich durch die Verschiedenheit der Tinktion bedingt; fig. 9 ist mit Pikrokarmín, fig. 10 nach HEIDENHAIN gefärbt“ halte ich bezüglich ihrer Richtigkeit für außerordentlich unwahrscheinlich. Jedenfalls möchte eine verschiedene Färbung gerade der Bilder, die doch beweisend für die vom Autor vertretene Auffassung sein sollen, sehr wenig zweckentsprechend sein. Tatsächlich würde sich die „Kernsubstanz“ der fig. 9 niemals mit Eisenhämatoxylin wie der Glanzkörper der fig. 10 gefärbt haben. Der mit Pikrokarmín gefärbte Glanzkörper der fig. 9 ist nichts anderes als das Plasma der Spermatide. Von einem bemerkenswerten Unterschied in der Struktur der vermeintlichen Glanzkörpersubstanz und dem schmalen Saum von Protoplasma ist auch nicht das Geringste zu sehen, geschweige denn von einer Membran, die doch den Glanzkörper umgeben soll. Die Mitochondrien sind in fig. 9 nicht angegeben und jedenfalls im Präparat schlecht gefärbt gewesen. Die letzten Entwicklungsstadien der Spermatiden im Hoden sind demnach SCHEBEN ebenso wie auch VAN BENEDEN und TRETJAKOFF vorenthalten geblieben.

Ich habe schon erwähnt, es hätte dies seinen Grund darin, daß die genannten Forscher keine völlig geschlechtsreifen Männchen vor sich gehabt haben. Auch ich muß sagen, daß die meisten der von mir untersuchten Männchen in der Samenblase noch unreife Samenelemente aufwiesen und ich weit weniger häufig so glücklich war, geschlechtsreife Individuen anzutreffen. Daß die Männchen nur zu einer bestimmten Jahreszeit reife Spermatozoen in der Samenblase besitzen, dürfte wohl nicht anzunehmen sein, da die Tiere doch immer unter den gleichen Existenzbedingungen leben. Ich bin viel-

mehr geneigt anzunehmen, es möchten sich die letzten Umbildungsphasen der Spermatide sehr rasch vollziehen, sich dann erst der Geschlechtstrieb einstellen und darauf die Tiere sofort zur Begattung schreiten.

Ich wende mich jetzt der Betrachtung der von VAN BENEDEN und TRETJAKOFF als Entwicklungsstadien der Spermatozoen beschriebenen Samenelementen zu, wie sie zahlreich im Receptaculum seminis zu finden sind.

VAN BENEDEN stellt bekanntlich 4 Typen von Spermatozoen auf, die er als aufeinanderfolgende Glieder einer Entwicklungsreihe auffaßt, bis hinauf zum type conoide, unserm reifen Spermatozoon. Die Anfangsglieder dieser Reihe sind Spermatozoen ohne Glanzkörper. Nach TRETJAKOFF sind dies die Folgestadien der Spermatide mit dem eingelagerten „Granulationenpanzer“. Sie haben auf ihrer Wanderung im Uterus diese Schutzeinrichtung auf eine mehr oder minder geheimnisvolle Art und Weise verloren. Der Glanzkörper entsteht dann nach demselben Autor auf die bereits angegebene Weise. Da hierbei das Spermatozoon nicht unerheblich an Größe zunimmt, muß es ernährt werden, und so erklärt sich seine Anlagerung an die Zellfortsätze des Uterusepithels in ungezwungener Weise.

SCHEBEN tritt der VAN BENEDEN'schen „Typen-Theorie“ mit Nachdruck entgegen, ist doch auch er der Meinung, die Samenbildung vollziehe sich in allen wesentlichen Punkten im männlichen Tiere. Er hält die VAN BENEDEN'schen Bilder für artifiziieller oder pathologischer Natur, hervorgerufen durch mangelhafte Konservierung. „Ferner spricht gegen die VAN BENEDEN'sche Auffassung auch die von mir zuerst gefundene Tatsache, daß im Uterus bzw. speziell im Receptaculum seminis, also an dem Orte, wo die Befruchtung sich abspielt, sich überaus charakteristische Nährzellen, die nur Spermatozome vom „type conoide“ in ungeheurer Anzahl beherbergen, sich befinden.“ So schreibt SCHEBEN in seinem Text. Betrachten wir aber die Abbildung, so sehen wir allerdings an den „Nährzellen“ eine große Anzahl von Spermatozoen haften; kein einziges aber weist den type conoide auf, d. h. nicht ein einziges besitzt einen Glanzkörper. Die Bilder entsprechen dem Text also nicht; sie zeigen vielmehr das Gegenteil. Ist die Funktion der zottenförmigen Zellfortsätze des Uterusepithels wirklich eine nutritive, so sind die an ihnen sitzenden Spermatozome ohne Glanzkörper Entwicklungsstadien, und damit wäre die SCHEBEN'sche Theorie zugunsten der VAN BENEDEN-TRETJAKOFF'schen Auffassung widerlegt.

Da ich zu beweisen vermocht habe, daß die Ausbildung der Spermatozoen bereits im Männchen zum Abschluß gelangt, so müssen die Spermatozoen vom type sphéroidale, pyriforme und campanuliforme sowie die „Nährzellen“ im Uterus notwendigerweise eine andere Deutung erfahren.

Die VAN BENEDEN-TRETJAKOFF'sche Entwicklungsreihe verläuft nicht in aufsteigender, sondern vielmehr in absteigender Richtung, d. h. die einzelnen Glieder derselben stellen Stufen in einem Umbildungsprozeß normaler Spermatozoen vom „type conoide“ dar.

Gewisse Befunde sprechen für die Richtigkeit dieser Behauptung. Die den Zellfortsätzen anhaftenden Spermatozoen zeigen nämlich überaus häufig ein Merkmal, das von den Autoren bisher nicht beschrieben worden ist, das aber geeignet ist, die Möglichkeit einer Entwicklung, wie sie von VAN BENEDEN und TRETJAKOFF angenommen wird, als recht problematisch erscheinen zu lassen. Es ist dies eine helle Differenzierung im Plasma jener Spermatozoiden, die in jeder Beziehung Lage, Kontur und Größe des Glanzkörpers nachahmt (Fig. 36, Taf. 15). Das gezeichnete Spermatozoid lag mit vielen gleichartigen Gebilden an einem Zellfortsatz (Fig. 38) und ist nur isoliert wiedergegeben. Es weist alle Eigentümlichkeiten eines normalen Spermatozoons auf, den Kern, umgeben vom Mitochondrienkörper, das Plasma, nur anstatt des Glanzkörpers jene helle Partie. Es wundert mich, daß keiner der Autoren auf diese Gebilde aufmerksam gemacht hat; gesehen sind sie zweifellos von SCHEBEN, was ich aus seiner fig. 43 entnehme. Häufig findet man an einem Zellfortsatze ausschließlich Spermatozoiden mit dem soeben beschriebenen Aussehen. Der mögliche Einwand, es möchte jene helle Partie ein normaler Glanzkörper sein, der zufällig nicht die Färbung angenommen hat, ist hinfällig, denn man findet auf demselben Schnitt in unmittelbarer Nähe dieser Gebilde immer ganz normal gefärbte Spermatozoen (Fig. 38), wie dies auch aus den Abbildungen von SCHEBEN und TRETJAKOFF hervorgeht. Eine befriedigende Erklärung für das Vorhandensein derartiger Spermatozoen findet man meines Erachtens nur in der Annahme, es möchten die mit den Epithelzellen so eng verbundenen Samenelemente sekundär ihren Glanzkörper verloren haben.

Von degenerierten Spermatozoen ist, soweit ich die Literatur kenne, bei *Ascaris* bisher nicht noch die Rede gewesen. In den weiblichen Geschlechtswegen findet man bekanntlich immer degene-

rierte Spermatozoen und muß sie antreffen, denn es können unmöglich alle Samenelemente zur Befruchtung gelangen. Daß derartige Degenerationsvorgänge nicht immer nach ein und demselben Modus zu verlaufen brauchen, ist erklärlich. Bei *Ascaris* werden wir z. B. andere Degenerationsvorgänge sich abspielen sehen an Spermatozoen, die im Uterus auf ihrer Wanderung zurückgeblieben sind (vgl. S. 535), als an solchen, die ins Receptaculum seminis gelangt sind, denn in beiden Fällen sind die Existenzbedingungen für die Spermatozoen ganz verschiedene. Hier einige wenige zwischen den Uterusepithelzellen scheinbar eingeklemmte und dadurch in ihrer Bewegung gehinderte Spermatozoen, dort Tausende nebeneinander, die, wie ich annehme und noch wahrscheinlich zu machen versuchen werde, dem assimilierenden Einfluß gewisser, nur in den oberen Teilen des Uterus befindlicher Zellen der Uteruswandung ausgesetzt sind. Bedenkt man nun, daß infolge mangelhafter Konservierung oder durch mechanische Einflüsse hervorgerufen sich zu diesen auf verschiedene Weise degenerierten Spermatozoen noch solche gesellen können, die pathologisch verändert sind, so wird man es erklärlich finden, daß man auf Schnitten durch die diversen Partien des Uterus außerordentlich viele verschiedene Bilder zu Gesicht bekommt und daß es nicht leicht ist, für das Zustandekommen diesen oder jenen Bildes immer gleich eine befriedigende Erklärung zu finden.

Uns interessieren hier zunächst nur die Degenerationsvorgänge, die zur Resorption des Glanzkörpers bis zu dessen völligem Schwund führen. Die Substanz des Glanzkörpers beginnt sich zu zersetzen in eine helle Flüssigkeit und einen stark tingierbaren Niederschlag, ein Vorgang, der sich in dem Auftreten von Vacuolen dokumentiert, die auch MARCUS an den Spermatozoen von *Ascaris canis* beobachtet hat. Zuerst klein und in geringer Zahl auftretend nehmen die Vacuolen bald an Zahl zu, um dann entweder zu einer großen Vacuole zusammenzufließen oder, indem sie für sich existierend bleiben, den ganzen Glanzkörper wie zerfressen erscheinen zu lassen. Von den überaus mannigfaltigen Bildern, die man von diesem Prozeß zu Gesicht bekommt, habe ich nur einige wenige wiedergegeben (Fig. 32—38); sie zeigen, wie der schwarze Niederschlag sich ganz gleichmäßig anordnen kann (Fig. 32), andererseits als ganz fein gekrümelte Substanz in die Erscheinung tritt (Fig. 33), und wieder anders als große Brocken in die Augen fällt (Fig. 34), wodurch die ganze Vacuole eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Zellkerne gewinnt. Fig. 35 zeigt ein Stadium, auf dem der Glanzkörper zum großen

Teile vom Rande „angefressen“ erscheint. Dabei fällt es auf, daß sich die Flüssigkeit in keiner Weise mit dem Protoplasma des Spermatozoons vermischt hat, wodurch die Kontur des Glanzkörpers gegen das Zellplasma deutlich erhalten geblieben ist. Diese bleibt auch bestehen, wenn sich der ganze Glanzkörper in eine einzige Flüssigkeitsvacuole verwandelt hat (Fig. 36). Diese erhält sich aber nicht lange, so daß wir schließlich Spermatozoiden finden, deren Glanzkörper vollständig geschwunden ist (Fig. 37). Sie entsprechen dem type pyriforme VAN BENEDEN'S¹⁾ und gehen die schon mehrfach erwähnte innige Verbindung mit den papillenförmigen Epithelzellen der Uteruswandung ein, die manche Beobachter zu der Annahme geführt hat, man möchte es hier mit sich ernährenden, in der Entwicklung begriffenen Spermien zu tun haben.

Ein Querschnitt durch einen Zellfortsatz mit den rosettenförmig angeordneten Spermatozoen weist ja auch eine nicht zu leugnende Ähnlichkeit mit einem Cytophor auf, wie ihn z. B. CALKINS für *Lumbricus* beschrieben hat. TRETJAKOFF hat beobachtet, daß sich jedes Spermatozoid an die Fläche des Zellfortsatzes mit dem Kopf anschmiegt (TRETJAKOFF, p. 418), SCHEBEN hingegen betont nachdrücklich ein Anhaften der Spermatozoen mit dem spitzen „Vorderende“, das dem Schwanzteil TRETJAKOFF'S entspricht. Tatsächlich ist jede beliebige Art der Anlagerung möglich (Fig. 38). Die in den Zellfortsätzen in großer Zahl auftretenden peripher angeordneten und intensiv schwarz färbbaren Körnchen und Brocken hält SCHEBEN für Nährmaterial. Dagegen läßt sich ohne weiteres nichts einwenden, beschreibt doch auch O. HERTWIG in der Rhachis das Vorkommen ähnlicher Gebilde. Allein das Auftreten ganz ähnlicher Körnchen als Zerfallsprodukte des Glanzkörpers läßt die Möglichkeit zunächst nicht von der Hand weisen, es möchten jene „Nahrungspartikel“ und die schwarzen Niederschlagsprodukte der zerfallenen Glanzkörpersubstanz identische Gebilde sind. Diese Möglichkeit gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn die den Uteruszellen anliegenden Spermatozoen in dem Zerfallsprozeß des Glanzkörpers alle Übergänge aufweisen vom normalen Spermatozoon bis zu dem unregelmäßigen kernhaltigen Protoplasma Klümpchen (Fig. 38). Dann könnten die Zerfallsprodukte des Glanzkörpers gleichsam in das Plasma des Zellfort-

1) Der type sphéroidal ist ein Kunstprodukt. Es ist der aus Plasma und Mitochondrienkörper bestehende Kopfteil eines Spermatozoons, dessen Glanzkörper abgebrochen ist (Fig. 30, 31, Taf. 15).

satzes übergetreten sein. Auffallenderweise sieht man die schwarze körnige Masse mehr in der Nähe der Spermatozoen, die ihren Glanzkörper bereits verloren haben (Fig. 38). Gleichzeitig beobachtet man an diesen Spermien eine viel innigere Anlagerung an das Zellplasma als an den Spermatozoen, die noch einen Glanzkörper aufweisen. In diesem Falle ist noch eine scharfe Abgrenzung sichtbar, in jenem dagegen scheint der Plasmaleib des Spermatozoons mit dem der Zelle vollständig verschmolzen zu sein (Fig. 38).

Dürfte schon aus dem Gesagten zur Genüge hervorgehen, daß die glanzkörperlosen männlichen Elemente unmöglich Entwicklungsstadien der Spermatozoen sein können, so bleibt jetzt noch die Frage zu beantworten, wie sich die so innige Anlagerung der einem Degenerationsprozeß anheimfallenden Spermatozoen an die Zellfortsätze des Uterusepithels erklärt.

Wenn ich auch den feinem histologischen Bau der Uterus-Wandungszellen nicht näher studiert habe, so glaube ich doch nicht in der Annahme fehlgehen zu können, es möchte den besagten Zellen eine gewisse assimilatorische Fähigkeit innewohnen. Ein gleiches Vermögen schreiben VAN BENEDEEN u. JULIN den großen Epithelzellen der Wand des Samenleiters in bezug auf die Hodenzwischenkörperchen zu:

„Les cytophores sont avalés par les amas protoplasmiques de l'épithélium signalés plus haut. On trouve de ces saillies bourrées de cytophores. Chaque cytophore coloré en rose se trouve au milieu d'une vacuole claire. Leur réfringence diminue en même temps que leur avidité pour les matières colorantes. Ils finissent par disparaître dans le protoplasme; ils sont très probablement digérés.“

Durch die von mir gesehenen Bilder sehe ich mich veranlaßt, diese Vermutung der belgischen Autoren für vollkommen berechtigt zu halten. Indem wir die gleiche Fähigkeit, unnütze Plasmamassen zu resorbieren, auch den Zellfortsätzen des Uterusepithels zuerkennen, wird die innige Anlagerung der degenerierenden Spermatozoen an dieselben leicht verständlich. Dem schädigenden Druck der den engen Durchgang des Receptaculum seminis passierenden Eier sich entziehend, nehmen die Spermatozoen einen geschützten Aufenthalt zwischen die in das Lumen der Geschlechtsröhre hineinragenden Uterus-Epithelzellen. Hierdurch gelangen die Plasmamassen der degenerierenden Spermatozoen in Kontakt mit den Zellfortsätzen. Die anfänglich lose Verbindung vermögen sie durch aktive Bewegung

nicht mehr aufzugeben: sie wird vielmehr eine immer immigere. Die Zellkontur verschwindet, und als Zeichen, daß die Plasmaleiber völlig miteinander verschmolzen sind, sieht man dann die Zerfallsprodukte des Glanzkörpers ins Plasma der Epithelzelle überwandern. Am längsten scheint sich der Kern des Samenelementes dem resorbierenden Einfluß zu widersetzen. Über die Verwendung der assimilierten Plasmamassen kann ich nichts aussagen; es lag diese Frage meinem eigentlichen Thema zu fern.

Das „Spitzenstück“.

Nach SCHEBEN soll das Spermatozoon von *Ascaris* nicht mit der breiten Kegelbasis voran in das Ei eindringen, sondern mit der Spitze. Er fand nämlich ein am spitzen Ende des Spermatozoons gelegenes Gebilde, durch dessen Ähnlichkeit in Bau- und Entstehungsweise mit den typischen Acrosomen sich SCHEBEN veranlaßt sah, es mit dem Namen „Spitzenstück“ zu bezeichnen. SCHEBEN schreibt über seinen Befund: „Es handelt sich um ein an der Spitze des Spermatozoons gelegenes Gebilde, bestehend aus einer basal gelegenen kreisförmigen Platte, die an ihrer Peripherie etwas verdickt erscheint, und einem sich aus dem Zentrum dieser Platte erhebenden Stifte, der an seinem distalen Ende knopfförmig verdickt ist.“ Das Spitzenstück soll am Ende der Entwicklung der Samenzelle aus einem nicht färbbaren sphärenartigen Gebilde entstehen, indem an der Basis dieses Bläschens zuerst eine stark färbbare Platte auftritt, von deren Mitte im spätern Verlaufe der Entwicklung ein feiner Faden in das Innere der Sphäre hineinragt (SCHEBEN, p. 413). „Im weitem Verlaufe der Entwicklung nimmt die Basalplatte an Dicke und Färbbarkeit immer mehr zu, während der Faden mit Endknöpfchen ebenfalls unter Volumenzunahme bis zur Peripherie der Sphäre heranwächst. Hier — oft auch schon früher — beginnt sich die Form des hellern Teils der Sphäre in degenerativer Weise zu verändern; er hängt dem nun nahezu ausgebildeten neuen Zellapparate zuletzt noch mützenartig an, um schließlich ganz zu verschwinden.“ Durch die Deutung dieses Gebildes als Spitzenstück setzt sich nun SCHEBEN in Widerspruch mit allen übrigen Autoren, die sämtlich ein Eindringen des Spermatozoons mit der Breitseite beobachtet haben. Seit Beginn meiner Untersuchungen war daher mein Hauptinteresse auf die Nachprüfung dieser Befunde SCHEBEN's gerichtet. Da ich mir der Schwierigkeit dieser Aufgabe wohl be-

wußt war, mußte ich in erster Linie bestrebt sein, Präparate herzustellen, deren Konservierung und Färbung nichts zu wünschen übrig ließen, denn nur so konnte ich erwarten, jenes offenbar recht *difficile* Gebilde aufzufinden, das sich so lange den Augen der Beobachter entzogen hatte. Meine ersten in dieser Richtung vorgenommenen Untersuchungen verliefen vollständig resultatlos. Ich vermochte die Existenz des „Spitzenstückes“ nicht einwandfrei nachzuweisen, geschweige denn erst seine Genese zu verfolgen. Alles was ich an stark färbbaren Bestandteilen im Spermatozoon gelegentlich antraf, erwies sich als identisch mit den von TRETJAKOFF beobachteten chromatoiden unregelmäßig gestalteten Brocken. Die Möglichkeit indes, es möchte das äußerst leicht verletzbare „Spitzenstück“ abgebrochen sein und sich infolge mangelhafter Fixierung zu jenen vielgestalteten dunkelfärbbaren Körperchen verändert haben, es möchte ferner nur bei ganz bestimmter Färbung in die Erscheinung treten, veranlaßte mich, immer wieder neue Uteri, nach den verschiedensten Methoden fixiert und auf die verschiedenartigste Weise färberisch behandelt, der Untersuchung zu unterziehen. Der Erfolg war der, daß es mir gelang, die meisten der von SCHEBEN gesehenen Bilder auch an meinen Präparaten aufzufinden. In Fig. 45 sehe ich ein Pendant zu der SCHEBEN'schen „Sphäre“. Es ist eine am spitzen Ende gelegene Glanzkörpervacuole. Die in Fig. 44 gezeichnete Spitzendifferenzierung zeigt das zarte Fädchen mit der Eндendifferenzierung. Fig. 46 dürfte der SCHEBEN'schen fig. 17 entsprechen und die „Sphäre“ mit der Basalplatte, dem Verbindungsfädchen und Endknöpfchen darstellen. Die Basalplatte allein weist das in Fig. 47 wiedergegebene Spermatozoon auf. Ein T förmiges „Spitzenstück“ ringsum vom Plasma umgeben, zeigt Fig. 49.¹⁾ Dem Spermatozoon mit dem ausgebildeten „Spitzenstück“, wie es SCHEBEN in fig. 21 zeichnet, würde meine Fig. 48 entsprechen.

Angenommen nun, es wären diese Bilder in genetischen Zusammenhang zu bringen, und es wäre das SCHEBEN'sche „Spitzenstück“ wirklich ein essentieller Bestandteil des Spermatozoons, so fragt es sich, welche Bedeutung ihm zuzuschreiben wäre. MARCUS hat bereits hervorgehoben, daß ihm die Funktion eines Perforatoriums sicher abgesprochen werden muß. Er hat auf die

1) Den in Fig. 49 gezeichneten Plasmafortsatz halte ich für ein Kunstprodukt. Für die Bewegung des Spermatozoons käme ihm jedenfalls keine Bedeutung zu (vgl. S. 538).

geringe Beweiskraft der SCHEBEN'schen Bilder hingewiesen, die angeblich ein Eindringen des Spermatozoons mit dem spitzen Ende demonstrieren sollen. Auch mir sind für ein derartiges Eindringen niemals einwandfreie Bilder zu Gesicht gekommen. Ich halte demnach ebenfalls die Möglichkeit einer Identifizierung des SCHEBEN'schen Befundes mit einem typischen Acrosom für ausgeschlossen. Sehr wohl aber wäre die Frage zu diskutieren, ob dem vermeintlichen „Spitzenstück“ nicht die Bedeutung eines Mittelstücks oder Centrosoms zuerkannt werden könnte. Die spermatogenetischen Arbeiten lehren, welche komplizierte Umwandlungen das Centrosom oft durchmacht, bis es seinen definitiven Platz im Mittelstück einnimmt. Ein Vergleich der von BALLOWITZ gegebenen Abbildungen des Spermatozoons von *Esox lucius* oder *Leuciscus rutilus* (vgl. KORSCHULT-HEIDER, Allg. Teil, p. 419) ergibt eine auffallende äußere Ähnlichkeit zwischen dem Mittelstück und dem „Spitzenstück“ des *Ascaris*-Spermatozoons. Beide Gebilde bestehen aus einer runden Platte, einem senkrecht zu dieser aufsteigenden Fädchen mit Endknöpfchen. Noch mehr würden die den Spermatozoen der Ascariden wahrscheinlich verwandten Spermien gewisser Decapoden (vgl. S. 536) für eine Berechtigung der oben geäußerten Vermutung sprechen. Hier nimmt das Centrosom eine ganz besonders komplizierte Struktur an und hat als solches seine Lage in der Schwanzkapsel der Spermatozoen. Da ich es nicht für ausgeschlossen halte, daß dieses eigentümliche Organ der Decapoden-Spermien nun aber ein dem Glanzkörper des Spermatozoons von *Ascaris* vielleicht homologes Gebilde ist, so liegt die Vermutung nahe, es möchte das Centrosom auch bei *Ascaris* eine hochgradige Komplikation erfahren und zu dem Glanzkörper in nähere Beziehung treten. Die Tatsachen entsprechen diesen Annahmen indes keineswegs. Ich glaube vielmehr den exakten Beweis liefern zu können, daß das SCHEBEN'sche „Spitzenstück“ und die von TRETJAKOFF gesehenen chromatoiden Nebenkörper der Spermatischen und Spermatozoen identische Gebilde sind und daß sich der Befund SCHEBEN's nur dadurch von letztern unterscheidet, daß er zufällig eine so präzisierte Form angenommen hat. Für diese Behauptung spricht die Tatsache, daß das „Spitzenstück“ sowohl wie die chromatoiden Substanz genau dasselbe färberische Verhalten zeigen. Die Färbung gelingt nur mit HEIDENHAIN'schem Eisenhämatoxylin, nicht mit den andern Kernfarbstoffen, wie Boraxkarmin, Pikrokarmin, DELAFIELD'schem Hämatoxylin etc., und bei der Differenzierung in Eisenalaun beobachtet man eine viel leichtere Entfärbbarkeit als

am Kern. Es lassen sich ferner an der Spitze des Spermatozoons die verschiedenartigst gestalteten chromatoiden Gebilde nachweisen, die unmöglich als Entwicklungsarten eines und desselben Gebildes aufgefaßt werden können. Fig. 50, Taf. 16 z. B. zeigt ein von der Spitze ausgehendes Stäbchen mit Endknöpfchen und mit diesem in Verbindung nochmals ein zarteres Fädchen auch mit einer knopf-förmigen Enddifferenzierung, Fig. 51, Taf. 16 weist große chromatoide Brocken an der Spitze auf. Umgekehrt trifft man das „Spitzenstück“ keineswegs ausschließlich an der Spitze an; es kann vielmehr an ganz beliebiger Stelle im Plasma auftreten (Fig. 52). Es wäre nun der Einwand möglich, es möchten alle verschiedenartig gestalteten Spitzendifferenzierungen durch pathologische Veränderung desselben konstanten Bestandteiles des Spermatozoons entstanden sein, es möchte ferner deren Auftreten an verschiedenen Stellen im Plasma nur ein scheinbares sein, hervorgerufen durch ein oberflächliches Anlagern des an der Spitze abgebrochenen Gebildes an das Plasma. Verhielte sich dies wirklich so, so müßten alle etwaigen chromatoiden Bestandteile des Spermatozoons als Umsetzungsprodukte jenes Spitzen- oder Mittelstückes aufzufassen sein. Dies ist aber nicht zulässig, weil man die chromatoide Substanz als Ausscheidungsprodukt des Kerns der Spermatoocyten 1. Ordnung auf allen Umbildungsstadien der Samenzelle im Plasma beobachten kann. Dabei gelingt es, in den Spermatoocyten und Spermatischen dem „Spitzenstück“ ganz ähnliche Formen dieses chromatophilen Körpers aufzufinden. Fig. 54, 55, 59—61 sollen dies veranschaulichen. Fig. 54 zeigt ein Stadium, wo ein Teil der chromatischen Kernbestandteile gerade eliminiert wird. Die ausgeschiedene Kernsubstanz erscheint als kompakte Masse, doch kann sie an ihrer Peripherie bereits in ein zartes Fädchen ausgezogen sein (Fig. 54). Wir sehen sie dann im Plasma liegen, umgeben von einer hellern Zone (Fig. 55). Auch hier sei besonders auf die äußere Gestalt aufmerksam gemacht. Der helle Hof verschwindet dann später. Die Spermatoocyte der Fig. 59 steht kurz vor der Teilung, ihr vierteiliges Chromosom ist gerade ausgebildet. Die in Fig. 60 wiedergegebene junge Spermatische zeigt den schwarzen chromatoiden Brocken ganz im peripheren Plasma hart an der Zellmembran. Stellt man sich nun vor, der Kern würde seine definitive Lage am entgegengesetzten Pol der Zelle einnehmen und sich dann die Granulationen zum Glanzkörper zusammenballen, so käme unsere chromatoide Substanz als „Spitzenstück“ am Ende des Glanzkörperkegels zu liegen. Eine fast völlig

ausgereifte Spermatische, an dem schon der Mitochondrienkörper ausgebildet und die Verschmelzung der Glanzkörpergranulationen schon weit vorgeschritten ist, zeigt Fig. 61. Der chromatophile Körper präsentiert sich als „Basalplatte“ mit „Stielchen“ und „Endknöpfchen“ und weist damit eine Gestaltung auf, die keinen Zweifel darüber aufkommen läßt, daß dieses Gebilde mit dem „Spitzenstück“ wirklich identisch ist. Ich habe mir deshalb wohl die Mühe ersparen dürfen, nach Bildern zu suchen, die nun Schritt für Schritt auf den letzten Umbildungsstadien der Spermatische das chromatoiden Kernprodukt in dieser eigentümlichen Ausbildung zeigen; denn ebenso wie das „Spitzenstück“ am reifen Spermatozoon nur eine seltene Erscheinung ist, so ist auch das Vorkommen desselben Gebildes im Plasma der Spermatische nur hin und wieder zu erwarten.

Aus letztem Grunde halte ich das Auftreten des chromatoiden Nebenkörpers in den Spermatozoen und Spermatischen nicht für eine normale Erscheinung. Es erhebt sich nun die Frage nach dem gewöhnlichen Verbleib dieses Gebildes und der Bedeutung seiner Elimination aus dem Kerne für die Geschlechtszelle. Hiermit betrete ich ein Forschungsgebiet, das noch am meisten der Klärung bedarf.

Den Austritt chromatoider Bestandteile aus dem Kerne der Spermatozyten hat auch MARCUS für *Ascaris canis* beobachtet; er bezeichnet die ausgeschiedene Kernsubstanz als Trophochromatin, hat aber ihr weiteres Schicksal nicht verfolgt. Ganz ähnliche Gebilde sind häufig beobachtet worden und als chromatoiden Nebenkörper bezeichnet, so in den Spermatischen von *Caria cobaya* nach MEVES, in den Spermatozoen der Spinnen von BÖSENBERG etc. GOLDSCHMIDT hat in seiner Arbeit: „Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen“ diesem rätselhaften Zellbestandteile seine ganze Aufmerksamkeit zugewendet und dem Nebenkern, der für gewöhnlich mit dem Hauptkerne zum „Amphinucleus“ vereinigt sein soll, nach seinem Austritt aus dem Kerne eine hervorragende Rolle für die trophischen Funktionen der Zelle zugeschrieben. Der Nebenkern ist nach GOLDSCHMIDT der „somatische“, der Spermatozoonkopf der „propagatorische“ Kern. GOLDSCHMIDT ist zu seinen interessanten Ergebnissen ausschließlich durch das Studium der Gewebszellen von *Ascaris* gelangt. Es scheint also, als ob dieses Tier ein besonders günstiges Objekt für das Studium ausgeschiedener Kernbestandteile ist. Vielleicht läßt sich das, was GOLDSCHMIDT für die somatischen Zellen von *Ascaris* beschrieben hat, auf die Ge-

schlechtzellen übertragen. Dann wäre die GOLDSCHMIDT'sche Chromidialsubstanz dasselbe wie der chromatoiden Nebenkörper der Samenzellen. Ebenso wie dieser sehr verschiedene Formen annehmen kann, weisen auch die Chromidien rein morphologisch die verschiedenartigste Gestalt auf: zarte Fädchen, breite Bänder, winzige Körnchen und massive Brocken. Besteht nach GOLDSCHMIDT zwischen dem Chromidialapparat und den gesteigerten Funktionen der Zelle eine Wechselbeziehung, so ließe sich etwas Ähnliches auch für die Spermatocyten von *Ascaris* geltend machen. Auch hier fällt die Bildung der Glanzkörpergranulationen zeitlich annähernd mit dem Austritt des chromatoiden Körpers zusammen.

In bezug auf den normalen Verbleib des Nebenkernes ließe sich zwar annehmen, er möchte allmählich degenerieren und durch eine immer geringer werdende Affinität zu den Farbstoffen sich dem Bereiche der Beobachtungsmöglichkeit entziehen. Ich glaube aber, daß er in der Regel ganz aus der Zelle eliminiert wird. Zu dieser Annahme gelangte ich durch das Studium der Hodenzwischenkörperchen O. HERTWIG's, der corps résiduels VAN BENEDEN's, die früher Gegenstand lebhaft diskutierter Fragen gewesen sind. Während VAN BENEDEN die scharf umgrenzten, aus hellem Plasma und einer stark tingierbaren Substanz bestehenden corps résiduels den Richtungskörpern der Eier vergleichen wollte, stellte HERTWIG die Behauptung auf, man hätte es in den Hodenzwischenkörperchen mit degenerierten Samenzellen zu tun. Die VAN BENEDEN'sche Auffassung mußte fallen, als man die Bedeutung der männlichen Reifungsteilungen kennen lernte, die HERTWIG'sche Ansicht scheint noch jetzt zu gelten.

Verschiedene Gründe veranlassen mich, eine andere Entstehung der Zwischenkörperchen anzunehmen: 1. Wie schon HERTWIG betont, gelingt es nicht, den Verlauf eines Degenerationsprozesses der Samenzellen in seinen einzelnen Phasen zu beobachten. Man findet im Hoden nur normale männliche Elemente und die Zwischenkörperchen. 2. Der chromatistische Bestandteil der Zwischenkörperchen erinnert in Größe und Aussehen ganz außerordentlich an den chromatoiden Nebenkörper der Spermatocyten und Spermatiden. Fig. 58, Taf. 16 gibt ein der Samenblase entstammendes Zwischenkörperchen wieder, dessen chromatistische Substanz dem SCHEBEN'schen „Spitzenstück“ sehr ähnlich sieht. 3. Auf demselben Präparat, auf dem ich den chromatoiden Körper im Kerne und dann im Plasma liegend auffand, kamen mir Bilder zu Gesicht, die dasselbe Gebilde in der

Rhachis zeigten (Fig. 56, Taf. 16). Ich glaube daher an einen direkten Übertritt der ausgeschiedenen Kernsubstanz in die Rhachis. Mit dem Aufhören der nutritiven Funktion der Rhachis und mit dem Selbständigwerden der Spermatocyten treten dann die Reste der Rhachis mit der chromatiden Substanz als Zwischenkörperchen auf (Fig. 57, Taf. 16), wie man sie bekanntlich in der ganzen Länge des männlichen Geschlechtsschlauches antrifft.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß bei *Oxyuris ambigua* eine ganz ähnliche Entstehungsweise von Zwischenkörperchen anzunehmen ist, wenn LOEWENTHAL schreibt: „Zwischen den Spermatocyten kommen noch Reste der Rhachis vor. Es sind bald Stücke eines dünnen Stranges, bald rundliche oder birnförmige Körperchen, die der Spitze der Spermatocyten zugewendet sind. Durchaus nicht selten haften die rundlichen Körperchen den Spermatocyten an. In diesen Resten der Rhachis erkennt man eine hell erscheinende Grundsubstanz und stärker lichtbrechende Teile, wodurch die rundlichen oder birnförmigen Körperchen kernartigen Gebilden gleichen.“

In ihrer Herkunft wesentlich verschieden von diesen Zwischenkörperchen, ihnen aber sonst nicht unähnlich, sind außerdem noch in der Samenblase zwischen den Spermatiden vorkommende Gebilde, die keinen chromatischen Bestandteil aufweisen. Sie sind Reste des Cytophors,¹⁾ der bekanntlich vom Plasma der Spermatide nach der zweiten Reifungsteilung durch eine Art „Ausschwitzungsprozeß“ gebildet wird. Auch weisen diese Gebilde keine Kontur auf und stellen nur unregelmäßig gestaltete Plasmaklumpchen dar. Gewöhnlich werden sie von den Wandungszellen der Samenblase resorbiert.

GOLDSCHMIDT hält alle in ihrer Funktion noch so rätselhaften Gebilde, wie den Dotterkern, den Nebenkern, den Mitochondrienkörper, das Trophospongium und den Chromidialapparat, für eng zusammengehörig. Für das *Ascaris*-Spermatozoon trifft diese Behauptung nicht zu. Hier begegnen wir drei verschiedenen, in ihrer Bedeutung noch nicht ganz aufgeklärten Gebilden in einer Zelle: Den Mitochondrienkörper, den Glanzkörper und den chromatoiden Nebenkern. Halten wir mit VON ERLANGER nun den Glanzkörper

1) Ich entnehme diese Bezeichnung den Beschreibungen von TRETJAKOFF und MARCUS. Mit dem, was man gewöhnlich unter einem Cytophor versteht, einer Nährvorrichtung, hat dieses Secretionsprodukt nichts zu tun.

auch noch für einen Nebenkern, so würden wir in dem *Ascaris*-Spermium allein drei verschiedene Nebenkern vor uns haben, die natürlich in keiner Weise zueinander in Beziehung gebracht werden können.

Das Verhalten des Spermatozoons zum Ei.

Die Frage nach den Umwandlungen des Spermatozoons im Ei ist bereits so häufig diskutiert worden, daß ich glaube, mich hierüber ganz kurz auslassen zu dürfen. Was zunächst das Eindringen des Spermatozoons ins Ei angeht, so muß auch ich im Gegensatz zu SCHEBEN bemerken, daß mir kein einziges einwandfreies Bild zu Gesicht gekommen ist, das ein Eindringen des Spermatozoons mit dem spitzen Ende gezeigt hätte, und daß ich die Angaben der Autoren, daß das Eindringen mit der stumpfen Breitseite erfolgt, an meinen Präparaten häufig bestätigt fand.

In bezug auf das Verhalten des Spermakernes und des Glanzkörpers im Ei ergaben auch hier meine Bilder eine volle Bestätigung der Angaben VAN BENEDEN's und BOVERI's. Der Glanzkörper fällt einem Auflösungsprozeß anheim. Er zerfällt ganz ähnlich, wie ich es für die degenerierenden Spermatozoen beschrieben habe, in eine helle Flüssigkeit und einen schwarz färbbaren Niederschlag. Die schwarzen Körnchen der „Detrituszone“ v. ERLANGER's halte ich demnach für Zerfallsprodukte des Glanzkörpers und nicht, wie dieser Autor es tut, für Derivate der Mitochondrien. Die Ausbildung des Spermakernes erfolgt so, wie es von BOVERI beschrieben worden ist und wie man es auch an Eiern, die mit typischen Spermatozoen befruchtet sind, beobachtet hat: die achromatische Substanz, die nach meinen Auseinandersetzungen im Kerne enthalten ist, quillt auf, die Kernmembran erweitert sich, und das konzentrierte Chromatin geht in ein feines Netzwerk über.

Größendimorphismus der Spermatozoen.

SCHEBEN hat auf das Vorkommen von „Riesenspermatozoen“ bei *Asc. megaloccephala* aufmerksam gemacht und auch die zugehörigen „Riesenspermatide“ aufgefunden und abgebildet. Ich kann diesen Befund SCHEBEN's bestätigen (Fig. 24—26, 29), möchte aber die Bezeichnung „Riesenspermatozoen“ ablehnen. Riesenspermatozoen, wie sie im Hoden gewisser Amphibien, Vögel, Insecten etc. beobachtet worden sind, kommen stets neben den Spermatozoen von normaler

Größe und in ein und demselben Hoden vor. Ihre Entstehungsweise charakterisiert sie in den meisten Fällen als Abnormitäten. z. B. bei *Bombinator* und *Anasa tristis*, wo die Riesenspermatozoen aus zwei oder gar vier vereinigt gebliebenen Spermatiden hervorgehen. Die reifen Spermatozoen erweisen sich dann durch den Besitz mehrerer Centrosome und Achsenfäden als abnorm. Mit solchen Riesenspermatozoen können wir die größern Formen der *Ascaris*-Spermien nicht vergleichen. Die Spermatiden, aus denen sie hervorgehen, weichen außer durch ihre besondere Größe in nichts von den gewöhnlichen Spermatiden ab. Wichtiger noch ist, daß man in den Männchen, die diese größern Spermatozoen aufweisen, ausschließlich diese eine Art von Spermatozoen antrifft, niemals also gemeinsam mit den gewöhnlichen Formen. Es handelt sich hier also um individuelle Unterschiede der Männchen.

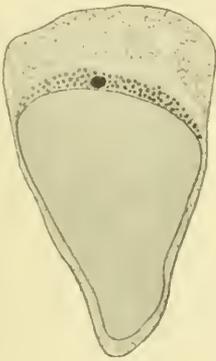


Fig. A.

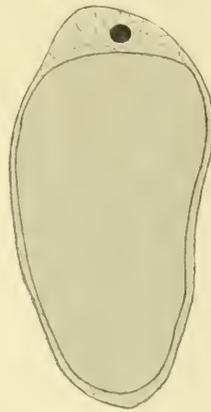


Fig. B.

Abnorm entwickelte Spermatozoen aus dem Uterus.
Komp.-Ok. 8, $\frac{1}{12}$ hom. Immers. LEITZ.

Anders verhält es sich mit Spermatozoen von ebenfalls abnormer Größe, die sich häufig in den mittlern und untern Partien des Uterus zwischen die Uterusepithelzellen eingeklebt auffinden lassen. Sie übertreffen die oben erwähnten großen Spermatozoen noch an Umfang. Ihr Glanzkörper fällt durch eine viel geringere Färbbarkeit auf, und ihr Kern ist nicht nur relativ, sondern auch absolut kleiner als der normale Kern (Textfig. A. B). Jedenfalls handelt es sich hier um hypertrophe Bildungen an Spermatozoen, die auf ihrer

Wanderung von der Scheide zum Receptaculum zwischen den Epithelzellen zurückgeblieben sind. Diese Spermatozoen mögen auf dieselbe Art und Weise entstanden sein, wie man es für die von E. v. BARDELEBEN bei verschiedenen Wirbeltieren beschriebenen Spermatozoen annimmt (vgl. KORSCHULT-HEIDER, Allgem. Teil, p. 459).

Das *Ascaris*-Spermatozoon in Beziehung zu andern „Kugelspermien“ und zu den flagellatenförmigen Spermatozoen.

Bekanntlich hat WALDEYER bezüglich ihrer äußern Morphologie zwei Hauptgruppen von Spermatozoen unterschieden: die Fadenspermien und die Kugelspermien. Zu letztern gehören die Samenelemente der Nematoden und der Decapoden. Die Spermien der Decapoden und ihre Genese sind neuerdings von KOLTZOFF zum Gegenstand einer eingehenden Untersuchung gemacht worden (KOLTZOFF, Studien über die Gestalt der Zelle. Die Spermien der Decapoden). Wenn ein Vergleich zwischen den Spermatozoen zweier im System so entfernt stehender Tierarten, wie es doch die Nematoden und Decapoden sind, zulässig ist, so glaube ich den interessanten und wertvollen Darlegungen KOLTZOFF'S entnehmen zu dürfen, daß den Kugelspermien nicht nur rein äußerlich, sondern auch betreffs ihrer Genese untereinander eine gewisse Verwandtschaft zugesprochen werden kann. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß eine gewisse Analogie zwischen dem von KOLTZOFF als Schwanzkapsel beschriebenen Gebilde der Decapodenspermien (z. B. von *Pagurus striatus*) und dem Glanzkörper des *Ascaris*-Spermatozoons existiert. Beide Gebilde entstehen durch Verschmelzung von kleinen kugligen plasmatischen Konkretionen, die aus dem Plasma der Spermatide hervorgehen; der ausgebildete, kuglig-konische Körper liegt in den reifen Spermatozoen hinter dem Kerne im „Schwanzplasma“. Daß bei derartigen Spekulationen allerdings große Vorsicht geboten ist, leuchtet ein, wenn man die verschiedene physiologische Bedeutung beider Gebilde in Betracht zieht.

Die Frage, ob die Kugelspermien und Fadenspermien als zwei verschiedene Grundtypen der Spermatozoen aufzufassen sind, ist von den Autoren verschieden beantwortet worden. MARCUS glaubt beide Arten als gleichwertige Gruppen auffassen zu müssen, „von denen die fadenförmigen Spermatozoen nur die größere Verbreitung be-

sitzen“; KOLTZOFF scheint die Kugelspermien auf eine geißeltragende Grundform zurückzuführen geneigt zu sein. „Die Schwanzkapsel hat sich phylogenetisch durch Funktionswechsel aus der Geißel entwickelt.“

Meine Untersuchungen haben zwar keine neuen Anhaltspunkte für letztere Auffassung geliefert. Dennoch glaube auch ich diese Annahme für vollkommen berechtigt halten zu dürfen. Ich habe schon erwähnt, wie wichtig für diese Frage die genaue Kenntnis der Spermatogenese von *Oxyuris ambigua* event. sein könnte. Durch seinen geißelförmigen Schwanzanhang zeigt das Spermatozoon dieses Nematoden große Ähnlichkeit mit den Spermia flagellifera; in bezug auf seine Genese aber habe ich aus den Ausführungen LOEWENTHAL's manches Übereinstimmende mit der Bildung des glanzkörperhaltigen Hinterendes des *Ascaris*-Spermatozoons zu entnehmen geglaubt (vgl. S. 520). Danach könnte mit gewissem Rechte das Spermatozoon von *Oxyuris ambigua* auch als ein Kugelspermatozoon aufgefaßt werden (vgl. auch KORSCHULT-HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entw.-Gesch., Allgem. Teil, p. 477).

Über die Bewegung der *Ascaris*-Spermien.

MARCUS hat eine Beweglichkeit des *Ascaris*-Spermatozoons durch Aussendung amöboider Fortsätze des Plasmas direkt beobachtet („Über die Beweglichkeit der *Ascaris*-Spermien“ in: Biol. Ctrbl., Vol. 26, No. 13—15). Er schreibt darüber: „Ich beobachtete den lebenden Inhalt der Samenblase warm gehaltener *Ascaris lumbricoïdes* auf dem heizbaren Objektisch teils in physiologischer Kochsalzlösung, teils im eigenen Tiersaft. Das sich darbietende Bild übertraf meine Erwartungen. Denn ein sehr großer Teil der Spermien zeigte zahlreiche Pseudopodien. Diese waren feine, lange, manchmal verästelte Fäden. Eine Körnchenströmung glaube ich bemerkt zu haben, doch bin ich dieses Befundes nicht ganz sicher. Die Pseudopodien gingen naturgemäß in der Hauptsache von der protoplasmatischen Breit- oder „Kopfseite“ aus. Doch habe ich Fortsätze auch von dem Saum ausgehen sehen, der den Glanzkörper umgibt, so daß das Spermium einem Heliozoon ähnelte. Beim Abkühlen des Objektisches zogen die Spermien die Pseudopodien allmählich wieder ein. . . . Bei erneuter Erwärmung nahm die Pseudopodienbildung wieder zu.“

Ich habe eine derartige Bewegungsweise der Spermatozoen nicht beobachten können. Dies kann ja nun seinen Grund darin

haben, daß mir für Vitaluntersuchungen nicht genügend lebensfrisches Material zur Verfügung stand. Trotzdem blieb es mir recht unwahrscheinlich, es möchte diese eigenartige Bewegung, die an das Kriechen der *Amoeba proteus* erinnert, eine normale sein. Eine befriedigende Erklärung für die Beobachtungen von MARCUS finden wir in der Arbeit KOLTZOFF'S. Es hat dieser Autor die Spermatozoen einiger Decapoden verschiedenem osmotischen Druck ausgesetzt, der durch stärker- und schwächerprozentige KNO_3 -Lösungen erzielt wurde. Beim Übergang von stärkern in schwächere Lösungen konnte er ebenfalls amöboide Bewegungen durch Aussenden von pseudopodienartigen Fortsätzen konstatieren. In konzentrierten Lösungen streckten sich die Fortsätze aus, in verdünntern wurden sie eingezogen. Ein Vergleich der MARCUS'schen Bilder mit der Textfigur 11 a—g KOLTZOFF'S dürfte es außer Zweifel stellen, daß beide Autoren die gleichen Bewegungserscheinungen beobachtet haben. Es gelang KOLTZOFF nun experimentell festzustellen, daß man es hier nicht mit Eigenbewegungen zu tun hätte, auf die die Veränderung der Konzentration nur die Funktion eines Reizes ausübte, sondern daß die Veränderung der äußern Form der Spermien ausschließlich und direkt durch den osmotischen Druck bedingt wird. Ich glaube daher, daß sich die Spermatozoen von *Ascaris*, an denen MARCUS die Bewegungen beobachtete, unter ähnlichen physikalischen Bedingungen befunden haben und daß auch hier von einer Eigenbewegung der Spermatozoen nicht die Rede sein kann. Ich schließe mich der alten Auffassung an, nach der man für das *Ascaris*-Spermatozoon allerdings auch eine Art amöboider Bewegung annimmt, die aber durch ein Vorstrecken und langsames Nachziehen des Zellenleibes zustande kommt.

Zusammenfassung.

1. Das Centrosom läßt sich bei *Ascaris meg. univalens* in gewissen Fällen im Kerne nachweisen. Es ist daher als sehr wahrscheinlich anzunehmen, daß das Centrosom der Samenelemente von *Asc. meg. univalens* nucleärer Herkunft ist, daß aber in den Fällen, wo seine Existenz im Spermatoocytenkern nicht sicher nachgewiesen werden kann, der Austritt auf einem frühen Stadium erfolgt ist, in welchem seine Natur noch nicht erkannt werden kann.

2. Nach der zweiten Reifungsteilung erfolgt in den Spermatiden eine erneute Teilung des Centrosoms in ein proximales und ein distales. Beide Teile wandern gemeinschaftlich in die Kernvacuole der Spermatide ein, wobei wahrscheinlich das distale Centrosom in ein zartes Fädchen auswächst.

3. Der Kern der jungen Spermatide besteht aus dem Chromatin, einer hellen Kernvacuole und dem Centrosom. Das Ganze ist wahrscheinlich von einer sehr zarten Membran umgeben.

4. Der ganze Kern nimmt eine homogene Färbbarkeit an. Dabei wird das Centrosom unsichtbar. Umgeben ist das kompakt erscheinende Kügelchen von einer Kernmembran.

5. Die Mitochondrien treten gleichzeitig mit den Glanzkörpergranulationen im Plasma der Spermatoocyten auf. Während der Reifungsteilung treten sie als kleine Stäbchen in innige Lagebeziehung zu den Granulationen. In den Spermatiden erfolgt eine neue Trennung beider Plasmaformationen. Die Mitochondrien lagern sich zu einem festen Panzer um den Kern zusammen.

6. Der Glanzkörper entsteht aus den Granulationen durch Verschmelzung.

7. Die den zottenförmigen Fortsätzen des Uterusepithels anhaftenden Spermien haben ihren Glanzkörper sekundär verloren. Sie sind Degenerationsprodukte von nicht zur Befruchtung gelangten Spermatozoen.

8. Ein Arosoma besitzt das *Ascaris*-Spermatozoon nicht. Das „Spitzenstück“ SCHEBEN's ist ein chromatoider Körper, der während des Spermatoocytenstadiums aus dem Kerne eliminiert wird.

9. Man kann zwei Arten von Zwischenkörperchen unterscheiden. Die chromatinhaltigen Zwischenkörperchen sind Reste des Rhachisplasmas; ihr chromatoider Bestandteil ist das aus der Spermatoocyte ausgeschiedene Trophochromatin. Die chromatinlosen Zwischenkörperchen sind Reste des Cytophors, der nach der zweiten Reifungsteilung durch eine Art „Ausschwitzungsprozeß“ aus dem Plasma der Spermatide gebildet wird.

10. Die „Riesenspermatozoen“ SCHEBEN's sind keine Abnormitäten. Gewisse abnorm entwickelte Spermatozoen sind pathologische, hypertrophe Bildungen.

Zum Schluß sei es mir erlaubt, meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. E. KORSCHOLT meinen Dank auszusprechen für die freundliche Unterstützung, die er mir bei Anfertigung dieser Arbeit stets gern gewährte. Nicht minder dankbar fühle ich mich Herrn Dr. MEISENHELMER gegenüber, der meine Arbeiten mit großem Interesse verfolgt hat und es an wohlwollenden Ratschlägen nie fehlen ließ.

Literaturverzeichnis.

- AUERBACH, L., Spermatologische Mitteilungen, in: 72. Jahresber. Schles. Ges. vaterl. Kultur, Breslau 1894.
- VAN BENEDEN, E., Recherches sur la maturation de l'œuf, la fécondation et la division cellulaire, Paris 1883.
- VAN BENEDEN et CH. JULIN, La spermatogénèse chez l'Ascaride mégalocephale, in: Bull. Acad. Belgique (3), Vol. 7, 1884.
- BENDA, C., Die Mitochondria, in: Ergebn. Anat. Entw.-Gesch., Vol. 12, 1903.
- BOVERI, TH., Zellenstudien I—IV, Jena 1887, 1888, 1890, 1901.
- , Ergebnisse über die Constitution der chromatischen Substanz des Zellkerns, Jena 1904.
- BÖSENBERG, H., Die Spermatogenese bei den Arachnoiden, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat. 1905.
- BRAUER, A., Zur Kenntnis der Spermatogenese bei *Ascaris megalocephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42, 1893.
- CLAPARÈDE, E., Ueber Eibildung und Befruchtung bei den Nematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 9, 1858.
- v. ERLANGER, R., Ueber die Befruchtung und Teilung des *Ascaris*-Eies, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 52, 1898.
- GOLDSCHMIDT, R., Der Chromidialapparat lebhaft funktionierender Gewebszellen, in: Zool. Jahrb., Vol. 21, Anat., 1905.
- HERTWIG, O., Vergleich der Ei- und Samenbildung bei Nematoden, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 36, 1890.
- KOLTZOFF, Studien über die Gestalt der Zellen. Die Spermien der Decapoden, *ibid.*, Vol. 67, 1905.
- KORSCHULT, E., Ueber Morphologie und Genese abweichend gestalteter Spermatozoen, in: Verh. Deutsch. zool. Ges. 1906.

- KORSCHULT und HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil, Jena 1903.
- KOSTANEKI und SIEDLECKI, M., Ueber das Verhältnis der Centrosomen zum Protoplasma, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 48, 1897.
- KULTSCHITZKY, N., Die Befruchtungsvorgänge bei *Ascaris megalcephala*, *ibid.*, Vol. 31, 1887.
- , Ueber die Eireifung und die Befruchtungsvorgänge bei *Asc. marginata*, *ibid.*, Vol. 32, 1888.
- LENHOSSÉK, Untersuchungen über Spermatogenese, *ibid.*, Vol. 51, 1898.
- LOEWENTHAL, N., Die Spermatogenese bei *Oxyuris ambigua*, in: Internat. Monatsschr. Anat. Physiol., Vol. 6, 1889.
- MARCUS, H., Ueber die Beweglichkeit der *Ascaris*-Spermien, in: Biol. Ctrbl., Vol. 26, No. 13—15, 1906.
- , Ei und Samenreife bei *Asc. canis* (WERNER, *Asc. mystax*), in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 68, 1906.
- MEVES, F., Ueber den von LA VALETTE ST. GEORGE entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen, *ibid.*, Vol. 56, 1900.
- MUNK, H., Ueber die Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei Nematoden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 9, 1858.
- NUSSBAUM, M., Ueber die Veränderung der Geschlechtsprodukte bis zur Eifurchung, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 23, 1884.
- PLATNER, G., Ueber die Entstehung des Nebenkerns und seine Beziehung zur Kernteilung, *ibid.*, Vol. 26, 1886.
- SALA, L., Experimentelle Untersuchungen über die Reifung und Befruchtung der Eier bei *Ascaris megalcephala*, *ibid.*, Vol. 44, 1895.
- SCHEBEN, L., Beiträge zur Kenntnis des Spermatozoons von *Ascaris megalcephala*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 79, 1905.
- SCHNEIDER, A., Monographie der Nematoden, Berlin 1866.
- SCHNEIDER, K. C., Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere, Jena 1902.
- STRUCKMANN, CHR., Eibildung, Samenbildung und Befruchtung von *Strongylus filaria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 22, Anat., 1906.
- TÖNNIGES, C., Zur Spermatogenese von *Lithobius forficatus*, in: KORSCHULT u. HEIDER, Lehrb. d. vergl. Entw.-Gesch., Allgem. Teil, 1903.
- TRETJAKOFF, D., Die Spermatogenese bei *Ascaris megalcephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 65, 1905.
- WALDEYER, Die Geschlechtszellen, in: Handbuch vergl. exper. Entwicklungslehre der Wirbeltiere, Lieferung 1—9, Jena 1903.
- ZACHARIAS, O., Neue Untersuchungen über die Copulation der Geschlechtsprodukte und den Befruchtungsvorgang bei *Ascaris megalcephala*, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 30, 1887.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind mit dem ZEISS'schen Zeichenprisma auf den Tisch in gleicher Höhe mit dem Fuße des Mikroskops entworfen unter Benutzung der LEITZ'schen Ölimmersion $\frac{1}{12}$ und des Kompensationsokulars 8 außer Fig. 38, die mit dem Objektiv 7 und dem Okular III gezeichnet wurde.

Tafel 15.

Fig. 1—10 stellen Kerne und einen Teil des Cytoplasmas der Spermatoocyten 1. Ordnung von *Asc. meg. univalens* dar. Das vierteilige Chromosom ist fertig ausgebildet.

Fig. 1. Die beiden Centrosome an entgegengesetzten Polen hart an der Kernmembran im dotterfreien Plasmahof.

Fig. 2. Die beiden Centrosome sind in die Mitte des Plasmahofes gewichen.

Fig. 3. Ein Pseudocentrosom im Kerne.

Fig. 4. Der auf Fig. 3 folgende Schnitt, um die Lage des andern Centrosoms ebenfalls außerhalb des Kernes zu zeigen.

Fig. 5, 6. „Lininsphären“ im Kerne.

Fig. 7. Das ungeteilte Centrosom im Kerne.

Fig. 8. Die Centriolen haben sich geteilt.

Fig. 9. Die beiden Tochtercentrosome sind ausgebildet.

Fig. 10. Ein Centrosom im Kerne; das Schwestercentrosom schon ins Plasma verlagert.

Fig. 11—29 stellen die Umbildungen der Spermatischen bis zum fertigen Spermatozoon dar.

Fig. 11. 2. Reifungsspindel bei *Asc. meg. univalens*. Das Centrosom hat sich geteilt.

Fig. 12. Junge Spermatide von *univalens*. Das Chromosom. nimmt die zentrale Lage des Centrosoms ein.

Fig. 13 zeigt dasselbe wie Fig. 12 für die Varietät *bivalens*.

Fig. 13—29. Spermatide von *Asc. meg. bivalens*.

Fig. 14. Das geteilte Centrosom in Drehung.

Fig. 15. Ausbildung des Kernes. Kernvacuole, Kernmembran und Einwandern des Centrosoms in den Kern.

Fig. 16. Das proximale Centrosom ist verschwunden. Vom distalen Centrosom zum Chromatin ein zartes Verbindungsfädchen ziehend. Chromatin und Centrosom in der Kernvacuole gelegen. In Fig. 11—16 zeigen die plasmatischen Granulationen und die Mitochondrialstäbchen radiäre Anordnung.

Fig. 17. Der Kern in der gleichen Ausbildung wie in Fig. 16. Die plasmatischen Granulationen haben eine runde Gestalt angenommen. Die aus den Mitochondrialstäbchen hervorgegangenen Mitochondrien wandern in das Zentrum der Spermatide.

Fig. 18. Die Kernvacuole und das Centrosom sind durch den Verklumpungsprozeß des Kernes unsichtbar geworden. Die Kernmembran ist zwischen den noch nicht ganz untereinander verschmolzenen Chromosomen sichtbar.

Fig. 19 zeigt die gleichen Verhältnisse wie Fig. 18. Die Mitochondrien waren nicht gefärbt.

Fig. 20. Durch Abheben des Kerninhaltes von der Begrenzung ist die Kernmembran sichtbar geworden.

Fig. 21. Der Kern ist ein kompaktes Kügelchen. Das Plasma auf dem gleichen Ausbildungsstadium wie in Fig. 17.

Fig. 22. Die plasmatischen Granulationen haben sich an der Peripherie eng aneinander gelagert, an einer Stelle eine Lücke freilassend. Die Mitochondrien sind zum Mitochondrienkörper zusammengetreten.

Fig. 23. Die plasmatischen Granulationen sind durch Verschmelzung größer geworden. Die Lücke ist weiter. Kern und Mitochondrienkörper auf der Wanderung an die Peripherie.

Fig. 24. Kern und Mitochondrienkörper annähernd in definitiver Lage. Die Glanzkörpergranulationen weiter miteinander verschmelzend.

Fig. 25. Die Spermatide hat sich in die Länge gestreckt. Die Kegelgestalt des zukünftigen Glanzkörpers ist schon erkennbar.

Fig. 26. Fast reifes Spermatozoon aus der Samenblase. Glanzkörper noch schwache Furchen zeigend.

Fig. 27. Ein gleiches Ausbildungsstadium dem Uterus entstammend.

Fig. 28. Reifes Spermatozoon aus der Samenblase.

Fig. 29. Reifes Spermatozoon aus den obern Partien des Uterus.

Fig. 30—38 zeigen Stadien aus dem Rückbildungsprozeß der Spermatozoen.

Fig. 30. Hinteres Ende des Spermatozoons hart an der Grenze des Mitochondrienkörpers abgebrochen. Das Vorderende entspricht dem Spermatozoon vom type sphéroidal VAN BENEDEN'S.

Fig. 31. Isoliert gezeichneter Vorderteil eines Spermatozoons, das seinen Glanzkörper durch mechanische Einflüsse verloren hat.

Fig. 32. Glanzkörper mit 2 Vacuolen. Der schwarze Niederschlag erscheint in den Vacuolen regelmäßig angeordnet.

Fig. 33. Glanzkörper mit einer größern und kleinern Vacuole. Die am spitzen Ende gelegene chromatoide Substanz entspricht dem „Spitzenstück“ SCHEBEN'S und zeigt, daß dieses genetisch mit den Vacuolen in keine Beziehung zu setzen ist.

Fig. 34. Glanzkörper zum großen Teil zerfallen. Kernähnlichkeit der Vacuole.

Fig. 35. Glanzkörper am Rande stark vacuolisiert. Die Absetzung gegen das Plasma bleibt bestehen.

Fig. 36. Glanzkörper in eine einzige Flüssigkeitsvacuole aufgelöst.

Fig. 37. Degeneriertes Spermatozoon ohne Glanzkörper.

Fig. 38. Schnitt tangential zur Uteruswandung durch einen Zellfortsatz des Uterusepithels. Verschiedene Stadien in dem Auflösungsprozeß der Spermatozoen und ihre innige Anlagerung an die Uteruszelle zeigend.

Tafel 16.

Fig. 39—43 stellen diverse Stadien für den Austritt von Kernsaft aus dem Kerne dar.

Fig. 39. Eine Spindel der 2. Reifungsteilung. Die Chromosome mit Kernsaftvacuolen.

Fig. 40. Kern einer jungen Spermotide mit zentral gelegenen Kernsaftbläschen.

Fig. 41. Kernmembran hat sich durch die unter ihr angesammelte Flüssigkeitsmenge abgehoben. Dadurch ist das Centrosom sichtbar geworden.

Fig. 42. Kern mit peripher gelegener Vacuole. Die Kernmembran ist durch einen gleichen Prozeß wie in Fig. 20 sichtbar geworden.

Fig. 43. Spermakern im Ei mit hellem Bläschen.

Fig. 44—51 verschiedene Formen von chromatischen Differenzierungen am spitzen Schwanzende des reifen Spermatozoons.

Fig. 46. Das „Spitzenstück“ SCHEBEN's mit der „Sphäre“.

Fig. 47. Die „Basalplatte“ SCHEBEN's.

Fig. 49. Das ausgebildete „Spitzenstück“ SCHEBEN's.

Fig. 52—53. Chromatische Brocken an beliebiger Stelle im Plasma des Spermatozoons. Fig. 52 zeigt die Ähnlichkeit des chromatoiden Nebenkörpers mit dem SCHEBEN'schen „Spitzenstück“.

Fig. 54. Der chromatoide Nebenkörper tritt aus dem Kerne der Spermatoocyte aus.

Fig. 55. Der chromatoide Nebenkörper im Plasma der Spermatoocyte.

Fig. 56. Der chromatoide Nebenkörper aus dem Plasma der Spermatoocyte in die Rhachis gewandert.

Fig. 57. Hodenzwischenkörperchen. Der chromatische Bestandteil ist der aus dem Kerne der Spermatoocyte ausgeschiedene chromatoide Nebenkörper. Das Plasma ein Rest der Rhachis.

Fig. 58. Hodenzwischenkörperchen, dessen chromatoide Substanz in ein Fädchen mit Endknöpfchen ausgezogen ist und so Ähnlichkeit mit dem SCHEBEN'schen „Spitzenstück“ aufweist.

Fig. 59. Der chromatoide Nebenkörper im Plasma einer Spermatoocyte kurz vor der 1. Reifungsteilung.

Fig. 60. Derselbe im peripheren Plasma einer jungen Spermatoide.

Fig. 61. Derselbe, das Aussehen des „Spitzenstückes“ zeigend im Plasma einer ältern Spermatoide.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Über die Entwicklung des Vorderhirns bei niedern Vertebraten.

Von

Fanny Fuchs in Straßburg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Straßburg.)

Mit Tafel 17—24 und 1 Abbildung im Text.

Einleitung.

Der Begründer der modernen, vergleichenden Morphologie des Vertebratenhirns war C. E. v. BAER. Von ihm stammt bekanntlich die allgemein angenommene Einteilung des Gehirns in 5 hintereinander gelegene Bläschen, das Vorder-, Zwischen-, Mittel-, Hinter- und Nachhirn. Es war ihm wohl bekannt, daß dieser Fünfteilung des Hirnröhres eine Drei- und dieser eine Zweiteilung vorausgehe, ebenso hatte er die Entstehung von Vorder- und Hinterhirn durch Auswachsen aus dem ersten, resp. dritten Hirnabschnitt beobachtet. Die Bildung des Großhirns (Vorderhirns) z. B. beschreibt er folgendermaßen: „Die vorderste und obere Wand des vorderen Bläschens stülpt sich doppelt und zu beiden Seiten neben der Mitte hervor, so daß diese im Verhältnis zu den Seitenteilen eingesenkt bleibt.“ (Auf diese Bemerkung v. BAER's möchte ich besonders hinweisen, da später andere Anschauungen über diesen Vorgang zur Geltung kamen.) v. BAER deutet auch gelegentlich an, daß wegen dieser ver-

schiedenen Art der Entstehung Vorder- und Zwischenhirn nicht im gleichen Verhältnis zu dem primitiven Hirnröhre ständen, legt aber auf diese gelegentliche Bemerkung so wenig Wert, daß er an anderer Stelle äußern konnte: „Aus diesen fünf morphologischen Elementen wird das Hirn gebildet, denn die vorübergehende Dreizahl der primären Hirnbläschen scheint nur anzudeuten, daß gewisse Abgrenzungen ein wenig später kenntlich werden.“ v. BAER suchte eben, wiewohl ihm die entwicklungsgeschichtlichen Vorgänge klar und gegenwärtig waren, in ihnen noch nicht in dem Maße nach Kriterien für die beim erwachsenen Tiere bestehenden Verhältnisse, wie wir dies heute zu tun gewohnt sind.

v. BAER hatte hauptsächlich das Gehirn von Fischen, Vögeln und Säugern untersucht.

Kurz darauf unterzog JOHANNES MÜLLER (38) auch das Gehirn der Cyclostomen (*Petromyzon. Myxine*) einer ersten genauern Untersuchung. Er schloß sich den theoretischen Ausführungen seines Zeitgenossen in allen wesentlichen Stücken an und deutete das Hirn der Cyclostomen ganz im v. BAER'schen Sinne.

War für diese beiden Forscher die Einteilung des Gehirns in 5 Bläschen ein zwar vielfach bewährtes, aber keineswegs erstarrtes Schema, an dem nichts geändert werden durfte, so wurde sie für die meisten ihrer Nachfolger eine starre Form, der die lebendige, wechselnde Erscheinung sich zu fügen hatte. Es war, als hätte v. BAER, der doch aus seinen widersprechenden Bemerkungen nie ein Hehl gemacht hatte, ein unantastbares Dogma hinterlassen. v. BAER hatte allerdings für die einzelnen Hirnabschnitte keine genauen Abgrenzungen angegeben. Er selbst hielt sich zu diesem Zweck an die durch die Entwicklungsgeschichte gegebenen Grenzen, ohne sie genau zu präzisieren, einige seiner Nachfolger jedoch kannten nur die 5 Bläschen und wollten in allen Hirnen jene 5 Abschnitte deutlich und leicht unterscheidbar nebeneinander sehen. So war sich z. B. v. BAER vollkommen darüber klar, daß das Zwischenhirn manchmal recht klein und unbedeutend, vor allem äußerlich kaum sichtbar sein kann. MICLUCHO-MACLAY (37) dagegen suchte bei den Selachiern das Zwischenhirn an der Stelle, wo das Mittelhirn liegt, da ihm das ganz in die Tiefe versenkte echte Zwischenhirn für diesen Hirnteil nicht bedeutend genug erschien. Von rein äußerlichen Gesichtspunkten ging auch FRITSCH (15) aus, der bei den Knochenfischen das Mittelhirn für das Vorderhirn an-

sah, offenbar wegen der auch an diesem Hirnteile vorhandenen Hemisphären. Der psychologische Grund für diese augenscheinlichen Irrtümer kann nur in der autoritativen und suggestiven Kraft der Fünfbläschentheorie und ihrer rein äußerlichen Anwendung gefunden werden.

Durch die verschiedene, ziemlich willkürliche Deutung der einzelnen Hirnabschnitte war nun eine beträchtliche Verwirrung entstanden, der erst gesteuert wurde, als STIEDA (50) und EHLERS (14) darauf hinwiesen, daß in allen Hirnen durch den Ursprung der Zirbel dicht vor der vordern Grenze des Mittelhirns ein fester Punkt gegeben sei, durch den, wenigstens dorsal, Zwischen- und Mittelhirn ohne Mühe zu trennen seien. Ventral war die Abgrenzung durch den Trichter ohnedies immer klar gewesen.

Eingehender beschäftigte sich mit der allgemeinen Morphologie und Entwicklungsgeschichte des Hirns wieder A. GOETTE (21). Dieser Forscher legte vor allem Gewicht auf die stets vorhandene Hirnbenge, die mehr oder weniger rechtwinklige Abbiegung des vordersten Gehirnteiles von dem Chordaende. Er wies nach, daß durch diesen Vorgang die erste Sonderung des Hirnrohres in zwei Abschnitte zustande kommt und diese Zweiteilung dadurch, daß sich der keilförmige, die Biegung bewirkende Abschnitt vorn und hinten abgrenzt, zu einer Dreiteilung wird. Damit ist dann die Gliederung des primitiven Hirnrohres beendet, denn als ein primitiver Abschnitt des Gehirns kann nur ein solcher gelten, der das Hirnrohr in seinem ganzen Umfange sondert, also Teile der Seiten, Teile des Daches und des Bodens enthält. Die übrigen zwei noch entstehenden Abschnitte, Groß- und Kleinhirn, sind daher den drei primitiven Abschnitten morphologisch gar nicht gleichwertig, da sie durch das Auswachsen bestimmter Stellen aus diesen entstehen. So kommt also auch GOETTE schließlich auf die 5 Abschnitte v. BAER'S, nur legt er mehr Gewicht auf ihre Entstehung und auf die die erste Sonderung bewirkende Hirnbenge.

MIKALKOVICZ(36) widersprach zwar diesen Anschauungen GOETTE'S, indem er einen vordern, unpaaren, erst später entstehenden Teil an der Bildung des Großhirns beteiligt sein ließ; GORONOWITSCH (24) jedoch konnte GOETTE'S Untersuchungen vollauf bestätigen, die seitdem wohl allgemein angenommen sind.

HIS (27) hat dann zuerst eine genauere Nomenklatur der einzelnen Abschnitte und vieler Details am Vertebratenhirn vorgeschlagen, die von einer anatomischen Kommission geprüft und an-

genommen wurde. Diese anatomische Nomenklatur bezieht sich auf den Medianschnitt eines jungen, menschlichen Embryos, wie überhaupt den His'schen Untersuchungen mehr oder weniger immer die Verhältnisse beim Menschen und höhern Säugern zugrunde liegen, wiewohl er auch niedere Vertebraten in den Kreis seiner Betrachtungen zieht. His führte auch zum ersten Male die Einteilung des Hirns in Längszonen systematisch durch. Er unterschied die dicken Seitenteile des Gehirns, die er in eine ventrale Grund- und eine dorsale Flügelplatte einteilt, von der verdünnten Dach- und Bodenplatte.

v. KUPFFER (33) hält sich im allgemeinen auch an die anatomische Nomenklatur, weist jedoch nach, daß der Embryo eines höhern Säugers kaum das geeignete Objekt sein dürfte zur Aufstellung solcher Grenzmarken, die für alle Vertebraten Geltung haben. v. KUPFFER verbessert auch einige Irrtümer der His'schen Arbeiten und legt seiner Einteilung des Gehirns einige neue Grenzmarken zugrunde, auf die etwas näher einzugehen ist, da die ganze neuere Gehirnforschung sich der v. KUPFFER'schen Nomenklatur anschließt.

Die beiden ursprünglichen, durch die Hirnbenge hervorgebrachten Abschnitte des Gehirnrohres nennt v. KUPFFER Archencephalon (vorderer Teil) und Deuterecephalon (hinterer Teil). Im Archencephalon legt er besonderes Gewicht auf einen Punkt, an den er weittragende Theorien knüpft, auf den vordern Neuroporus, die Stelle also, an der das Gehirn am längsten mit dem Ectoderm in Verbindung bleibt. Nach v. KUPFFER soll dieser Punkt das Ende der Gehirnachse vorstellen und bei Cyclostomen in besondere Beziehungen zu dem unpaaren Geruchsorgan tretend, auch bei höhern, amphirhinen Tieren noch die Stelle des ursprünglichen, unpaaren Riechorgans bezeichnen. Wenn dann später das Gehirnrohr ganz geschlossen ist, wird die Stelle, an welcher der Neuroporus lag, oft noch durch eine kleine Vorwölbung der vordern Hirnwand bezeichnet, die nach BURCKHARDT's Vorschlag „Recessus neuroporicus“ genannt wird. Bezeichnend für die KUPFFER'sche Auffassung dieser Stelle ist es, daß er sie ursprünglich „Lobus olfactorius impar“ genannt hatte, eine Bezeichnung, deren Unangebrachtheit BURCKHARDT erläuterte, worauf v. KUPFFER zwar den vorgeschlagenen neuen Namen annahm, ohne doch von seiner Deutung dieser Stelle abzugehen.

Die nun folgende Dreiteilung des Hirns bedingt neue Namen.

Den ventralen Teil der Hirnbeuge nennt v. KUPFFER „Plica ventralis encephali“, ihren Scheitel „Tuberculum posterius“.

Durch die Verbindung der am Dache aufgetretenen Commissura posterior mit dem Tuberculum posterius wird der vorderste Hirnabschnitt, das Prosencephalon, nach hinten begrenzt; ihm schließt sich das Mesencephalon an, das nach hinten durch eine ringförmige Einziehung, die Plica rhombomesencephalica, von dem noch übrigen Hirnabschnitt, dem Rhombencephalon, getrennt wird.

Als Ursache für die nun folgende, reichere Gliederung des Vorder- und Mittelhirns betrachtet v. KUPFFER, übereinstimmend mit allen Forschern, die Entstehung der paarigen Sinnesorgane, der Nase und der Augen. Für das Hinterhirn bedeutet die Ausbildung der Seitenlinie und des Labyrinths die gleiche Veränderung.

Am Dache des Prosencephalons zeigt sich schon früh eine kleine Einziehung, durch die das vorher einheitliche Gewölbe in zwei hintereinander gelegene Abschnitte getrennt wird, das Vorder- und Hintergewölbe des Vorderhirns, wie GOETTE die beiden Abteilungen nannte. v. KUPFFER führte nun diese Trennung des Prosencephalons in zwei Abschnitte vom Dach bis zum Boden durch im Anschluß an eine von ihm neu gefundene Grenzmarke. Es ist dies eine Erweiterung des Centralkanal, die von innen betrachtet als paarige Furche erscheint und jederseits von den Augenblasen an bis zu der Einkerbung am Dache durchgreift. Äußerlich entspricht dieser „Sulcus intraencephalicus anterior“ genannten Erweiterung eine dicht dahinter gelegene Einziehung, die sich zwar nicht bis zum Boden fortsetzt, aber doch eine bestimmte seitliche Grenze abgibt. Durch diese innen und außen deutliche Grenze wird nunmehr an dem vorher einheitlichen Prosencephalon ein vorderes Telencephalon von einem hintern Diencephalon abgetrennt.

Auch an letztem nimmt v. KUPFFER noch weitere Einteilungen in das die Habenularganglien tragende Parencephalon und das die Gegend der Commissura posterior einnehmende Synencephalon vor, deren Grenzen ich aber nicht näher anzugeben brauche.

Diese ganze Einteilung bezieht sich also — darauf sei besonders hingewiesen — auf ein Hirn ohne Hemisphären.

Die Seitenwände des Telencephalons stellen den Mutterboden für die Hemisphärenbildung vor, doch greift diese nach v. KUPFFER auch gelegentlich auf das Diencephalon über. Nach der Ausbildung der Hemisphären bleibt der mediane Teil des Telencephalons, hauptsächlich Teile der Dach- und Bodenplatte und die beide verbindende

Lamina terminalis, als „Telencephalon medium“ zurück, während die Seitenteile desselben mehr oder weniger in der Bildung der Hemisphären aufgegangen sind.

Noch eines Punktes, über den die verschiedensten Anschauungen herrschen, möchte ich Erwähnung tun, nämlich des Verlaufes der Hirnachse.

K. E. v. BAER (2) verlegte ihr vorderes Ende in den Trichter: ihm schloß sich DURSÝ (10) an. GOETTE (21) wies nach, daß der Trichter erst eine später auftretende Bildung sei und ließ die Hirnachse in der Sehnervenplatte, also im Grunde des „Recessus opticus“ nach neuer Nomenklatur, auslaufen. Seiner Auffassung schlossen sich HIS (27), GORONOWITSCH (24) und KEIBEL (30) an. Demgegenüber stellte nun v. KUPFFER eine ganz neue Theorie auf: Er suchte das Ende der Gehirnachse im Recessus neuroporicus. Seiner Meinung sind die meisten neuern Forscher, PLATT, BURCKHARDT u. a. gefolgt.

Vielleicht möchte die Hirnachse als eine lediglich konventionelle Linie ohne weitere Bedeutung erscheinen. Demgegenüber ist zu bedenken, daß einmal in den Veränderungen, die die Lage dieser Linie erfährt, auch die hauptsächlichsten Veränderungen der Lagebeziehungen sämtlicher Hirnteile ihren Ausdruck finden müssen, und daß ferner allein die richtige Festlegung einer Symmetrielinie in einem anfangs so einfachen, später so kompliziert sich gestaltenden Organ, wie es das Gehirn ist, uns in den Stand setzt, auch wirklich homologe Teile dieses Organes zu vergleichen. Besonders wenn auf die Einteilung des Gehirns in Längszonen mehr Wert gelegt wird, wie dies neuerdings durch BURCKHARDT (6) geschieht, ist die Wichtigkeit der Hirnachse gar nicht zu verkennen.

Amphibien.

Ich beginne mit der Beschreibung der Vorderhimentwicklung bei den Amphibien. Die höchste der von mir untersuchten Formen wähle ich deshalb als Ausgangspunkt, weil man sich bei ihr über die Deutung der einzelnen Hirnteile längst klar ist. So wird ein fester Ausgangspunkt gewonnen, auf den ich später bei den Erörterungen über Gehirne mit nicht gleich klaren Verhältnissen zur Feststellung der Homologien immer wieder zurückgreifen kann.

Die grundlegenden Untersuchungen über die Gehirnentwicklung der Anuren (*Bombinator*) stammen von GOETTE (21). Später ist eine Menge einzelner Beobachtungen hinzugefügt worden, die von v. KIFFER (33) zusammengefaßt und durch eigene Untersuchungen ergänzt wurden. Speziell die Entwicklung der Hemisphären von *Pelobates* hat STUDNICKA (51, 53 u. 54) zum Gegenstand einer ausführlicheren Untersuchung gemacht und sie mit der von *Petromyzon* verglichen. Seine Ausführungen kann ich in allem Wesentlichen bestätigen.

Ich habe *Rana temporaria* untersucht.

Die frühen Stadien der Entwicklung bei *Rana* sind ganz typisch. Die sehr deutliche Hirnbeuge bewirkt eine fast rechtwinklige Abknickung des vordersten Hirnabschnitts. Bald sondert sich über dem Knickungswinkel das Mittelhirn als selbständiger Hirnteil deutlich vom Vorder- und Hinterhirn ab, ohne daß es zunächst noch Anteil an der Hirnbasis hätte. Diesen erhält es erst später, wenn die Hirnbeuge sich auszugleichen beginnt. Vor dem Mittelhirn beginnt bald die Zirbel sich anzulegen, und fast gleichzeitig damit fängt am obersten Rande der Lamina terminalis der Adergeflechtknoten (Plexus) als zunächst noch ganz kleine Einbuchtung an sich einzustülpen.

Mit der Entwicklung der sehr frühzeitig sich abspaltenden Augenblasen in unmittelbarem Zusammenhang steht die des Sulcus intraencephalicus anterior. Gerade beim Frosch ist es sehr deutlich zu verfolgen, daß diese Erweiterung des Vorderhirnventrikels lediglich eine Folge des Zuges der stark und schnell auswachsenden Augenblasen ist (Fig. 1, *A. Bl.*), der sich nicht nur an den basalen Teilen, sondern an den ganzen Seitenwänden des Vorderhirns bemerkbar macht. Da die Zellteilungen, die zu dem Auswachsen der Augenblasen führen, wie überhaupt alle Zellteilungen im Hirnrohre, nahe dem Centralkanal, also an den noch am wenigsten differenzierten Zellen, erfolgen, so ist es wohl verständlich, daß sich diese Teilungen, die zum Auswachsen der Augenblasen führen, auch im weiteren Umkreise bemerkbar machen und so, durch die Richtung des stärksten Wachstums hervorgebracht, jederseits eine furchenartige innere Erweiterung des Centralkanals entsteht (Fig. 2a u. b. *S. i. a.*).

Vor dem Sulcus intraencephalicus anterior entsteht bald eine dorsal deutliche, ventral zunächst noch unbedeutende äußere Einziehung (Fig. 2b. *ü. F'*), die bald bis an den Adergeflechtknoten

am Dache durchgreifend ein hinteres Diencephalon von dem vordern Telencephalon trennt.

Diese äußere Grenzlinie ist natürlich dadurch entstanden, daß die beiden, durch diesen Streif getrennten Teile ein gesteigertes Wachstum zeigen, an dem nur er unbeteiligt blieb. Das Wachstum am Telencephalon bedeutet eigentlich schon den Beginn der Hemisphären. Doch geht es nicht wohl an, die jetzt noch gar nicht paarig hervortretenden Seitenteile des Telencephalons schon Hemisphären zu nennen.

Aus rein praktischen Gründen, um sich bei der Beschreibung jüngerer Stadien kurzer Namen bedienen zu können, empfiehlt sich die Abtrennung eines Telencephalons. Dabei sollte aber wohl verstanden bleiben, daß es eigentlich kein selbständiger Hirnteil ist, sondern lediglich eine frühe Stufe der Hemisphärenbildung, auf der die noch nicht paarig hervortretenden Hemisphären mit den medianen Teilen zusammengefaßt und als Telencephalon bezeichnet werden.

Entsprach das Wachstum des vordern Teiles dem Beginn der Hemisphärenbildung, so führt das des hintern Abschnittes zur Ausbildung des Diencephalons. Der Sulcus intraenceph. ant. wird dadurch mit den medianen, dazugehörigen Ventrikelteilen zum Zwischenhirnventrikel. Bald rücken im dorsalen Teile des Diencephalons die Seitenwände des Hirnrohres auseinander, ohne daß man von einem tiefem Einscheiden des Ventrikels und einem ihm entsprechenden äußern Wachstum reden könnte. So entsteht dann im dorsalen Teile des Zwischenhirns das, was von KUPFFER treffend als „Vorderhirnweite“ (Fig. 2b, *S. i. a*) bezeichnet. Tatsächlich bleibt eine Zeitlang diese Vorderhirnweite die bedeutendste Ventrikel-erweiterung am ganzen Vorderhirn, was vielleicht daran erinnert, daß auch phylogenetisch dieser Hirnabschnitt, der nach der Ausbildung der Hemisphären stark im Wachstum zurückbleibt, eine bedeutendere Rolle gespielt hat.

Ehe aber die Vorderhirnweite ihre stärkste Ausbildung erreicht hat, beginnt beträchtlich davor jederseits eine kleine Ausbuchtung des Ventrikels und ihr entsprechend eine äußere Volumzunahme der dicken Seitenwände des Telencephalons, wodurch sich dieser Vorgang als Ausstülpung erweist (Fig. 2a, *S. V*). Zunächst erfolgt diese Ausbuchtung rein seitlich. Es ist dies also der erste Beginn der Hemisphärenbildung. Bald biegen die schnell wachsenden Hemisphären nach vorn um und zwar so energisch, daß eine Art Abknickung des Ventrikels entsteht (Fig. 3a u. b, *Hh*). Diese Um-

biegungsstelle wird von *STUDNIČKA* Hinterhorn genannt. Bei *Rana* ist sie nur angedeutet; *STUDNIČKA* zeichnet sie von *Pelobates* viel deutlicher. Da die Hemisphären in ihrem dorsalen Teile viel schneller wachsen als in ihrem ventralen, so zeigt ein Schnitt durch den ventralen Teil einer dorsal schon weiter entwickelten Hemisphäre ein früheres Stadium.

So ist auf Fig. 3a zu sehen, wie die Hemisphärenventrikel in einer Richtung auswachsen, die fast genau in der Mitte zwischen vorn und seitlich liegt. An einem dorsalen Schnitt derselben Serie (Fig. 3b) ist dann deutlich sichtbar, wie eine nochmalige Abknickung des Ventrikels (*k*) sein völliges Umwenden nach vorn zu, ja sogar etwas medialwärts bewirkt.

Die Hemisphären sind nun schon so weit ausgebildet, daß sie vor der Lamina terminalis ein beträchtliches Stück weit zusammenstoßen. Der größte Teil der Hemisphären ist jedoch bloß verklebt, und die Verklebung trennt sich später wieder; ein Teil aber, der vorderste, dorsalste nämlich, verschmilzt bald ohne Spur einer Trennung mit dem der andern Hemisphäre. Diese Stelle wird „Lobus olfactorius“ genannt, doch wäre es besser, einen andern Namen einzuführen, da zunächst diese Hemisphärenbrücke in gar keinen Beziehungen zum Geruchsorgane steht.

Das Geruchsorgan schließt sich schon sehr früh an das Vorderhirn an, schon zu einer Zeit, wo die Augenblasenstiele noch weit offen sind und noch keine Spur von Faserbildung zeigen (Fig. 1, *G. O*). Zunächst liegen die Geruchsgruben dem Vorderhirn ganz dicht und rein seitlich an; bald jedoch rücken sie, ganz entsprechend dem nach vorn gerichteten Auswachsen der Hemisphären, auch mit nach vorn. Ja, fast scheint es, als ob das Geruchsorgan die Hemisphären nach vorn zöge. Natürlich wachsen sie aktiv aus; aber die Richtung ihres Auswachsens scheint durch die Geruchsorgane bestimmt zu werden. Mit diesem Vorrücken der Geruchsgruben geht ihre Entfernung vom Gehirn Hand in Hand. Der Zug scheint nun durch den Nervus olfactorius vermittelt zu werden (Fig. 3a u. 4). Das Vorrücken des Riechnerven geht so weit, daß er jederseits ziemlich nahe der Mittellinie ankommt. Dann benutzt er die oben erwähnte, schon lange bestehende Hemisphärenbrücke zur Ausbildung einer, die beiden lateralen Olfactorii verbindenden Commissur (Fig. 5). Diese Verschmelzung der Hemisphären ist also keineswegs durch den Riechnerven hervorgerufen, er benutzt sie nur als Brücke, um Fasern nach der andern Seite hin zu schicken.

Wenn ich von einem Vorrücken des Riechnerven sprach, so ist dies natürlich so zu verstehen, daß die zuerst ausgebildeten Fasern bestehen bleiben und nach vorn zu immer neue hinzukommen. Die seitlichen Fasern umgreifen also den untern vordern Teil des Vorderhirns bis auf ein mittleres, ventrales Stück vollständig. Immerhin kann man diese seitliche Partie der Fasern ganz gut von der medialen als seitlichen Olfactoriusast abtrennen (Fig. 5, *L. O. A.*).

Dabei nimmt der Teil des Vorderhirns, der mit dem Riechnerven in Verbindung steht, die durch das Eintreten der fein aufgesplitterten Olfactoriusfasern in die Endpinselform der Mitralzellen des Hirns bedingte charakteristische, histiologische Struktur an, die „Formatio bulbaris“ genannt wird. Dadurch grenzt er sich ganz gut histiologisch von den dahinter gelegenen Hirnteilen als Lobus olfactorius ab. Zunächst ist dieser Lobus olfactorius noch ganz einheitlich (Fig. 5). Nun wachsen aber die Hemisphären noch beträchtlich aus, am stärksten in ihrem dorsalen Teile. Dadurch wird dann der seitliche, also der ursprüngliche Olfactoriusast, ganz auf die Ventralseite verlagert und viel länger ausgezogen. Zugleich wird dann auch der hintere Teil des Lobus olfactorius vom vordern durch eine Pigmentschicht getrennt. Dies ist auf einem Totalpräparat vom herauspräparierten Hirn eines in der Metamorphose begriffenen Frosches gut zu sehen (Fig. 6). Der hintere Abschnitt des Lobus wird nun als „Lobus olfactorius accessorius“ (GAUPP) dem vordern als dem eigentlichen Lobus olfactorius gegenübergestellt. Durch Vergleich mit einem erwachsenen Froschhirn ergibt sich dann, daß der Lobus späterhin noch sehr stark auswächst, während das Wachstum der Hemisphären offenbar beendet ist. Dadurch scheint dann der Lobus olf. accessorius als Bulbus olfactorius accessorius auch äußerlich etwas hervortreten. Jedenfalls aber steht das fest, daß er den ältesten und ursprünglichsten Teil des ganzen Riechlappens vorstellt und deshalb wohl eher den Namen „Lobus olf. primus“ verdient.

GOETTE hatte den Lobus olfactorius bei der Unke solide gefunden, GAUPP (18) beim Frosch mit einem Ventrikel versehen: Diese Verschiedenheiten beruhen wohl kaum auf tatsächlichen Unterschieden in der Ausbildung des Ventrikels. Das, was als „Formatio bulbaris“ ausgezeichnet ist, ist wohl nur das „Stratum glomerulosum“ und „magnocellulare“ von GAUPP; als eigentliche Grenze dieser Formatio imponiert das Stratum moleculare. Das Stratum granulosum ebenso wie das Stratum moleculare gehört wohl schon gleichmäßig der ganzen Hemisphäre an. Wenn man also als Formatio

bulbaris nur die zwei äußersten Schichten bezeichnet, dann hat der Lobus olfactorius keinen Ventrikel, denn sie umgreift ihn nirgends, sondern schneidet davor und darunter ab (Fig. 8, L. o).

Zunächst scheint sich die äußere Grenze zwischen Lobus und Hemisphäre auch mit der histiologischen zu decken (Fig. 5). Wie ich aber den Zeichnungen GAUPP's entnehme, verschiebt sich diese, übrigens gar nicht scharfe Grenze später äußerlich etwas weiter nach hinten. Gegenüber dem Hirn eines soeben metamorphosierten Frosches zeigt überhaupt das eines ausgewachsenen Tieres noch mancherlei Veränderungen. Wahrscheinlich sind also darauf und auf das oben Angeführte die Verschiedenheiten der Ansichten über den Ventrikel des Lobus zurückzuführen. GAUPP rechnet noch einen Teil zum Lobus, der möglicherweise besser zu den Hemisphären gerechnet werden sollte, wie GOETTE dies getan hat.

Wenn Lobus olfactorius und Hemisphären schon weit in ihrer Ausbildung fortgeschritten sind, beginnt erst die stärkere Entwicklung des Plexus (Adergeflechtknotens). In Fig. 3b (A. K) stellte er noch eine unbedeutende Einstülpung des obersten Randes der Lamina terminalis dar und war von den Hemisphären ganz bedeckt. Beträchtlich weiter entwickelt zeigt er sich in Fig. 10, wo bereits reichlich Gefäße in ihn eingetreten sind und beträchtliche Wucherungen seines Epithels veranlaßt haben. Vor und neben ihm hat das Hirndach begonnen ein wenig auszuwachsen, wodurch die ihn bedeckenden Hemisphären etwas auseinander- und von ihm abgedrängt werden. Dies zeigt sich noch deutlicher in Fig. 11, wo der Adergeflechtknoten etwa seine definitive Ausbildung besitzt und, von den Hemisphären nicht mehr bedeckt, frei an der Hirndecke zutage tritt.

Man hat diesen Plexus auch Paraphyse genannt. Und zwar geht dieser Irrtum auf HIS (27) zurück, der der Meinung war, GOETTE habe bei *Bombinator* „die Sonderung zweier örtlich verschiedener Epiphysenformen“, deren vorderste der Adergeflechtknoten oder die Paraphyse sei, festgestellt. GOETTE hat allerdings nachgewiesen, daß die wirkliche Epiphyse bei *Bombinator* noch nie gesehen worden, sondern meist der Adergeflechtknoten dafür gehalten worden war. Außerdem beschrieb er dann Entstehung und Ausbildung der echten Epiphyse, vor allem die Ablösung ihres distalen Endes als sog. „Stirndrüse“. Aber niemals hat GOETTE den Adergeflechtknoten Paraphyse genannt oder etwa daran gedacht, ihn als eine der Epiphyse ähnliche Bildung aufzufassen.

Die Abtrennung einer Paraphyse geht bekanntlich auf SELENKA (45) zurück, der die betreffenden Beobachtungen hauptsächlich bei Reptilien, gelegentlich auch bei Haien und Beuteltieren gemacht hatte. Er definierte als Paraphyse eine nach Art der Epiphyse entstehende Ausstülpung am Dache des sekundären Vorderhirns, deren Wachstum, entgegen dem der Epiphyse, nach hinten gerichtet sei. Das „sekundäre Vorderhirn“ faßte SELENKA offenbar im Sinne von MIHALCOVICZ auf; es entspricht durchaus dem „Telencephalon“ v. KUPFFER'S. Die Paraphyse ist also eine an der Grenze zwischen Diencephalon und Telencephalon gelegene, aber schon zu letzterem Hirnteil gehörige Ausstülpung des Hirndaches, die, wie v. KUPFFER angibt, wenn andere Marken fehlen, als Grenzbestimmung dienen kann.

Auf dem beigefügten Medianschnitt von *Siredon*, einem Präparat von Herrn Prof. GOETTE (Fig. 9), sind Paraphyse und Epiphyse in typischer Lage zu sehen.

Es ist schon von vielen Seiten darauf hingewiesen worden, daß bei den Anuren das Telencephalon gar keinen Anteil am Dache hat. Oben erwähnte ich, daß die äußere Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon am Dache dicht vor dem Adergeflechtsknoten auslaufe und dieser am obersten Rande der Lamina terminalis entstehe. Damit ist also auch ausgedrückt, daß das Telencephalon kein Dach hat. Eine Paraphyse müßte aber gerade dicht vor dem Plexus entstehen, wo in jüngern Stadien die Hemisphären dicht verklebt mit ihren medialen Rändern liegen. Die Entwicklung einer Paraphyse an dieser Stelle ist also ganz unmöglich, da einfach kein Platz dafür vorhanden ist. Und in der Tat ist in jungen Stadien keine Spur davon zu sehen. Wenn aber eine wirkliche Paraphyse entstehen soll, so muß dies bei jungen Tieren geschehen, etwa gleichzeitig mit der Zirbel oder wenigstens kurz nachher. Die gemeinsame und gleichartige Anlage kann eben nur in jungen Stadien erkannt werden; später gehen dann die Bildungen nach allen Richtungen hin auseinander. Deshalb dürfen auch die spätern Aus- und Vorwüchse am Hirndache nicht mehr mit so primitiven Bildungen, wie es Epi- und Paraphyse sind, in Verbindung gebracht werden. Eine solche spätere Bildung ist aber das Stückchen Hirndach, das, wie ich oben erwähnte, vor dem Plexus entsteht (Fig. 10, *n. D*) und dessen Umschlagsrand gegen den eingestülpten Plexus von v. KUPFFER als Paraphysenausstülpung bezeichnet wird. Es geht überhaupt nicht an, den vordern Übergang einer Einstülpung in den nicht eingestülpten Teil als Ausstülpung zu bezeichnen, auch dann nicht,

wenn normalerweise der vordere, nicht eingestülpte Teil von oben nach unten verläuft, wie es hier der Fall ist (Fig. 10 u. 11. *n. D*).

v. KUPFFER bezeichnet also den vordern Rand des Plexus als Paraphyse.

Das was STUDNIČKA (52 u. 53) so nennt, ist dagegen einer der seitlichen Ränder, an denen natürlich ebenso wie vorn der Übergang des eingestülpten Plexus in die seitlichen, nicht eingestülpten Teile des Hirndaches erfolgt (Fig. 12a u. b). Auf STUDNIČKA's Figur ist allerdings im Querschnitt nur auf der einen Seite dieser Umschlagsrand zu sehen. Jedenfalls sind die Querschnitte nicht ganz symmetrisch geführt; auf einem der folgenden Schnitte wäre gewiß auch der Rand der andern Seite sichtbar. Aus meinen Querschnitten (Fig. 12a—c) scheint mir zweifellos hervorzugehen, daß die Paraphyse STUDNIČKA's nichts als der seitliche Übergangsrand des eingestülpten Plexus in das nicht eingestülpte Hirndach ist, derselbe Rand, den v. KUPFFER nach Vereinigung der beiden Seitenränder vorn in der Mittellinie als Paraphyse bezeichnet.

Etwas anderes wieder ist es, was GAUPP (17) unter Paraphyse versteht, nämlich der ganze, später etwas in die Höhe gehobene obere Teil des Adergeflechtknotens selbst. Ein Sagittalschnitt in spätern Stadien zeigt auch, wie es zu dieser Emporhebung kommt. Zum größten Teil wird sie natürlich wieder durch das stärkere Wachstum des Vorderhirndaches gegenüber den zurückbleibenden Hemisphären bewirkt, das schließlich dazu führt, daß das Dach gewölbt über den Hemisphären ruht, während es vorher wohl gerade dazwischen ausgespannt war. Dann aber kommt das Emporheben des Plexus auch daher, daß die in den Adergeflechtknoten eintretenden Gefäße, die zum Teil von hinten herkommen und da unter einer dicken, bindegewebigen, stark pigmentierten Schwarte verlaufen, eine Anheftung des Plexus an diese bewirken (Fig. 11). Die Querschnitte von Hirnepithel, die sich dann an dieser Stelle etwa finden (zum größern Teil sind es übrigens Gefäßquerschnitte), rühren nicht von Ausstülpungen her, sondern daher, daß die Gefäße an verschiedenen Stellen in den noch ganz kleinen Plexus eindringen und auf diese Weise die nicht eingestülpten Stellen schließlich als Schlingen aussparen. Übrigens ist es leicht möglich, daß das mächtig wuchernde Epithel des Adergeflechtknotens auch ein paar Schlingen zwischen den Gefäßen aufwärts schiebt, aber auch dies würde nichts für eine Paraphysennatur beweisen. Denn eine Paraphyse kann nimmermehr dadurch entstehen, daß ein Plexusepithel an den ein-

dringenden Gefäßsprossen in die Höhe wächst. Von den Rändern aber rühren diese Epithelschlingen nicht her, denn diese sieht man in allen Stadien glatt in den Plexus übergehen.

Also: bei den Anuren ist, wahrscheinlich infolge der Kürze des Daches, am Vorderhirn meiner Ansicht nach keine Bildung vorhanden, die der Paraphyse der Urodelen oder gar der Reptilien zu vergleichen wäre. Wenn später das Telencephalon ein kurzes Dach bekommt, ist die Zeit für die Anlage einer Paraphyse längst verpaßt; deshalb dürfen die spätern, vielleicht ähnlich aussehenden Bildungen nicht mehr mit ihr in Verbindung gebracht werden.

Um auch das Übrige kurz zusammenzufassen:

Als Lobus olfactorius sondert sich jederseits der vorderste, seitliche Teil der Hemisphäre durch seine charakteristische, histiologische Struktur sowohl wie durch eine äußere Grenze ab. Dieser Lobus, zuerst einheitlich, zerfällt später in zwei getrennte Abschnitte, den hintern, aber ursprünglichsten Teil, den „Lobus olf. accessorius“ und den eigentlichen vordern Lobus olfactorius.

Die Hemisphärenbildung geht in typischer Weise vor sich durch zunächst seitwärts, bald aber nach vorn gerichtetes starkes Auswachsen der dicken Wände des Telencephalons. Bei diesem Vorgange bleibt das Dach des Vorderhirns ganz unbeteiligt, ebenso wie die vorn sich daran anschließende Lamina terminalis.

Es ist wohl kein ausreichender Grund vorhanden, noch nach der Ausbildung der Hemisphären die Abtrennung eines Telencephalon medium von einem Diencephalon aufrecht zu erhalten. So praktisch diese Abgrenzung vor der Hemisphärenbildung war, so wenig scheint sie es mir nachher zu sein, besonders dann, wenn nicht einmal eine Paraphyse am Dache eine einigermaßen sichere Grenze auch später noch bezeichnet. Es wird sich deshalb wohl empfehlen, das „Telencephalon medium“ mit dem Diencephalon zu einem „Zwischenhirn“ im v. BAER'schen Sinne zu vereinigen, wobei das „Zwischenhirn“ alle an der Hemisphärenbildung unbeteiligt gebliebenen Teile des Vorderhirns umfaßt.

Petromyzon.

Über das Gehirn von *Petromyzon* existiert eine viel umfangreichere Literatur als über das der Anuren.

Die Grundlage bildet immer noch die AHLBORN'sche Monographie (1). AHLBORN streift allerdings die Entwicklung nur, be-

schreibt aber die Verhältnisse am Gehirn des erwachsenen Tieres äußerst genau.

Die paarigen, in der Mitte etwas eingeschnürten, seitlichen Anhänge des Vorderhirns bezeichnet er als Hemisphären, den vor der Einschnürung liegenden Teil derselben nannte er *Lobi olfactorii*, wie dies JOHANNES MÜLLER (38) vor ihm getan hatte. Während jedoch J. MÜLLER nur diese paarigen Teile Hemisphären genannt hatte, rechnet AHLBORN auf Grund SCOTT'Scher (46) Angaben noch einen vordern, unpaaren Teil zum Großhirn, also etwa das „Telencephalon medium“ v. KUPFFER'S.

Etwa um die gleiche Zeit erschienen die Arbeiten RABL-RÜCKHARD'S (39—41) über das Knochenfischgehirn, auf die später einzugehen sein wird. Hier muß ich nur soviel erwähnen, daß dieser Forscher die Tatsache entdeckte, daß das Vorderhirn der Knochenfische nicht nur aus den beiden soliden Hemisphärenlappen und den sich daran anschließenden *Lobi olfactorii* bestehe, wie man bisher allgemein angenommen hatte, sondern daß sich darüber die Hirndecke als dünne Membran wölbe, die bisher für eine „Gehirnhaut“ (STANNIUS) gehalten und deren unmittelbarer Zusammenhang mit dem Epithel des Ventrikels übersehen worden war. RABL-RÜCKHARD glaubte nun, in dieser Membran das bisher vermißte „Pallium“, den Großhirnmantel der Knochenfische, entdeckt zu haben. Die Teleosteer hatten also jetzt keine soliden Hemisphären mehr, sondern nur paarige solide Basalteile der Hemisphären, darüber einen dünnen, ependymatischen, durch „keine Falx eingeschnürten“ Mantel und zwischen beiden Teilen jederseits einen Lateralventrikel.

Durch diese Befunde RABL-RÜCKHARD'S angeregt, kam EDINGER dazu, dieselbe Deutung auch auf das Vorderhirn der Petromyzonten auszudehnen. Die Auslegung EDINGER'S wird trotz manchen Widerspruchs, der sich dagegen erhoben hatte, immer noch aufrecht erhalten und ist weit verbreitet; deshalb muß ich etwas näher darauf eingehen.

EDINGER (11) gibt nur einen Querschnitt durch das Vorderhirn von *Ammocoetes* und erwähnt dann im Text, daß, wie aus dieser Abbildung hervorgehe, auch *Petromyzon* ein membranöses Pallium besitze, ganz wie die Teleosteer.

Diesen Ausführungen EDINGER'S trat F. K. STUDNÍČKA (51. 53—55) entgegen, durch dessen wenig gekannte und mit Unrecht so viel angegriffene Schriften auch zum ersten Male der durchaus paarige Ursprung der Großhirnhemisphären klargestellt wurde. STUDNÍČKA

gibt an, daß die Hemisphären von *Petromyzon* „als eine Verdickung der Seitenwand des Ventrikels des primitiven Vorderhirns, und nicht durch eine Ausstülpung von dessen Wand, wie wir sie bei den Selachiern und Amnioten finden“, entstehen, glaubt aber, daß die beiden Arten der Hemisphärenbildung nicht prinzipiell verschieden seien.

Ferner nimmt er, um festzustellen, welche Teile der Hemisphären später stärker auswüchsen, eine schematische Einteilung der Hemisphären in einen vordern „Bulbusteil“ (Lobus olfactorius AHLBORN'S), einen hinteren „Lobus posterior“ (Hemisphäre AHLBORN'S) und einen dazwischen liegenden schmalen Streif vor, den er „intercalare Partie“ nennt. Den „Lobus posterior“ hält er für den ältesten Teil der Hemisphäre, die intercalare Partie für diejenige, die hauptsächlich bei höhern Tieren sich entfaltend Lobus posterior und Hemisphäre auseinanderdränge. Durch STUDNIČKA'S Arbeiten, in denen auch zum ersten Male die weitgehenden Übereinstimmungen in der Vorderhirnentwicklung bei Amphibien und *Petromyzon* betont wurden, ist die Hemisphärenbildung bei *Petromyzon* endgültig festgestellt worden.

Bald darauf erschien eine kleine Arbeit von F. MAYER (35), der auf Grund des Studiums der Faserbahnen zur gleichen Ansicht kam wie STUDNIČKA, daß nämlich *Petromyzon* echte Hemisphären mit dickem Pallium habe und das, was EDINGER „Pallium“ genannt hatte, der Decke des Zwischenhirns homolog sei.

Bedeutend später trat dann EDINGER (13) wieder mit einer Notiz, das Vorderhirn bei *Petromyzon* betreffend, hervor. Auf Grund neuer Färbungsmethoden war er zu folgender Ansicht gekommen: „Der vordere Tumor ist der Bulbus olfactorius, der hintere ein bei vielen Vertebraten wiederkehrender Komplex von Lobus olfactorius, Nucleus taeniae und Stammganglien“, den EDINGER vorschlägt Hypospaerium zu nennen. Der Hirnmantel soll als Ergänzung dazu künftig Episphaerium heißen. „Da wo das Episphaerium später entsteht, ist nur eine Epitheldecke, die man entweder mit RABL-RÜCKHARD membranöses Pallium oder mit STUDNIČKA Tela chorioidea nennen mag.“ In der Sache hält also EDINGER durchaus an seinem alten Standpunkt fest.

v. KUPFFER (32), der eigentlich die grundlegenden Arbeiten über das *Petromyzontengehirn* geliefert hat, behandelt eingehend nur die medianen Teile, sodaß leider aus seinen Werken über die lateralen Teile, auf die es bei der Hemisphärenbildung wesentlich ankommt, wenig zu ersehen ist.

Wiewohl also das Gehirn von *Petromyzon* schon oft untersucht

worden ist, ist doch über einen der wichtigsten Punkte, über die Homologien des Vorderhirns, noch keine Einigung erzielt worden; auch sind noch eine ganze Reihe von Einzelheiten strittig oder nicht genügend bekannt, sodaß es nicht überflüssig sein dürfte, die Entwicklung des Petromyzontengehirns nochmals kurz zu verfolgen.

Bei *Petromyzon* legt sich bekanntlich das Gehirnrohr solide an. Diese erste Anlage und ihre histiologische Differenzierung hat durch KUPFFER eine genaue Beschreibung erfahren.

An dem durch seine Entstehung häftigen Organ beginnt die Ventrikelbildung damit, daß die Zellen der beiden Hälften in der Mitte zusammenstoßen und hier ihre Basen derart abplatten, daß die Grenze zwischen beiden Hälften eine ganz gerade Linie bildet. An dieser vorgebildeten Linie weichen dann die Zellen der beiden Hälften so auseinander, daß sie nur oben und unten durch je eine Zellenreihe noch miteinander verbunden bleiben. Den v. KUPFFER'schen Beobachtungen habe ich nur hinzuzufügen, daß auch hier die Bildung der Lichtung von der Gegend der Augenblasen her ihren Anfang nimmt (Fig. 13), wie dies von den Teleosteen bekannt ist. Dies ist leicht verständlich, da offenbar die Abspaltung der Augenblasen zunächst den stärksten, seitwärts gerichteten Wachstumsvorgang am ganzen Hirn vorstellt, wodurch die beiden Seiten an der präformierten Stelle mechanisch auseinandergezogen werden. Auch in den andern Teilen des Hirnrohrs entsteht natürlich der Ventrikel nicht dadurch, daß die Zellen aktiv auseinanderweichen, sondern dadurch, daß das nach außen gerichtete Wachstum jeder Seite sie in der Mitte auseinanderzieht.

Die Weite des Ventrikels wechselt übrigens gerade bei jungen Hirnen von Ammocöten ganz außerordentlich, wie schon STUBNÍČKA ganz richtig bemerkte. Diese Vorkommnisse können in keinen ersichtlichen Zusammenhang mit der Konservierungsmethode gebracht werden.

Durch die Hirnbeuge wird nun die Gliederung des Hirns in zwei Abschnitte hervorgerufen. Die Hirnbeuge ist bei *Petromyzon* übrigens nicht annähernd so deutlich wie bei den Amphibien; sie verläuft mehr einer geraden Linie als einem rechten Winkel genähert, ist aber trotzdem deutlich und unzweideutig sichtbar. Bei ganz jungen Tieren ist sie vielleicht wegen der Krümmung des ganzen Körpers leichter zu übersehen; bei etwas ältern jedoch kann man sie durch Einzeichnung der Hirnachse leicht sichtbar machen, da die Anlage des künftigen Opticus als deutlicher Schnabel sichtbar

ihr vorderes Ende angibt. Auf den Abbildungen von GOETTE ((22), tab. 1, fig. 10, 11, 12) ist die Hirnbeuge deutlich genug zu sehen.

Natürlich tritt die Hirnbeuge nur dann hervor, wenn der Recessus opticus als vorderes Ende der Hirnachse angesehen wird. Da v. KUPFFER jedoch den Neuroporus als solches betrachtet, ist es leicht erklärlich, weshalb er keine Hirnbeuge bei *Petromyzon* fand.

Wenn das Ende der Hirnachse in den Neuroporus verlegt wird, findet die Hirnbeuge im Verlauf der Hirnachse gar keinen Ausdruck mehr. v. KUPFFER nimmt denn auch folgerichtig die Hirnbeuge nur als so stark an, wie sie durch den Verlauf seiner Hirnachse markiert wird. Dies ist aber offenbar eine viel zu wenig ausgesprochene Krümmung, um sie als Ursache für die erste Sonderung des Hirns in zwei Abschnitte anzusehen, was v. KUPFFER auch nicht tut.

Mit der richtigen Feststellung der Hirnachse hängt also eine ganze Reihe weiterer Punkte zusammen, die im Anschluß an den eben ausgeführten Gedankengang ihre Erledigung in dem einen oder andern Sinne finden. Deshalb ist auch auf diese Frage etwas näher einzugehen.

Es ist wohl ohne weiteres klar, daß als Hirnachse diejenige Linie anzusehen ist, die alle mittlern Höhen des Gehirnrohres verbindet, und zwar in einem möglichst frühen embryonalen Zustand. Da nun das Gehirn kein ganz symmetrisches Organ ist, kann eine solche Linie auch nur annähernd richtig gezogen werden; am besten wird man ihr Ende frühzeitig im Anschluß an natürliche Grenzmarken bestimmen, schon um die Auffindung später zu erleichtern. Deshalb hat GOETTE die schon sehr früh auftretende Sehnervenplatte als ihr Ende angenommen.

Obwohl nun eigentlich kein Zweifel darüber herrschen konnte, was unter „Hirnachse“ verstanden sei, hat doch HRS, als er das Infundibulum als ihr Ende bezeichnete, etwas anderes darunter verstanden, nämlich die „basale Achse“ auf das Gehirn übertragen im Anschluß an die Chorda als die natürliche Körperachse. Die „mittlere Achse“, um die allein es sich hier handeln kann, läßt auch er im Recessus opticus enden. Diesen beiden fügt er noch eine dritte, die „obere Achse“ hinzu, deren Endpunkt im obern Rand der Lamina terminalis zu suchen ist. Offenbar haben nun die beiden andern Achsen gar keine weitere morphologische Bedeutung; ihr Verlauf ist auch ohne weiteres klar. v. KUPFFER verlegt das vordere Ende der Hirnachse in den Recessus neuroporicus, weil er annimmt,

die Stelle des längsten Zusammenhanges zwischen Hirn und Ektoderm bezeichne immer das vorderste Ende des Gehirns.

Nun ist schon von vornherein klar, daß dieser Zusammenhang an irgend einer Stelle länger erhalten bleiben kann. Der Prozeß der Ablösung des Hirns vom Ektoderm geht wohl etwa von der Mitte des Gehirns aus und schreitet von da nach vorn und hinten fort, sodaß schließlich irgendwo in der Nähe des vordern Hirnendes dieser letzte Zusammenhang bestehen bleibt. Ebensowenig aber, wie die Stelle genau zu fixieren ist, wo die Ablösung beginnt, ist auch die, wo sie aufhört, als fester Punkt zu betrachten, der in allen Hirnen an der gleichen Stelle liegt. Offenbar wird diese Stelle wesentlich durch die Formbildung des Hirns bestimmt; sie wird immer da liegen, wo die geringsten Veränderungen durch Wachstum vor sich gegangen sind.

Daraus geht schon hervor, daß der Neuroporus nie an der stark wachsenden Vorderseite des Hirns (*Lamina terminalis*), sondern höchstens an ihrem obern Rande liegen kann. Dort wird er auch sehr häufig angetroffen, wie ein Blick auf v. KUPFFER's Median-schnitte zeigt (*Selachier*, *Ganoiden*). Bei den Anuren aber liegt er viel weiter hinten, etwas vor der vordern Grenze des Mittelhirns.

Aus dem Gesagten geht wohl zur Genüge hervor, daß die Stelle, wo der Neuroporus liegt, wechselt und daß sie niemals an der Vorderseite des Gehirns, sondern immer an seiner Oberseite liegt. Daß aber der Endpunkt der Hirnachse an der Vorderseite des Hirns liegen muß, geht wohl unzweideutig aus seiner zylindrischen Form hervor.

Außerdem erfolgt die Ablösung des Hirns auch an der Stelle des letzten Zusammenhanges mit dem Ektoderm spurlos (die *Ganoiden* sind vielleicht auszunehmen) wie an allen übrigen Stellen, sodaß schon aus praktischen Gründen eine so wenig dauernde Bildung wie der Neuroporus als dauernde morphologische Grenzmarke kaum in Betracht käme.

Die Hirnachse ist eben eine Linie, die zur Feststellung der Lagebeziehungen der Hirnregionen dienen soll und daher möglichst genau nach deutlichen und dauernden Merkmalen zu bestimmen ist. Wenn man dies auf dem Medianschnitt irgend eines Hirns tut, wird man ganz von selbst auf die Sehnervenplatte herankommen und bemerken, daß die v. KUPFFER'sche Achse viel zu weit dorsal verläuft, um alle mittlern Höhen des Hirnrohres zu vereinigen.

Das Hirn von *Petromyzon* hatten wir nach der durch die Hirn-

benge bewirkten Zweiteilung verlassen. Bald legt sich das Geruchsorgan als durchaus mediane Verdickung des Ectoderms an, um sich bald als Grube einzusenken, die dadurch, daß sie nach den beiden Seiten hin stärkere Ausladungen erfährt (Fig. 14 *G. O.*), sich zu einem Organ entwickelt, das man ebenso wie das Gehirn als ein „hälftiges“ bezeichnen kann. Das Geruchsorgan liegt der Vorderseite des Hirns fast in ihrer ganzen Ausdehnung ganz dicht auf, sodaß es die Lamina terminalis sogar etwas einbuchtet.

An der Stelle nun, wo die vom Geruchsorgan eingebuchtete Lamina terminalis in das obere freie Ende derselben übergeht, entsteht eine kleine unbedeutende Vorwölbung, die KUPFFER als „*Recessus neuroporicus*“ bezeichnet, obwohl er sich über ihre Genese klar ist und obwohl schon in früheren Stadien vom Neuroporus, der überhaupt bei Formen mit solidem Hirnrohr niemals auffallend sein kann, keine Spur mehr zu sehen war.

Für die Bedeutung dieser ganz vorübergehenden und unauffälligen kleinen Vorwölbung als „*Lobus olfactorius impar*“ kann auch der von v. KUPFFER beschriebene protoplasmatische Strang, der einem rudimentären, unpaaren Riechnerven entsprechen soll, nicht ausschlaggebend sein. Der Strang wird wohl nichts anderes sein als der Ausläufer einer der Bindegewebszellen, die den Rand des Geruchsorgans mit den Hirnhäuten verbinden.

Späterhin wird dieser Strang deutlicher und das Bindegewebe fester. Wahrscheinlich ist es dieser stärker gewordene Strang, der von v. KUPFFER (33, Fig. 48) als paariger Riechnerv bezeichnet wird. Der paarige Riechnerv ist, da das Geruchsorgan dem Hirn ganz dicht anliegt, viel dichter, als es v. KUPFFER zeichnet, in diesem Stadium als solcher noch gar nicht vorhanden (vgl. meine Fig. 14 u. 15). Erst beträchtlich später wird die Stelle, wo er entsteht, sichtbar durch die zwei Stellen markiert, wo „das nunmehr vom Gehirn etwas abgedrängte Geruchsorgan noch mit ihm in Verbindung steht (Fig. 16 *). Diese Stelle liegt aber sehr viel medianer, als v. KUPFFER den paarigen Riechnerven zeichnet.

Die ganze Sache wäre ziemlich belanglos, wenn nicht das scheinbare Auftreten eines unpaaren Riechnerven v. KUPFFER'S Theorie von dem phylogenetisch frühern Auftreten der Monorhinen vor den Amphirhinen stützte.

Das Geruchsorgan der Petromyzonten ist allerdings in seiner ersten Anlage unpaar, wird aber bald hälftig und zeigt später sogar Ansätze zur Paarigkeit dadurch, daß der hintere mediane Teil in

seiner Entwicklung zurückbleibend zu einem wenig hohen Septum wird, das die nach hinten sich paarig aushöhlenden Geruchsgruben trennt (Fig. 17). Aus diesem, jetzt nur noch in dem vordern Teil unpaaren Geruchsorgan kann ebenso leicht ein paariges werden, wie man es sich aus einem solchen durch Zusammenrücken der sonst getrennten Anlagen entstanden denken kann.

Jedenfalls aber, und das spricht wohl eher für letztere Annahme, sind die Geruchsnerven, also die Verbindung des Riechorgans mit dem Hirn, von Anfang an paarig.

Es sollten sich nunmehr bei *Petromyzon* an die besprochene Zweiteilung des Hirnrohres durch Sonderung des mittlern Hirnabschnittes eine Dreiteilung anschließen. Gegen das Hinterhirn grenzt sich auch wirklich das Mittelhirn durch eine ringförmige Furche ab, während seine Abgrenzung gegen das Vorderhirn unterbleibt. Die Grenzmarken, durch deren Verbindung das Mittelhirn nach vorn gegen das Vorderhirn abgegrenzt wird, Commissura posterior und Tuberculum posterius, sind vorhanden, doch fehlt jede Spur einer äußeren Einziehung.

Trotzdem erscheint das Hirn sehr bald dreigeteilt, da das Telencephalon frühzeitig am Vorderhirn sich abzutrennen beginnt.

Die Entwicklung des Sulcus intraencephalicus geht wieder genau so vor sich, wie ich es bei den Amphibien beschrieben habe. Er setzt sich auch von den Augenblasen bis zum Dache fort, um hart hinter der Paraphyse, die eben beginnt sich anzulegen, zu endigen. Unmittelbar davor zeigt sich auch die entsprechende äußere Grenze. v. KUPFFER läßt die äußere Einziehung dicht dahinter verlaufen, was aber den Tatsachen nicht entspricht.

Durch die Entstehung einer äußern Grenze wird der Sulcus intraencephalicus anterior jeder Seite mit den medianen Teilen zusammen zum Zwischenhirnventrikel.

Am Dach des Zwischenhirns finden sich als wohlgesonderte, sehr starke und asymmetrische Massen die Ganglia habenulae (Parencephalon v. KUPFFER'S); sie werden von der sehr früh entstehenden Epiphyse überlagert.

Das Zwischenhirn bleibt aber, wie gesagt, lange Zeit mit dem Mittelhirn verbunden und sondert sich erst sehr spät und auch dann nicht durch eine scharfe Grenze von ihm. Zunächst also ist besser von einem Zwischen-Mittelhirn zu sprechen.

Im Prinzip besteht hier wohl derselbe Vorgang, der bei andern Vertebraten in der Dreiteilung des Hirns zum Ausdruck kommt.

Der Unterschied liegt nur in der mangelnden Sonderung des Mittelhirns vom Zwischenhirn, einer Sonderung, die bei *Petromyzon* erst nach derjenigen der Hemisphären (Telencephalon) vom Vorderhirn erfolgt, während sie dieser sonst vorauszugehen pflegt. Vielleicht hängt diese Besonderheit bei *Petromyzon* mit der sehr schwachen Ausbildung der Sehnerven zusammen.

Die Teilung in Hinterhirn, Mittel-, Zwischenhirn und Telencephalon jedoch ist schon in sehr frühen Stadien deutlich zu sehen (Fig. 14).

Ferner zeigt sich schon sehr früh, daß in den beiden hintern Abschnitten eine innere Nervenzellschicht von einer äußern Nervenfaserschicht deutlich getrennt ist, während im vordersten Hirnteil (Telencephalon) nur Nervenzellen vorhanden sind, die in der Peripherie allerdings etwas weniger dicht liegen als in der Nervenzellschicht der andern Gehirnabschnitte. Diese Tatsache hat wiederum schon STUĐNÍČKA festgestellt.

Daraus scheint mir hervorzugehen, daß sich schon sehr früh das einleitet, was für die Hemisphären charakteristisch ist, nämlich die Ansammlung von Ganglienzellen in der Peripherie (Rindenbildung).

Bald beginnt dann, beträchtlich vor dem Sulcus intraenceph. ant., ein kleiner Epithelzapfen jederseits in die dicken Seitenwände hineinzuwuchern, die Anlage des Seitenventrikels, zunächst ganz einheitlich und in rein seitlicher Lage, genau wie bei den Anuren. Dieser Einwucherung, die sich bald auszuhöhlen beginnt, entspricht auch eine deutliche äußere Volumzunahme der Seitenwände des Telencephalons, ebenfalls wie bei *Rana*. Dann aber beginnen die Unterschiede dadurch, daß die bei *Rana* erfolgende Umbiegung des Seitenventrikels nach vorn nicht erfolgen kann wegen des dem Hirn dicht aufgelagerten Geruchsorganes, das eine Entfaltung des Hirns nach vorn zu hindert.

Das Wachstum also, das sich bei *Rana* ungestört nach vorn zu erstrecken kann, wird bei *Petromyzon* gezwungen, sich nur nach den Seiten und nach hinten hin zu äußern. Damit hängt es wohl zusammen, daß im Anschluß an ein kurzes, ungeteiltes Anfangsstück jederseits der Ventrikel in ein Vorder- und ein Hinterhorn auszuwachsen beginnt (Fig. 16). Diesen beiden Hörnern entsprechen zwei durch einen seichten Einschnitt getrennte Lappen der Hemisphären, deren vorderster Lobus olfactorius genannt wird, während der hintere die eigentliche Hemisphäre vorstellen soll. Später werde

ich auf die Frage, wieweit diese Bezeichnungen richtig sind, einzugehen haben.

v. KUPFFER gibt an, daß sich die Seitenventrikel aus dem Epithel des Sulcus intraencephalicus anterior entwickelten. Fig. 15 u. 16 zeigen deutlich genug, daß sie sich ein beträchtliches Ende davor anlegen. STUDNIČKA hatte dies schon angegeben, ohne daß KUPFFER aber davon Notiz genommen hätte.

Nachdem die Hemisphärenbildung, wenigstens ihrer Form nach, vollendet ist, beginnt das Abrücken des Geruchsorganes und damit die Entwicklung des Riechnerven, der ganz median in das Gehirn eintritt und jederseits eine ganz kleine Vorwölbung der Lamina terminalis bedingt (Fig. 17, v).

Diese sowie das sich nach hinten anschließende Hirndach bleiben natürlich an der Hemisphärenbildung, die lediglich durch Ausstülpung der dicken Seitenwände des Telencephalons hervorgerufen wird, ganz unbeteiligt. Zunächst ist die Decke des ganzen Vorderhirns ziemlich schmal und fast in ihrer ganzen Ausdehnung von Paraphyse, Ganglia habenulae und Epiphyse, lauter anfangs sehr stark wachsenden Organen, überlagert und dadurch in ihrer Entwicklung gehemmt. Wahrscheinlich entspricht die starke Entwicklung dieser Organe einem primitiven Zustande, da sie bei allen jungen Hirnen wiederkehrt, wenn auch nicht in dem Maße wie bei *Petromyzon*.

Wenn die Ausbildung des Hirns fast vollendet ist, beginnt an den in Fig. 18b (***) bezeichneten Stellen, die nie so dicht von andern Organen überlagert waren, das Ependym mächtig zu wuchern. Dadurch beginnt das Dach, das vorher durch die Habenularganglien sogar eingebuchtet war, sich aufzublähen und den Ventrikel blasig zu überwölben, und zwar in seiner ganzen Ausdehnung vom Abgang der Epiphyse bis zur Lamina terminalis. Es ist also genau derselbe Vorgang, der sich bei *Rana* gegen Ende der Entwicklung zeigt.

Wie dort soll nun nach STUDNIČKA auch hier dieser Vorgang zur Bildung einer Paraphyse führen, und zwar wird das vorderste, über die Lamina terminalis sackartig etwas überhängende Stück des Vorderhirndaches als solche bezeichnet (Fig. 19a, R. s), das v. KUPFFER „Recessus superior“ nannte.

Neben all den schon bei *Rana* erörterten Gründen, die dagegen sprechen, daß dieser Sack eine Paraphyse ist, kommt noch der hinzu, daß bei *Petromyzon* bereits eine Paraphyse vorhanden ist, und zwar an der typischen Stelle, wie aus v. KUPFFER'S Medianschnitten wohl

sicher hervorgeht und was auch BURCKHARDT (8) bestätigt. Daß der von STUDNIČKA so bezeichnete Sack nichts mit einer Paraphyse zu tun hat, geht außerdem noch daraus hervor, daß er fast in seiner ganzen Länge von einem Ausläufer des linken kleinern Ganglion habenulæ durchzogen wird (Fig. 19a u. b, *Ggl. hab. sin.*).

Sollte sich herausstellen, daß das, was v. KUPFFER als Paraphyse bezeichnet, eher einem Parietalorgan, wie es von den Reptilien bekannt ist, entspricht, dann hat eben auch *Petromyzon* keine Paraphyse.

Mit der zunehmenden Aufblähung des Hirndachs wird auch der sich seitlich anschließende Teil des Zwischenhirns, der vorher dicht gegen die Hemisphären gedrängt und kaum sichtbar war, etwas davon abgerückt, wodurch er deutlicher in die Erscheinung tritt (Fig. 19b u. c, *Th.*).

AHLBORN hatte diesen Teil Thalamus opticus genannt, wogegen wohl nichts einzuwenden ist. Doch scheint AHLBORN'S Auslegung vergessen zu sein, denn bei v. KUPFFER finde ich nichts mehr davon erwähnt. STUDNIČKA homologisierte den in Rede stehenden Teil mit dem Fornix höherer Formen. Welche der beiden Auslegungen die richtige ist, vermag ich nicht zu entscheiden; die Homologie mit dem Thalamus opticus liegt allerdings näher.

Es ist nun noch einiges über die Hemisphären von *Petromyzon* und ihre Homologisierung mit denen höherer Formen, also zunächst mit denen der Anuren, zu sagen.

STUDNIČKA glaubt, das Hinterhorn des Seitenventrikels bei *Petromyzon* mit dem homologisieren zu können, was er am Seitenventrikel der Anuren ebenfalls Hinterhorn nannte. Ich habe oben die Entstehung dieser bei *Rana* sehr undeutlichen Ausbuchtung durch das Umbiegen des Ventrikels nach vorn beschrieben und glaube nicht, daß sich die Homologie mit dem Hinterhorn der Petromyzonten aufrecht erhalten läßt, da dieses doch durch eine selbständige Ausbuchtung des Ventrikels nach hinten-seitlich zustande kommt.

Überhaupt meine ich, daß die ganzen seitlichen Ausstülpungen, besonders aber das Hinterhorn, am Vorderhirn von *Petromyzon* derartig durch das dem Hirn vorgelagerte Geruchsorgan in ihrer Form und Lage bestimmt sind, daß man auf die Homologisierung der Einzelheiten mit denen der Hemisphäre höherer Formen, die paarige Geruchsorgane besitzen und dadurch unter ganz andere Formbedingungen gestellt sind, verzichten muß. Dabei bleibt die Homo-

logie der Hemisphären in ihrer Gesamtheit mit denen höherer Vertebraten natürlich trotzdem sicher.

Das Auftreten des Hinterhornes ist sicher dadurch bedingt, daß die Hemisphäre gerade zu einer Zeit, wo sie ihre größte Wachstumsenergie besitzt, sich nicht nach vorn zu entwickeln kann. Beinahe könnte man es als eine Art Faltenbildung an dem stark wachsenden Organ bezeichnen, deren Ausbildung vermutlich ganz unterblieben wäre, wenn das Hirn nach vorn wachsen könnte. Oder wenigstens wäre es dann ganz nach hinten gerichtet in eine Ebene mit dem Vorderhorn zu liegen gekommen und hätte sich als ein gar nicht auffallendes hinteres Anhängsel des Seitenventrikels dargestellt. In diesem Falle wäre wohl auch das Überschieben der Hemisphäre über die seitliche Zwischenhirngrenze (Fig. 16, *ü. F*) unterblieben.

Wenn dann später das Geruchsorgan vom Hirn weiter abrückt und ihm Platz zur Entfaltung ließe, ist dessen Formbildung bereits im wesentlichen abgeschlossen. Eine kleine Umbiegung des vordern Ventrikelhornes nach vorn zu erfolgt trotzdem noch und zeigt wenigstens, wenn es auch nicht sehr weit damit kommt, die Tendenz der Hemisphäre, nach vorn zu wachsen.

Die äußerliche, undeutliche Zweiteilung der Hemisphäre ist ebenfalls der Ausdruck dieses lediglich seitlichen Wachstums. Keinesfalls halte ich sie für ausreichend, um den vordern Teil als Lobus olfactorius abzutrennen, besonders da sich auch die bei Anuren vorhandene histiologische Differenzierung des Lobus auf Schnitten nicht nachweisen läßt. JOH. MÜLLER und STUDNÍČKA zeichnen allerdings eine Gesamtansicht des Gehirns von *Petromyzon*, auf der der vordere Lappen anders sich darstellt als der hintere; JOH. MÜLLER gibt auch an, seine Oberfläche erscheine „wie gekörnelt“ und rauh gegenüber der glatten Oberfläche des hintern Lappens. Für diese Verschiedenheiten läßt sich aber vielleicht doch eine andere Erklärung finden, denn wenn sie wirklich in histiologischen Unterschieden ihre Ursache hätte, müßten diese auf Schnitten doch am deutlichsten hervortreten.

So wird man wohl darauf verzichten müssen, einen Lobus olfactorius abgrenzen zu können und sich damit begnügen müssen, das Ganze als Hemisphäre zu bezeichnen, deren Form wesentlich durch das mediane Geruchsorgan bestimmt ist.

Im allgemeinen aber ist die Hemisphäre der von *Rana* wegen ihrer gleichen Entwicklung aus den dicken Seitenwänden des Vorder-

hirns, wobei das sie verbindende dünne Zwischenhirndach gänzlich unbeteiligt bleibt, durchaus homolog.

Die Hemisphären von *Petromyzon* sind allerdings viel kleiner und unbedeutender als die der Anuren. Aber die Hemisphären, die spätern Träger der Intelligenz, müssen ebenso wie ihre Funktion einmal in der Tierreihe unbedeutend angefangen haben; dadurch wird aber ihre morphologische Bedeutung, mit der allein wir es hier zu tun haben, nicht beeinträchtigt, wenn natürlich auch ihre Funktion durch die bei höhern Tieren auftretende starke Volumzunahme und die Ausstattung mit Faserbahnen, die nach allen andern Teilen hin Verbindungen eingehen, eine gewaltige Änderung erleidet. Die Unterschiede liegen also wesentlich auf physiologischem Gebiet, nicht auf morphologischem.

Wenn aber die Homologie der Hemisphären von *Petromyzon* mit denen höherer Vertebraten sicher ist, dann hat die Hemisphäre von *Petromyzon* auch alle wesentlichen Teile einer solchen, so vor allem einen der wichtigsten, ein dickes, nervöses „Pallium“, das ihr EDINGER bekanntlich abspricht.

„Pallium“ war zunächst ein morphologischer Begriff, den ich zuerst bei MIHALCOVICZ (36) gebraucht finde. MIHALCOVICZ bezeichnete den größten Teil der Hemisphärenblase der Säger mit diesem Ausdruck und stellte ihm die basalen Teile des primären Vorderhirns, die sog. Basalganglien, gegenüber, die ja eine Grenzstellung zwischen Hemisphäre und Zwischenhirn einnehmen, eigentlich aber zu letzterm Hirnteil gehören. Später hat dann der Begriff „Pallium“ insofern eine Verschiebung erfahren, als man nunmehr nur den obern, dorsalen Teil der Hemisphäre so bezeichnete.

In diesem Sinne, also als morphologische Bezeichnung, hat den Ausdruck auch RABL-RÜCKHARD gebraucht, an den sich ja EDINGER anschließt. RABL-RÜCKHARD glaubte aber auch wirklich an eine Homologie zwischen der dünnen Vorderhirndecke der Teleosteer und dem Großhirnmantel (Pallium) höherer Vertebraten. Gerade der Gedanke, daß ein später so ungeheuer wichtiges Organ wie der Großhirnmantel schon bei den Fischen morphologisch als Epithel vorhanden sei, aber erst allmählich durch Entwicklung von Faserbahnen zu derselben Funktion tauglich werde, gab RABL-RÜCKHARD zu Ausblicken von weiterer Bedeutung Anlaß.

Wenn also EDINGER zugibt, daß man die dünne Decke bei *Petromyzon* entweder „Pallium“ mit RABL-RÜCKHARD oder „Tela chorioidea“ (Zwischenhirndecke) mit STUDNÍČKA nennen könne, so ist

damit nichts gewonnen, um so weniger als EDINGER doch die Homologie, auf die es nur ankommt, die Homologie der „Tela chorioidea“ mit dem „Pallium“ höherer Formen, festhält.

Petromyzon hat aber ein echtes, dickes Pallium (Fig. 19a u. b, *P*), wie ich oben nachgewiesen habe, also ergibt sich die Homologie des von EDINGER so genannten Teiles, der an der Hemisphärenbildung ganz unbeteiligt bleibt, mit dem vordern Teil der Zwischenhirndecke ganz von selbst.

All diese Verhältnisse liegen bei *Petromyzon* äußerst klar und einfach. Viel weniger übersichtlich werden sie bei den Teleostern, wo ich auch erörtern werde, weshalb niemals durch Rückbildung aus einem dicken „Pallium“ ein Epithel werden kann. Hier möge es genügen, nachgewiesen zu haben, daß *Petromyzon*, wie jedes Tier mit echten Hemisphären, auch deren dorsalen Teil, ein dickes Pallium, besitzt.

Daß diese Verhältnisse EDINGER entgangen sein sollten, nachdem STUDNICKA sie erörtert hatte, ist kaum anzunehmen. Vielmehr erscheint es mir wahrscheinlich, daß EDINGER mit dem Namen „Pallium“ nicht mehr den ursprünglich morphologischen Begriff, sondern einen physiologischen Begriff, „Hirnrinde“, verbindet.

Daß diese natürlich bei einem so niedern Tiere wie *Petromyzon* nicht in der Ausbildung wie bei höhern Vertebraten vorhanden sein kann, darf nicht wundernehmen. Die Vorstufen dazu werden sich wohl finden lassen. Doch können auch sie nur in dem Teile gesucht werden, der wirklich dem „Pallium“ höherer Formen entspricht, niemals in der dünnen Decke des Gehirns.

Teleosteer.

Die reiche Literatur über das Gehirn der Teleosteer zerfällt naturgemäß in 2 Gruppen, in die von RABL-RÜCKHARD (1881) und in die nach ihm.

Am Hirn eines erwachsenen Teleosteers unterschied man von RABL-RÜCKHARD folgende Teile, für die genauere Grenzen zumeist nicht angegeben wurden: am meisten nach vorn zu lagen die ganz verschieden ausgebildeten „Lobi olfactorii“, an diese schlossen sich unmittelbar die paarigen, soliden Hemisphären an. Das nun folgende Zwischenhirn wurde meist (K. E. v. BAER, J. MÜLLER) im vordersten Abschnitte des Mittelhirns gesucht. Auf das Mittelhirn folgten

dann die immer die übereinstimmend gedeuteten Abschnitte, das Klein- und das Rautenhirn.

K. E. v. BAER und STANNIUS gaben allerdings an, daß bei Teleosteerembryonen die Hemisphären hohl seien, um erst im Laufe der weitem Entwicklung solide zu werden. Zweifellos hatten sie das bei Embryonen relativ dicke Vorderhirndach ganz richtig gesehen. Bei ältern Tieren jedoch, die damals zumeist noch makroskopisch untersucht werden mußten, riß dann beim Ablösen der Hirnhäute das ganz dicht mit der Pia mater verbundene ependymatische Vorderhirndach gewöhnlich ab, sodaß die allein übrig gebliebenen, dicken Seitenwände des Vorderhirnes als die soliden Hemisphären angesehen werden konnten.

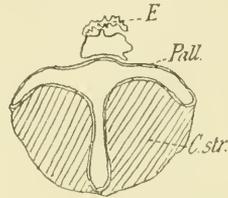
Diese kurz skizzierte Deutung des Teleosteerhirns war vor RABL-RÜCKHARD zwar die verbreitetste, außer ihr existierten aber noch eine ganze Anzahl anderer Auslegungen der verschiedenen Abschnitte des Vorderhirns. Um das Vorderhirn handelte es sich gewöhnlich bei diesen Deutungen, da dies der einzige Abschnitt des Teleosteerhirns war, der sich dem v. BAER'schen Schema nicht ohne weiteres fügen wollte. Über die andern Hirnabschnitte, Mittel- Nach- und Hinterhirn, hatte immer Einigkeit geherrscht, und das ist, wenigstens was die Morphologie betrifft, bis heute so geblieben. — Auf diese verschiedenen Deutungen brauche ich jedoch nicht näher einzugehen, da Zusammenstellungen der ältern Literatur schon öfters geliefert und überdies alle ältern Deutungen durch die RABL-RÜCKHARD'sche Entdeckung hinfällig geworden sind.

Wie ich schon bei der Besprechung von *Petromyzon* zu erwähnen hatte, entdeckte RABL-RÜCKHARD (39—41, 43), daß auch beim erwachsenen Teleosteer die als „Hemisphären“ bezeichneten, soliden Massen von einem Ependym überwölbt sind, das in die Auskleidung des Centralkanals kontinuierlich übergeht. Da man sich über die genetische Gleichwertigkeit ependymatischer und nervöser Teile am Gehirn längst klar war, stand RABL-RÜCKHARD nicht an, dieses Ependym für einen Gehirnteil anzusehen, und zwar hielt er es für ein Homologon des Großhirnmantels, des „Pallium“ höherer Vertebraten, das hier durch Rückbildung auf den Zustand eines Epithels herabgesunken sei. Die bisher allein bekannten soliden, paarigen Teile nannte er „Corpora striata“, späterhin „Stammganglien“, und die paarigen Taschen zwischen „Pallium“ und Stammganglien verglich er den Seitenventrikeln (vgl. Textfig. A). Den auffallenden Umstand, daß dieses „Pallium“, das doch bei höhern

Vertebraten jede Hemisphäre gesondert überwölbt, bei den Teleosteen fast glatt über den Ventrikel wegzog, erklärte er sich durch die Annahme, daß die Hirnsichel nicht zur Ausbildung gekommen und daher die sonst durch ihr Einwachsen hervorgebrachte Einstülpung in der Mittellinie unterblieben sei. Übrigens sollte das Großhirn der Knochenfische nicht der ganzen Hemisphäre der Säuger, sondern nur einem Teile derselben, der „Insula Reili“, entsprechen.

Fig. A.

Querschnitt durch das Vorderhirn der Bachforelle
(nach RABL-RÜCKHARD).



Den sich fast ohne Grenze anschließenden Teil des Vorderhirns — nur am Dach kann eine Epithelfalte, das sog. „Velum transversum“ etwa als Grenze angesehen werden — nannte er Zwischenhirn.

Dieses ist durch eine deutliche Grenze vom Mittelhirn getrennt, an das sich Kleinhirn und Nachhirn anschließen.

Der RABL-RÜCKHARD'schen Auslegung des Teleosteerhirns schlossen sich die hervorragenden Forscher an. Sie erfreute sich ganz allgemeiner Anerkennung, bis 1894 STUĐNIČKA (51) die Ansicht vertrat, daß das „Pallium“ RABL-RÜCKHARD's ein Homologon des Zwischenhirndaches (der Tela chorioidea ventriculi III) höherer Vertebraten sei, die basalen, von RABL-RÜCKHARD als „Stammganglien“ bezeichneten Teile jedoch den Hemisphären entsprechen, Hemisphären, an denen die Ausbildung eines Seitenventrikels unterblieben sei.

STUĐNIČKA's Ansichten wurden in Deutschland kaum anerkannt, sodaß die RABL-RÜCKHARD'sche Theorie trotzdem die herrschende blieb und noch immer ganz allgemein vertreten wird. Ganz besonders schlossen sich ihr EDINGER (11—13) und dessen Schüler (22) an. Auch BURCKHARDT (4, 6, 7, 8) wurde ein Anhänger der Theorie vom „membranösen Pallium“.

GORONOWITSCH (24) brachte diese Theorie auch auf das Hirn der Ganoiden in Anwendung, worauf sich auch GEGENBAUR (19) zu ihr bekannte.

Im Laufe der Zeit ist es allerdings dazu gekommen, daß man sich gewöhnte, die so charakteristische, dünne und breite Decke des

Teleosteervorderhirns „Pallium“ zu nennen, ohne immer daran zu denken, daß RABL-RÜCKHARD mit diesem Namen eine wirkliche Homologie mit dem Großhirnmantel der höhern Vertebraten ausdrücken wollte.

So ist z. B. gar nicht festzustellen, inwieweit v. KUPFFER (33) an diese Homologie wirklich glaubte, denn bei ihm verliert der Name „Pallium“ ganz und gar seine ursprüngliche Bedeutung und wird, im strikten Gegensatz zu dieser, für alle dünnen, medianen Dachteile des Vorderhirns gebraucht. Am Froschhirn nennt v. KUPFFER (31) z. B. die Decke des Telencephalons und des Diencephalons „Pallien“ dieser Hirnteile. Doch spricht sich v. KUPFFER auch nirgends gegen die RABL-RÜCKHARD'sche Theorie aus.

Gänzlich unbeteiligt an dieser, zu mancherlei Mißverständnissen führenden Verschiebung des Begriffes „Pallium“ war eigentlich nur EDINGER, der immer den ursprünglichen Begriff festhielt und, ganz im Sinne RABL-RÜCKHARD's, damit auch nur Teile bezeichnete, die er für homolog hielt.

BELA HALLER (25) geht etwas näher auf die Frage ein, ob man es in dem „Pallium“ der Knochenfische mit einem Homologon des Großhirnmantels zu tun habe, und kommt zu dem Schlusse, dies zu verneinen. Über die Bedeutung der dicken Seitenteile, der Hemisphären STUDNIČKA's, spricht er sich nicht näher aus. Überhaupt sind seine darauf bezüglichen Bemerkungen nur ganz nebenbei und ohne weitere Belege gebracht, da HALLER sich hauptsächlich mit dem Studium des Faserverlaufes im Hirn beschäftigt. HALLER ist auch der einzige, der die Entwicklung der Lobi olfactorii bei Salmoniden wenigstens streift.

Gerade aber über die Entwicklung der Lobi, Tractus und Bulbi olfactorii ist ontogenetisch so gut wie nichts bekannt, sodaß es nicht unwichtig sein dürfte, im Folgenden auf diese Punkte sowie auf die Entwicklung des Vorderhirns überhaupt etwas näher einzugehen und auf Grund dieser Betrachtung dann eine Feststellung der Homologien zu versuchen.

Es kam mir darauf an, sowohl Teleosteer mit „sitzendem“ als auch solche mit „gestieltem“ Bulbus olfactorius zu untersuchen.

Als Vertreter der erstern Form kamen die verschiedensten Stadien von *Salmo salar* zur Untersuchung. Gelegentlich wurden auch *Salmo fario* und *Coregonus albus* verwendet, doch beziehen sich die beigefügten Figuren und zumeist auch die Beschreibung auf *Salmo salar*.

Als Formen mit „gestieltem“ Bulbus standen mir allerlei Leucisciden zur Verfügung, deren Genus jedoch in den wenigsten Fällen bestimmbar war.

Die ersten Entwicklungsvorgänge verlaufen bei beiden Formen ganz übereinstimmend, sodaß ich sie gemeinsam besprechen kann.

Wie bei *Petromyzon* legt sich auch bei den Teleosteen das Hirn solide an, und auch die Lichtung entsteht ganz ähnlich wie dort. Doch ist im Gegensatz zu *Petromyzon* die Hirnbeuge sehr deutlich und infolgedessen auch die erste Gliederung in 2 und dann in 3 Abschnitte, Vorder-, Mittel- und Hinterhirn, typisch.

Im Vorderhirn entsteht zwar im Anschluß an die Augenblasen der „Sulcus intraencephalicus anterior“ in der gewöhnlichen Weise, die Ausbildung einer davor einschneidenden äußern Furche unterbleibt jedoch. Nichtsdestoweniger scheint für v. KUPFFER das Auftreten des „Sulcus intraenceph. ant.“, also einer durchaus nur innern Grenze, genügend, um den davor liegenden Teil des Vorderhirns als Telencephalon von dem hintern Diencephalon abzutrennen. Ich bin jedoch der Ansicht, daß zu einer solchen Abgrenzung nur das Auftreten einer außen sichtbaren Furche Anlaß geben könnte. Deren Ausbildung jedoch unterbleibt, daher sehe ich keinen Grund, an dem äußerlich durchaus einheitlichen Vorderhirn ein Telencephalon und ein Diencephalon zu unterscheiden.

Bei den vorher besprochenen Formen, bei *Rana* und *Petromyzon*, habe ich versucht nachzuweisen, daß die Wachstumsvorgänge am Vorderhirn, durch die sich ein Telencephalon absondert, nichts als Vorstufen der Hemisphärenbildung sind. Diese Abgrenzung eines Telencephalons unterbleibt nun bei den Teleosteen und damit schon der erste einleitende Vorgang zur Ausbildung von Hemisphären.

Bei jungen Teleosteer-Embryonen ist die dünne Decke des Vorderhirns nicht breiter, als man es sonst an embryonalen Hirnen zu sehen gewohnt ist. Bald aber beginnt sie mächtig zu wachsen, sodaß dadurch die dicken, nur durch die ganz schmale Bodenplatte verbundenen Seitenwände des Vorderhirns um die Bodenplatte als festen Punkt jederseits nach außen einen kleinen Kreisbogen beschreibend auseinandergedrängt werden. Es ist dies genau derselbe Vorgang, der am Rautenhirn wohl aller Wirbeltiere zu beobachten ist. Da die Hirndecke vorn kontinuierlich in die Lamina terminalis übergeht, so nimmt natürlich auch diese an dem starken Wachstum

teil und erhält bald ihre typische Gestalt, nämlich die eines Dreiecks, dessen Spitze in die schmale Bodenplatte und dessen Basis in die breite Dachplatte des Vorderhirns sich fortsetzt. Natürlich schließt die Lamina terminalis gerundet das Hirn ab, gerundet sowohl von rechts nach links als auch von oben nach unten.

Waren diese Vorgänge der ersten Hirngliederung den Salmoniden und Leucisciden gemeinsam, so zwingt die erste Anlage eines Lobus olfactorius, sich an eine bestimmte Form zu halten. Es möge zuerst eine Form mit sitzendem Bulbus, *Salmo salar*, besprochen werden.

Die Geruchsgrübchen gewinnen auch hier, wie bei allen Formen, sehr früh Anschluß an das Gehirn, zu einer Zeit schon, wenn die Vorderhirndecke noch ziemlich schmal ist. Dadurch wird bald ein Zuwachs des Vorderhirns in seinem vordern, ventralen Teile bewirkt, und zwar stellt sich dieser Zuwachs wie eine Kappe dar, die paarig dem Vorderhirn vorn und etwas nach unten geschoben aufsitzt (Fig. 20a, 20b). Diese, von dem dahinter liegenden Teil des Vorderhirns histiologisch gut gesonderten Zuwachskappen, der Anfang der Lobi olfactorii, grenzen sich auch äußerlich durch eine anfangs seichte, später tiefere, seitliche Rinne ab, die von hinten unten nach vorn und oben zu verläuft (Fig. 20a u. b).

Gleichzeitig mit dieser Ausbildung der Loben erfolgt in der oben angedeuteten Weise das Auswachsen des Vorderhirndaches und der daran anschließenden Lamina terminalis. Wenn man dies bedenkt, so scheint es erklärlich, daß die erst in weiterer Entwicklung begriffene Lamina terminalis der Richtung der nach vorn zu auswachsenden, paarigen Loben folgend, sich jederseits etwas nach vorn zu ausbuchtet. Nur der mediane Teil der Lamina bleibt von diesem Wachstumzug unberührt und in seiner ursprünglichen Lage, sodaß er gegenüber den seitlichen Teilen etwas eingesunken erscheint (Fig. 206).

Diese Einsenkung setzt sich etwas höher hinauf fort als der direkte Zug der auswachsenden Loben reicht, wird außerdem noch von hinten oben her durch die Ausbildung des „Velum transversum“, auf das ich gleich näher eingehen werde, und überhaupt durch das Bestreben einer so ausgedehnten Membran, in der Mitte einzusinken, unterstützt. So kommt es, daß die Lamina terminalis und der vorderste Teil des Vorderhirndaches undeutlich paarig erscheinen (Fig. 20b, 21a u. b).

Sonderbar ist der hintere Teil des Vorderhirndaches gestaltet,

das von v. KUPFFER so genannte „Parencephalon“, das dicht vor dem Mittelhirn die Habenularganglien trägt und in seinem hintern Teil von der ziemlich bedeutenden Epiphyse überlagert wird. Es sitzt mit scharfer Einschnürung jederseits einem Basalteil des Daches wie eine von oben her flach gedrückte Halbkugel auf (Fig. 22e P). Wie dieser Basalteil besteht es aus Epithel, zeigt jedoch beträchtlich größere Zellen als dieser. Auch wächst es bedeutend schneller und stärker als die andern Dachteile und hängt bald nach vorn schlauchförmig über (Fig. 22d P). Überall da, wo das halbkugelige Parencephalon den davor liegenden Dachteilen dicht aufliegt, buchtet es diese etwas ein, in der Mitte natürlich am stärksten. So liegen eine kurze Strecke weit zwei Epithelblätter dicht aufeinander, deren hinteres der Vorderwand des Parencephalons und deren vorderes dem anschließenden hintersten Teil des Vorderhirndaches angehört. Diese Duplikatur ist es, die v. KUPFFER als „Velum transversum“ bezeichnet (Fig. 24 V. tr). Das „Velum transversum“ kommt also bei Teleosteen durch das nach vorn gerichtete starke Wachstum des Parencephalons zustande, wodurch dieses dem einsinkenden Vorderhirndach dicht angelagert wird. Diese Entstehung ist nicht aus dem Auge zu verlieren, da bei Selachiern ein ebenso benannter Teil ganz anders zustande kommt.

Hier ist wohl der Ort, darauf hinzuweisen, daß der von GIERSE (20) bei *Cyclothone acclimidians*, einem Tiefseefischchen, als Parapinealorgan beschriebene Hirnteil mit dem Parencephalon von *Salmo* und *Leuciscus* identisch sein dürfte. Bei *Cyclothone* wächst allerdings das Parencephalon, ebenso wie die Zirbel, so stark aus, daß beide Organe, dicht aufeinander gelagert, das vordere Ende des Hirns noch überragen. Zu einer solchen Ausbildung kommt es bei *Salmo* und *Leuciscus* allerdings nicht, doch zeigen beide Formen in spätern Stadien auch eine ganz beträchtliche Ausbildung des Parencephalons (Fig. 23g u. 27h). Jedenfalls ist die Lage des „Parapinealorgans“ zur Zirbel bei *Cyclothone* genau dieselbe wie die des Parencephalons bei *Salmo* und *Leuciscus* zu dem gleichen Organe. Dies legt den Schluß sehr nahe, daß man es mit homologen Organen zu tun habe.

Mit der Bezeichnung „Parapinealorgan“ erhebt GIERSE diesen Hirnteil zu einer „Epiphyse im weitern Sinne“. Ein Blick auf die GIERSE'schen Figuren zeigt ohne weiteres, daß das betreffende Gebilde bei *Cyclothone* ganz den Eindruck einer solchen macht. Doch läßt sich das „Parapinealorgan“ mit keiner der drei bis jetzt bekannten Epiphysen zusammenbringen. Die Epiphyse im engeren

Sinne, die Zirbel, ist auch bei *Cyclothone* vorhanden, die Paraphyse kommt ihrer ganz andern Lage wegen gar nicht in Betracht, und so könnte es sich nur noch fragen, ob das betreffende Organ etwa dem bei Reptilien gefundenen Parietalorgan zu vergleichen wäre. Auch dies ist aber ausgeschlossen, da das Parietalorgan erstens eine ganz andere Entstehung und zweitens ein ganz anderes Aussehen zeigt. Es entsteht durch Abschnürung von der Zirbel, während das Parencephalon durchaus selbständig vor ihr entsteht, ferner zeigt das Parapinealorgan einen durchaus soliden Stiel mit einem eigentümlich verdickten und mit besondern Zellen versehenen vordern Ende, während das Parencephalon einen ganz gleichmäßigen hohlen Schlauch vorstellt. Es ist allerdings von HILL (26) bei ganz jungen Lachs-embryonen auch eine von der Zirbel sich abschnürende und neben der Zirbel liegende Bildung gefunden worden, die vermutlich dem Parietalorgan der Reptilien entspricht. Dieses Organ verschwindet jedoch nach ganz kurzem Bestehen fast spurlos schon in ganz früher Embryonalzeit. Nach seinem Verschwinden erst entwickelt sich das Parencephalon.

Mit einer der drei bekannten Epiphysen hat also das in Rede stehende „Parapinealorgan“ GIERSE'S, das meiner Meinung nach dem Parencephalon der übrigen Teleostee homolog ist, nichts zu tun. Ob man es überhaupt als eine „Epiphyse“ betrachten soll, kann erst dann entschieden werden, wenn es sich als ein Organ von weiterer Verbreitung herausstellen sollte, denn ein allein bei den Teleosteen vorkommendes Organ wird man kaum als solche anerkennen können.

Ich habe, um alle Verwirrungen zu vermeiden, einstweilen den nicht ganz passenden Namen „Parencephalon“ verwendet. Der Name ist deshalb nicht passend, weil ein Parencephalon, ein Hirnteil, der die Habenularganglien trägt, sich bei allen Hirnen findet, während diese typische Ausbildung als überhängender Schlauch wohl nur bei den Teleosteen anzutreffen ist. Für diese Bildung einen besondern Namen einzuführen wäre wohl ganz angebracht.

Im Verlaufe der weitem Entwicklung des Vorderhirns hat der Lobus olfactorius bedeutend an Größe zugenommen (Fig. 21a). Er stellt nunmehr einen ganz ansehnlichen Hirnteil dar, paarige, solide Fortsätze, die vorn in der Mittellinie zusammenstoßen. Sie sind auch besonders dorsalwärts noch beträchtlich ausgewachsen und bedecken dabei natürlich einen größern Teil der inzwischen erheblich breiter gewordenen Lamina terminalis. Dadurch wird auch der

paarig mitgezogene Teil derselben, ebenso wie die mediane Einfaltung der Lamina und des Vorderhirndaches, deutlicher.

Das ganze Vorderhirn nimmt noch beträchtlich an Länge zu, während bei Hirnen mit Hemisphären das Vorderhirn bald sein Wachstum einstellt, das auf die mächtig sich entfaltenden Hemisphären beschränkt bleibt. Die dicken Seitenteile des Vorderhirns wachsen zwar noch beträchtlich, aber das Wachstum erstreckt sich mehr, wie dies schon häufig beschrieben wurde, nach innen, sodaß sie bald eine nach innen gewölbte Fläche zeigen (Fig. 23f. u. g.). Auch die Hirndecke wächst noch etwas, doch kommt es bei Salmoniden nicht bis zu einem Herabgleiten des Hirndaches an den äußern Seitenflächen des Gehirns wie bei manchen andern Teleosteen. Damit ist im allgemeinen die Formbildung des Vorderhirns vollendet.

Aus dem Gesagten geht also hervor, daß der Lobus olfactorius bei *Salmo* zunächst ebenso entsteht wie bei *Rana*, d. h. als solide, paarige Wucherung am vordern Pol des Vorderhirns. Dies gilt aber nur für die ersten Stadien, denn ganz früh kommt dort (bei *Rana*) die Hemisphärenbildung hinzu, wodurch die Loben mitgenommen und an diese angeschlossen werden. Bei Teleosteen nun unterbleibt die Hemisphärenbildung, und die Loben nehmen zeitlebens den Ort ihrer ersten Entstehung ein. Sie umgreifen, weiter wachsend, jederseits den lateralen Teil der ebenfalls noch wachsenden Lamina terminalis, wodurch diese jederseits etwas mitgezogen wird bis auf ihre mittlere Partie. Auf diese Weise entstehen bei *Salmo* kurze, paarige Ausladungen des Ventrikels, die sich in die Loben hinein erstrecken. Die bei *Salmo* recht unbedeutenden Ventrikel sind aber nicht dem homolog, was sonst „Rhinocoele“ genannt wird, da sie nicht wie eine solche entstanden sind, nämlich durch Ausstülpung massiver Seitenteile. Vielmehr sind sie entstanden durch Umwachsung eines Teiles der Lamina terminalis. Möglicherweise kann man sich diesen Vorgang als aus einer richtigen Ausstülpung reduziert vorstellen, gegenwärtig aber hat er ganz und gar nicht mehr den Charakter einer solchen.

Bei *Leuciscus* verlaufen die ersten Antänge in der Entwicklung des Lobus olfactorius ganz ebenso wie bei *Salmo*. Nur geht bei *Leuciscus* das den Centralkanal auskleidende Ependym mit scharfem und spitzem Winkel jederseits in die Lamina terminalis über, während bei *Salmo* dieser Übergang sanft gerundet erscheint. Das hängt

wohl damit zusammen, daß bei Leucisciden das Dachepithel des Vorderhirns nebst der Lamina terminalis schneller und stärker auswächst als bei *Salmo* und daher der Lobus, wenn er aus seiner ventralen Anfangslage höher hinaufrückt, schon eine recht beträchtlich breite Lamina terminalis vorfindet. An den Stellen also, wo die Lamina terminalis am breitesten ist, umgreift sie der Lobus olfactorius nur mit einer relativ dünnen Schicht. Ein eigentlicher Zusammenhang zwischen Lobus und Seitenplatten ist daher nur in den ventralen Teilen zu finden, höher hinauf wird der Ansatzwinkel der breiten Lamina terminalis schärfer und der Zusammenhang mit den Loben schmaler. Dieser scharfe Winkel bleibt natürlich auch später bestehen, ja er nimmt mit der Verbreiterung der Lamina terminalis und dem deutlicheren Hervortreten der äußern Grenze zwischen Vorderhirn und Lobus olfactorius eher noch an Schärfe zu und täuscht einen Seitenventrikel vor (Fig. 25, 25a, 26, 26a y). Zu dieser Täuschung — bei Salmoniden ist sie wegen der obenerwähnten Form des Ansatzes der Lamina terminalis so gut wie ausgeschlossen — könnte man bei *Leuciscus* allerdings eher bei jüngern Stadien kommen (Fig. 25, 25a). Späterhin wird zwar dieser Pseudoseitenventrikel noch auffälliger, aber die ihn bedeckenden Teile des Lobus sind so dünn, daß niemand mehr auf den Gedanken kommen kann, es handle sich um eine Ausstülpung.

Abgesehen von diesem verschiedenen Aussehen geht die Bildung des Lobus anfangs genau so vor sich wie bei *Salmo*, d. h. die Lamina terminalis wird umgriffen und jederseits mitgezogen bis auf ihren mittlern Teil. Während aber beim Salm die Ausbildung der Loben damit ihren definitiven Zustand erreicht hat, beginnt jetzt bei den Leucisciden ein sehr schnelles und starkes Auswachsen der Loben nach vorn. Dadurch wird die Lamina jederseits viel beträchtlicher mitgezogen und im gleichen Maße natürlich auch ihre mittlere Einfaltung bedeutender. Im weitem Verlaufe des Wachstums ziehen sich nun die basalen Verbindungsteile des Lobus mit dem Vorderhirn zu ziemlich dünnen, fast nur Fasern führenden Strängen aus, während der eigentliche Lobus an das Vorderende rückt. Auf diese Weise ist das zustande gekommen, was man Tractus und Bulbus olfactorius nennt: der Bulbus ist der nach vorn geschobene Lobus olfactorius, der Tractus der dabei dünn ausgezogene Verbindungsteil mit dem Vorderhirn.

Bei Leucisciden ist zugleich auch viel deutlicher als bei den Salmoniden zu beobachten: 1. daß sehr bald die dicken Seitenwände

des Vorderhirns und der Lobus getrennte Wachstumsrichtungen einschlagen, was aus der tiefen Furche hervorgeht, die beide Teile äußerlich trennt, und 2. daß diese Spalte deutlich von hinten unten nach vorn und oben zu verläuft (Fig. 27e—g*).

Auf Sagittalschnitten ist die Konfiguration an einem erwachsenen Leuciscidenhirn recht gut zu übersehen (Fig. 28a u. b). Der Tractus ist in der Mitte und seitlich von Epithel überwölbt, während er ganz seitlich und unten mit dem Vorderhirn zusammenhängt. Ebenso deutlich ist der unmittelbare Zusammenhang des Vorderhirndaches mit dem des Tractus zu sehen.

RAEL-RÜCKHARD glaubt aus der Tatsache, daß die Tractus olfactorii bei Teleostern von Epithel überwölbt sind, während sie bei andern Formen mit langem Tractus (Reptilien) eine dicke Decke haben, den Schluß ziehen zu dürfen, daß nicht nur diese dünne Tractusdecke, sondern auch ihre Fortsetzung nach hinten, die Decke des Vorderhirns („Telencephalon“) jenen dicken Teilen bei Reptilien homolog, wenn auch auf den Standpunkt eines Epithels reduziert seien. Offenbar wäre aber dieser Schluß nur dann zulässig, wenn nachgewiesen wäre, daß Vorderhirn und Tractus der Teleosteer sich ebenso entwickelten wie Großhirn und Tractus der Reptilien. Nun entsteht aber erwiesenermaßen das Großhirn der Reptilien ebenso wie ihre Tractus durch Ausstülpung von den dicken Seitenwänden des Vorderhirns her, während bei den Teleostern die Tractus nicht durch Ausstülpung, sondern durch Umwachsung der Lamina terminalis und ihre dünne Decke von dieser (Lam. term.) aus entstehen. Von einer Großhirnbildung gar ist bei den Teleostern keine Spur anzutreffen; in der Entwicklung des Vorderhirns ist in keinem Stadium eine Ausstülpung zu finden, die auch nur den kleinsten Rest einer Großhirnausstülpung vorstellen könnte. Daher ist die Homologisierung der betreffenden Teile mit den ähnlich liegenden der Reptilien nicht zulässig.

Die histiologische Sonderung zwischen epithelialen und nervösen Teilen des Hirnröhres tritt sehr frühzeitig auf. Sobald beide einigermaßen differenziert, die Deckenteile als einfaches, normales Epithel, die Seitenteile als dicke, mit Nervenzellen und -fasern ausgestattete Partien entwickelt sind, kann man ruhig behaupten, daß weiteres Ependym nur mehr aus der Teilung von Ependymzellen entsteht; eine Umwandlung von Nervenzellen in Ependym ist nicht

mehr möglich. Das Ganglion habenulae, das bekanntlich in der Decke des Hirns paarig entsteht, bietet einen Anhaltspunkt dafür, wie früh diese zu Ganglienzellen sich ausbildenden Zellen histiologisch von den übrigen Dachzellen unterschieden sind. Man kann kaum ein Stadium finden, das den Ventrikel schon zeigt und noch keine deutliche Anlage für das Ganglion habenulae aufwiese. Es geht daraus hervor, daß die einfachsten und grundlegendsten histiologischen Sonderungen am Hirnrohr den morphologischen vorausseilen.

Besonders die Großhirnbildung ist eine morphologische Sonderung, die erst spät eintritt und nicht einmal zu den primitiven Sonderungen des Gehirnrohres gehört. Jedenfalls ist es absolut unzweifelhaft, daß sie erst beginnt, nachdem der histiologische Unterschied zwischen Seiten- und Dachteilen bereits endgültig festgelegt ist, und zwar entsteht das Großhirn nur aus den dicken Seitenteilen durch Ausstülpung ohne jede Beteiligung der dünnen Dachteile. Wie kann man annehmen, daß ein rückgebildetes Großhirn sich als Epithel darstelle, also einen früheren Zustand erreiche, als der ist, in dem der erste Anfang dieses Organes sich zeigte? Da die Großhirnbildung immer erst zu einer Zeit einsetzt, wenn die Seitenwände bereits weit über den Zustand eines Epithels hinaus differenziert sind, wie kann ein rückgebildetes Großhirn Ependym werden? Eine solche Rückbildung kann sich einzig und allein darin äußern, daß die Ausstülpung immer geringer wird. Sowie sie ganz unterbleibt, ist auch nicht die Spur eines Großhirns mehr angelegt, und man darf nicht mehr von histiologischer Rückbildung, sondern muß von fehlender morphologischer Ausbildung reden.

Aus der genetischen Kontinuität des ursprünglich schmalen Vorderhirndaches mit dem später breiten Epitheldach geht meiner Ansicht nach unzweifelhaft hervor, daß es sich in der dünnen Vorderhirndecke der Teleostee um das stark ausgewachsene Hirndach und nicht um eine auf den Standpunkt eines Epithels reduzierte Ausstülpungsdecke handelt. Der bisher „Pallium“ genannte Hirnteil der Knochenfische hat mit dem wirklichen Pallium höherer Wirbeltiere nichts zu tun. Daher ist auch der Name „Pallium“, der zuerst für den echten Großhirnmantel gebraucht wurde, zu vermeiden und der betreffende Hirnteil bei Teleosteen mit dem entsprechenden Namen bei höhern Wirbeltieren zu bezeichnen: Tela chorioidea Proencephali. Vorderhirndach.

In dem Resultat der Betrachtungen über das „Pallium“ der Knochenfische stimme ich vollkommen mit STUDNĚČKA überein und

kann seine Ausführungen in dieser Hinsicht nur bestätigen. Was jedoch die Basalteile, die von RABL-RÜCKHARD so genannten Corpora striata oder „Basalganglien“, betrifft, so kann ich STUDNIČKA's Meinung, daß diese die eigentlichen Hemisphären seien, Hemisphären, die nach innen zur Ausbildung gekommen, der Lateralventrikel entbehrten, nicht beipflichten.

Um einen sichern Anhaltspunkt zu haben, möchte ich den Begriff der Hemisphären folgendermaßen festlegen: Sie stellen ein aus dem vordersten, dorsalen Teil der dicken Seitenwände des Vorderhirns durch Ausstülpung hervorgegangenes, äußerlich wohl abgegrenztes, paariges Organ vor. Viel weniger wichtig als diese morphologischen Charaktere dürfte wohl die Rindenbildung sein, die von manchen Forschern als das eigentliche Kennzeichen einer Hemisphäre angesehen wird. Wenn aber Rindenbildung nur die Ansammlung von Ganglienzellen in der Peripherie bedeutet, so ist sie wohl bei jeder Hemisphäre vorhanden und in der ersten Anlage begründet, worauf ich bei *Petromyzon* und bei *Rana* hingewiesen habe. Immerhin scheint es mir fraglich, ob dieses histiologische Merkmal ein so durchgängiges ist, ob es vor allen Dingen schon bei den primitivsten Hemisphären vorhanden war, daß es in die Charakteristik aufgenommen zu werden verdient.

Offenbar zeigen nun die dicken Seitenteile des Vorderhirns bei Teleostern nichts, was auf Hemisphären hindeutete, denn weder ist von einer Ausstülpung nach außen noch von einer äußern Abgrenzung die Rede. STUDNIČKA führt für die von ihm vertretene Auffassung vor allem die anfänglich gleiche Entwicklung des Petromyzonten- und Teleostergehirns ins Feld. Da aber die anfänglichen Entwicklungsvorgänge bei allen Hirnen die gleichen sind und sich *Petromyzon* und die Teleosteer doch auch sonst einigermaßen nahestehen, so ist es durchaus nicht zu verwundern, daß sich Schnitte durch junge Petromyzonten- und Teleostiergehirne äußerst ähnlich sehen. „Ein Unterschied ist nur,“ sagt STUDNIČKA im Verlauf seines Beweises, „zwischen den ältern Stadien von *Petromyzon* und analogen von Teleostiern; während dort die Seitenventrikel sich anlegen und die Hemisphäre sich nach außen ausstülpt, bleibt diese hier zeit lebens massiv und stülpt sich eher nach außen um; auch jene äußere Rinne, durch die sich die Hemisphäre des *Petromyzon* von dem Zwischenhirn abgrenzt, und die einer auch in anteroposteriorer Richtung erfolgenden Biegung derselben entspricht, fehlt hier.“ Ich meine, STUDNIČKA spricht hier selbst deutlich genug aus, daß die

Unterschiede eben dann anfangen, wenn bei *Petromyzon* die eigentliche Hemisphärenbildung erfolgt. Es ist eben verfehlt, um jeden Preis bei allen Wirbeltieren ein Großhirn finden zu wollen. Die Großhirnbildung gehört nicht zu den primitiven Gliederungen des Hirnröhres, also ist doch die theoretische Möglichkeit, daß ein Gehirn ohne Großhirn existiert, ohne weiteres zuzugeben. Weshalb nun da ein Großhirn konstruieren wollen, wo außer einer starken Massenzunahme, die einfach dem Wachstum entspricht, nichts, aber auch gar nichts für eine Hemisphärenbildung spricht? Die Entwicklung des Vorderhirns der Teleosteeer verläuft so lange parallel der bei andern Hirnen, bis dort die Hemisphärenbildung einsetzt. Zu einer solchen kommt es bei den Teleosteeern nicht; das Vorderhirn bleibt also zeitlebens auf einem bei höhern Wirbeltieren nur embryonalen Zustande stehen, d. h. es gehen keine eingreifenden, weitem morphologischen Sonderungen an ihm mehr vor sich. Die dicken Seitenwände des Vorderhirns haben nach der Ausbildung des Lobus olfactorius die Leitung der Riechbahnen zu übernehmen und nehmen dadurch an Masse zu. Dies bedingt wieder ein stärkeres Wachstum des ernährenden Dachepithels, wodurch das charakteristische Aussehen des Vorderhirns der Teleosteeer zustande kommt.

Natürlich sind die Seitenwände des Vorderhirns der Ort, von dem bei andern Tieren die Hemisphärenbildung ausgeht, gewiß wird auch ein Teil des dort vorhandenen Zellenmaterials zur ersten Ausbildung der Hemisphären verwendet, aber deshalb geht es doch nicht an, die Seitenwände selbst, nur wegen ihrer starken Massenzunahme, schon Hemisphären zu nennen. Das wäre beinahe so, wie wenn man die Stelle am Darm, wo die Lunge sich ausstülpen wird, selbst schon Lunge nennen wollte. Es liegt eben das dazwischen, was zwischen einem Keim und einem fertigen Organismus liegt, die Entwicklung. Eine von Anfang an solide Hemisphäre gibt es nicht; die dicken Seitenwände des Vorderhirns können den morphologischen Wert einer solchen also nicht beanspruchen.

Es wird nun öfters geschlossen, daß das Vorderhirn der Teleosteeer deshalb dem Großhirn anderer Formen homolog sei, weil an dieses wie an jenes die Lobi olfactorii angeschlossen sind. Wie aus der ganzen Darstellung hervorging, ist ursprünglich bei allen Tieren der Lobus olfactorius an das Vorderhirn angeschlossen und gewinnt erst mit der Ausbildung der Hemisphären an diese Anschluß. Daher sind natürlich auch die Geruchsbahnen, die vom Lobus oder Tractus olfactorius nach dem Hirnstamm zu verlaufen,

bei Teleosteen z. T. dieselben wie bei höhern Wirbeltieren. Alle nach dem Großhirn zu führenden Geruchsbahnen jedoch müssen so sicher wie dieses fehlen.

Ich möchte noch mit einigen Worten auf das RABL-RÜCKHARD'sche Schema der Großhirnentwicklung zu sprechen kommen. Eigentlich wäre dies nicht nötig, da dieses Schema nur einen kurzen Ausdruck für die ganzen Ansichten RABL-RÜCKHARD's bildet, die oben eingehend kritisiert wurden. Da aber dieses kurze Schema viel bekannter ist als die eingehenden Begründungen RABL-RÜCKHARD's und auch weite Verbreitung gefunden hat, so möchte ich nochmals darauf hinweisen, daß meiner Ansicht nach (hierin stimme ich mit STUDNIČKA überein) die dort als homolog bezeichneten Abschnitte nicht homolog sind. Der bei Ganoiden, Cyprinoiden und Salmoniden als Pallium bezeichnete Teil entspricht nicht dem bei andern Tieren richtig so bezeichneten Abschnitte. Die Sagittalsschnitte zeigen nur, daß bei Teleosteen und Ganoiden die ependymatische Dachplatte sehr viel weiter lateralwärts reicht als bei den Tieren mit Großhirn.

Ähnlich ist es mit den von STUDNIČKA zusammengestellten schematischen Frontalschnitten durch das Vorderhirn verschiedener Tiere. Das, was bei Teleosteen als Hemisphären bezeichnet ist, entspricht den Zwischenhirnwänden anderer Tiere, die auf einem tiefer geführten Schnitte zu sehen wären.

Um also nochmals kurz zusammenzufassen, halte ich nicht mit RABL-RÜCKHARD den bisher „Pallium“ genannten Teil des Teleosteer-vorderhirns für homolog dem Pallium, dem Großhirnmantel, höherer Tiere, sondern für die dünne Decke (Dachplatte) des primären Vorderhirns. Ebenso wenig halte ich die von STUDNIČKA als Hemisphären bezeichneten Teile für Homologa der wirklichen Hemisphären höherer Vertebraten, sondern halte diesen Hirnteil bei Teleosteen für die Seitenwände des Vorderhirns. Meiner Ansicht nach existiert bei Teleosteen überhaupt kein Großhirn.

Da nun die Teleosteer, soweit unsere Kenntnisse reichen, die einzigen großhirnlosen Wirbeltiere sind, die wir kennen — Amphioxus und einige noch nicht genügend untersuchte Cyclostomenformen ausgenommen — so wird es sich fragen, ob dieser Zustand bei den Teleosteen als ein ursprüngliches oder ein rückgebildeter anzusehen ist. Über diese Frage müßte eine Untersuchung der wahr-

scheinlichen Verfahren der Teleosteer, der Ganoiden, Aufschluß geben.

Aus der Arbeit von v. KUPFFER über das Störgehirn geht leider für die lateralen Teile, auf die es bei dieser Frage natürlich vor allem ankommt, nicht viel hervor. Ich entnehme daher, mangels eigener Präparate, die in Fig. 29, 30 u. 30a wiedergegebenen Figuren der Arbeit von GORONOWITSCH (24). Aus diesen Abbildungen scheint mir ziemlich unzweifelhaft hervorzugehen, daß die Störe eine geringe Großhirnbildung besitzen. Man könnte die von Olfactoriusfasern eingefasste Bildung auch einen großen, hohlen Lobus olfactorius nennen. Jedenfalls aber ist er aus einer echten, nach vorn gerichteten Ausstülpung der dicken Seitenwände des Vorderhirns hervorgegangen. Aus einer solchen Bildung, sei sie auch anfangs nur durch den Riechnerven und für diesen entstanden, kann sehr wohl ein Großhirn hervorgegangen sein, resp. kann eine solche Bildung den Anfang einer Hemisphäre darstellen. Man braucht sich bloß vorzustellen, daß der Riechnerv mit den anschließenden Hirnteilen noch weiter nach vorn wuchs und gleichzeitig die Ausstülpung des Vorderhirns nach allen Seiten hin noch zunahm. Dann ist eine echte Hemisphäre, die an ihrem vordern Ende einen Lobus olfactorius bildet, vorhanden.

Andererseits konnte aber dieser Lobus olfactorius der Ganoiden die ohnedies unbedeutende Ausstülpung seiner dicken Wand noch vollends einbüßen und einen soliden, nur von Epithel bedeckten Riechlappen bilden. Dann wären dieselben Verhältnisse wie bei den Teleosteen vorhanden, denen die Ganoiden ohnedies durch die starke Entfaltung des Vorderhirndaches als hoch aufgeblähtes Epithel ähneln. Bei den Ganoiden zeigt sich dieses Epitheldach nur viel stärker vascularisiert als bei den Teleosteen.

GORONOWITSCH hat auch dieses Epitheldach des Vorderhirns der Ganoiden als reduzierten Großhirnmantel, als Pallium, gedeutet, ebenso wie den entsprechenden Hirnteil der Teleosteer. Gegen diese Deutung sprechen natürlich dieselben Gründe, die bei den Teleosteen ausführlich erörtert worden sind. Nur, meine ich, liegt bei den Ganoiden noch weniger Veranlassung zu einer solchen Deutung vor als bei den Teleosteen, da jene ja einen echten, hohlen Lobus olfactorius mit dickem Dach besitzen, während er diesen (Teleosteen) abgeht. Daß bei den Ganoiden das stark vascularisierte Dach in der Mitte stärker eingesunken ist als bei den Teleosteen, erklärt sich leicht daraus, daß die stärksten Gefäße eben in der Mitte sich

finden (Fig. 30a u. b) und das Ependym einsenken. Keinesfalls aber kann diese „paarige“ Ausbildung des Daches einen stichhaltigen Grund dafür abgeben, es als Großhirnmantel aufzufassen.

Selachier.

Die reiche Literatur über das Selachierhirn besteht zum größten Teil aus Werken, welche sich entweder mit der Beschreibung und Vergleichung der gerade bei den Selachiern so außerordentlich verschiedenen Gestalt des erwachsenen Hirns oder mit Untersuchungen über den Faserverlauf befassen, während entwicklungsgeschichtliche Arbeiten kaum vorliegen.

Bei STANNIUS (49) finde ich die ersten Angaben über das Vorderhirn der Selachier: „Bei den Plagiostomen zeichnen sich die mehr oder minder viereckig-rundlichen, vorzüglich in die Breitendimension entwickelten, meistens durch eine seichte obere Furche paarigen Hemisphärenmassen aus durch ihren beträchtlichen Umfang, durch Spuren von Windungen und durch den Besitz einer Höhle. Diese letztere kommuniziert bisweilen mit einer Höhle des Riechnerven, welche nicht gleich bei ihrem Ursprung, sondern erst viel weiter nach vorn ihre Anschwellungen bildet. In der Hemisphärenhöhle werden den Streifenhügeln vergleichbare Erhabenheiten beobachtet.“

Als erste ausführliche und mit vielen Abbildungen versehene Arbeit über das Selachierhirn ist die Arbeit von W. BUSCH (9) zu nennen. BUSCH bezeichnet das sekundäre Vorderhirn als „Lobi communes“, als eine Vereinigung von Hemisphären und Lobis olfactorii, während er, wie STANNIUS, den eigentlichen Lobus olf. für den Riechnerven ansieht.

Der mit vielen Abbildungen geschmückten Arbeit von MICLUCHOMACLAH (37) liegt, wie schon in der Einleitung erwähnt, der Irrtum zugrunde, das Mittelhirn für das Zwischenhirn anzusehen. Das sekundäre Vorderhirn, einschließlich der Lobi olfactorii, bezeichnet er als Hemisphären. Seine Einteilung der Selachier in 3 Gruppen kann ich übergehen, um nur zu erwähnen, daß er *Hexanchus*, *Spinax*, *Acanthias* und *Scyllium* für die primitivsten Haie hält.

Die Arbeit von WILDER (56) war mir nicht zugänglich, doch findet sie sich bei SANDERS (45) besprochen, woraus ich das Folgende entnehme. WILDER hält nur die Lobi olfactorii für die eigentlichen paarigen Teile am Vorderhirn, also für die Hemisphären; ihre Kommunikation mit dem Vorderhirnventrikel hält er für das Foramen

Monroi, also wohl alle Teile des Vorderhirns, die hinter dem Lobus olfactorius liegen. für das Zwischenhirn, dessen vordersten Teil er vorschlägt, Prothalamus zu nennen.

ROUX (44) beschäftigt sich zwar hauptsächlich mit dem Studium histologischer Verhältnisse, nimmt aber auch auf die Morphologie einige Rücksicht. Vor allem muß ich erwähnen, daß er zuerst auf ein Verhalten aufmerksam machte, das zwar in den Zeichnungen seiner Vorgänger auch z. T. hervortrat, im Text aber nirgends Erwähnung gefunden hatte: nämlich auf die bei keinem andern Hirn anzutreffende Gliederung des Vorderhirns in hintereinander gelegene, paarige Abschnitte, die oftmals mehr als 2 Paare bilden. Ferner wies er zuerst auf die mit bloßem Auge sichtbare einzige dünne Stelle in der Lamina terminalis hin, die von außen gesehen, dunkel erscheint und den Eindruck eines kleinen Grübchens macht. Er nannte sie „Foramen nutritivum“, wußte aber auch über ihre Bedeutung weiter nichts anzugeben. Seine Abbildungen sind jedoch die einzigen, auf denen, der Wirklichkeit völlig entsprechend, diese später erst wieder von RABL-RÜCKHARD (42) entdeckte Stelle zu sehen ist. RABL-RÜCKHARD nannte sie dann nach v. KUPFFER'S Vorgang bei *Acipenser* „Lobus olfactorius impar“.

Die erste Arbeit, die auch die Entwicklung des Gehirns in den Kreis ihrer Betrachtungen zog, ist das für die Entwicklungsgeschichte der Selachier überhaupt grundlegende Werk von BALFOUR (3). Dieser Forscher fand, daß sich die Gliederung des Hirns bei den Plagiostomen im allgemeinen ebenso wie bei den übrigen Wirbeltieren vollzieht, wies auf die starke Hirnbeuge hin, zu der später noch eine Brückenbeuge hinzukommt und erwähnte die große Weite des Ventrikels und die relative Dünnhheit der Wände, die schon in den ersten Stadien auffallend ist. Die noch unpaare Vorderhirnblase nannte er Großhirn (Cerebrum), nach dem Auswachsen des Riechnerven nannte er dann die dies vermittelnden Partien des Hirns Lobi olfactorii und die gleichzeitig auftretende vordere paarige Ausstülpung mit Lateralventrikeln versehene Hemisphären. Die Entwicklung des Gehirns ist sehr kurz behandelt und alle Bemerkungen darüber mehr nebenbei gemacht.

GORONOWITSCH (24) zieht in seiner Arbeit über *Acipenser* auch das Gehirn der Selachier in den Kreis seiner Betrachtungen. Er teilt nach der Ausbildung des Vorderhirns die Selachier in 2 Gruppen: in solche, bei denen die Tractus olfactorii direkte Fortsetzungen der paarigen Hemisphärenventrikel sind (*Hexanchus*, wohl auch *Spinax*),

und solche, bei denen die Höhlen der Tractus als seitliche Abzweigungen des Vorderhirnventrikels erscheinen (*Scyllium*). (Vgl. meine Figg. 35 u. 36.) Auch GORONOWITSCH hält in Übereinstimmung mit wohl allen Forschern die erstere Gruppe für die primitivste, dennoch hält er ein Gehirn, das nach dem zweiten Typus gebaut ist, für dasjenige, welches den Vorfahren der Knochenfische zukam. Zu diesem sonderbaren Schlusse kam er deshalb, weil er annahm, das Gehirn von *Amia*, die er unter die Vorfahren der Knochenfische rechnet, sei nach dem zweiten Typus gebaut. Die Deutung des wenig untersuchten Hirns von *Amia* ist aber so von der RABL-RÜCKHARDT'schen Theorie vom membranösen Pallium beeinflusst, daß sie als recht unsicher erscheinen muß. Die Lücke scheint mir also keineswegs so ausgefüllt zu sein, wie BURCKHARDT meint, der 1894 schreibt: „Es stellt sich heraus, daß nicht nur alle Übergänge in der Vorderhirnbildung von den Teleostiern bis zu den Ganoiden zurück vorhanden sind, wie sie GORONOWITSCH nachgewiesen hat, sondern das auch daß Vorderhirn der Teleostier am allermeisten Ähnlichkeit besitzt mit den ihnen wohl von allen Selachiern zunächst stehenden Notidaniden, den Holocephalen und von *Ceratodus* als der primitivsten Form der Dipnoer. Sodann, daß das Hirn der Notidaniden die einfachste Organisation in der Reihe der Selachier zeigt, auf welche das der anderen Selachier nach dem Maße ihrer systematischen Verwandtschaft zurückzuführen ist.“ BURCKHARDT bezeichnet die am Vorderhirn von *Acipenser*, *Chimaera*, *Callorhynchus*, *Ceratodus*, Notidaniden und *Petromyzon* bestehenden Verhältnisse der Ventrikelbildung als Hemiamphicölie; bei Selachiern finden sich dann alle Übergänge von Hemiamphicölie durch Monocölie zur Acölie, und andererseits hat sich aus dem hemiamphicölen Hirn das vollkommen amphicöle (*Protopterus*) entwickelt.

Bei diesen phylogenetischen Betrachtungen bleibt fast immer *Chlamydoselachus*, eine in fast allen Stücken sehr primitive Selachierform, wegen ihrer Seltenheit unberücksichtigt. Wie aus den Abbildungen und aus dem Text des ersten Beschreibers dieser Form hervorgeht, ähnelt das Gehirn von *Chlamydoselachus anguineus* sehr stark demjenigen der Notidaniden.

Bei STUDNIČKA (50, 51), der die Selachier zum Vergleich mit *Petromyzon* und den Anuren heranzieht, findet sich ein Schnitt durch das Vorderhirn von *Torpedo*, auf dem der Ventrikel des Tractus als „Cornu anterius ventriculi lateralis“, eine kleine, dahinter erkennbare Ausstülpung als „Cornu posterius ventr. lat.“ bezeichnet wird.

Die vordere, paarige Ausstülpung wird „Lobus postolfactorius“ genannt, eine Bezeichnung, die wohl BURCKHARDT bei *Protopterus* eingeführt hat.

V. KUPFFER war der erste Forscher, der die Entwicklung des Gehirns bei einer Art, bei *Acanthias vulgaris*, systematisch durchgeführt hat. Soviel ich aus der Literatur ersehe, ist dies die einzige Art, für die eine Beschreibung der Hirnentwicklung vorliegt. Leider hört auch v. KUPFFER'S Beschreibung gerade da auf, wo die charakteristische Ausbildung des Vorderhirns beginnt. Dies gibt mir das Recht, meine fragmentarischen Untersuchungen über die Vorderhirnbildung der Haie hier anzufügen, da ich gerade an der Stelle einsetzen kann, wo die v. KUPFFER'Schen Untersuchungen abschließen.

Es stand mir eine einigermaßen vollständige Serie älterer Embryonen von *Acanthias vulgaris* zur Verfügung. Von erwachsenen Hirnen, die mir reichlich zu Gebote standen, werde ich auf das von *Spinax*, *Scyllium* und *Carcharias* etwas einzugehen haben.

Eine kurze Beschreibung der ersten Stadien entnehme ich der Arbeit von v. KUPFFER (33).

Schon die allerersten Entwicklungsstufen des Hirnrohres sind bei den Selachiern außerordentlich verschieden von denen aller bisher betrachteten Tiere. Während bei Cyclostomen, Teleostern und Amphibien bei aller Verschiedenheit der ersten Anlage doch zur Zeit, wenn das Hirn seine Sonderungen beginnt, ungefähr die gleiche Konfiguration herrschte: ziemlich dicke Seitenwände, dünne Dach- und Bodenplatte und verhältnismäßig enger Ventrikel, ist dies bei den Selachiern ganz anders. Dort hat sich die sehr breite Medullarplatte zu einem weiten Rohr eingesenkt, das nach vorn zu noch in einem ziemlich großen Stück, dem Neuroporus, klappt. Die Wände des Hirnrohres sind relativ dünn, und zwar sind Seiten- und Dachteile ziemlich gleichmäßig dick. Die Sonderungen des Hirns durch die Hirnbeuge in 2 Abschnitte erfolgt, noch bevor das weite Hirnrohr ganz geschlossen ist. Nach seinem Verschuß bleibt an der Stelle des Neuroporus ein dicker Wulst längere Zeit zurück. Dann entwickelt sich das Hirn in typischer Weise weiter: Die Augenblasen wachsen aus, das Mittelhirn sondert sich, und die Epiphyse beginnt sich auszustülpfen. An dem Vorderhirn sondert sich bald ein Telencephalon durch den Sulcus intraencephalicus und durch eine äußere Einziehung ab. Es tritt auch eine starke Brückenbeuge auf, wodurch das Rautenhirn dem Infundibulum sehr genähert wird. Durch die 2 Hirnbeugen wird das Mittelhirn von Anfang an stark eingeeengt,

während sich das Vorderhirn frei entfalten kann. Die Brückenbeuge gleicht sich später vollständig aus, während von der eigentlichen Hirnbeuge natürlich wie überall die abgebogene Lage des Infundibulums zurückbleibt.

Damit komme ich nun zur Beschreibung des mir vorliegenden ersten Stadiums, das sich unmittelbar an das letzte von v. KUPFFER anschließt. Zur ersten Orientierung wäre ein Sagittalschnitt nötig, zu dessen Anfertigung aber mein Material nicht ausreichte. Ich bilde deshalb einen solchen nach v. KUPFFER ab von einem etwa gleichlangen Embryo (Fig. 33). Vor allem fällt auf, daß allein im Zwischenhirn das Dach sich ependymatisch ausgebildet hat und daß es — wohl infolge dieser Ausbildung, die es der Umgebung gegenüber sehr nachgiebig machte — ganz zusammengeschoben und in die Tiefe verlagert ist. Und zwar ist dies durch das nach den Seiten und nach oben zu stark auswachsende Telencephalon geschehen. Da die Ganglia habenulae schon vorher im Zwischenhirndach vorhanden waren als ziemlich starke, paarige Massen, so mußte das durch das Telencephalon nach hinten gedrängte Zwischenhirndach längs des vordern Randes dieser Ganglia habenulae einsinken, da sie als feste Massen natürlich nicht nachgeben konnten. Dadurch kommt nun eine ziemlich weit seitwärts reichende Duplikatur des Zwischenhirndaches zustande, die „Velum transversum“ genannt wird. v. KUPFFER gibt nirgends an, was eigentlich ohne weiteres auffällt, daß dieses Velum transversum einfach das eingesunkene Zwischenhirndach ist. Daher ist es durchaus nicht ohne weiteres homolog mit dem, was bei Teleosteen mit dem gleichen Namen belegt wird. Wie ich dort auseinandersetzte, kommt die Duplikatur des Vorderhirndaches bei den Teleosteen durch das Überhängen des blasig aufgeblähten Parencephalons über das davor liegende Hirndach zustande. Es wird sich empfehlen, den Namen „Velum transversum“ für die Duplikatur des dünnen Zwischenhirndaches bei Selachiern beizubehalten, da es hier eine sehr deutliche Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon abgibt und an seinen beiden seitlichen Ecken Gefäße einwandern, welche die Bildung der sehr starken, paarigen Plexus veranlassen. Die ebenso benannte Duplikatur bei den Teleosteen darf aber dann nicht mehr so genannt werden. Sie hat auch gar keinen Grenzwert. — Auf v. KUPFFER'S Medianschnitt, den ich mit seinen Bezeichnungen wiedergebe, ist auch eine Paraphyse (*E*) angegeben. Wie weit dies

einer wirklichen Paraphyse entspricht, wird erst noch nachzuprüfen sein. Es scheint mir mehr eine an die Amphibien erinnernde Bildung zu sein, doch kann ich mangels eigener Präparate kein sicheres Urteil abgeben.

Am Dach und ziemlich weit seitwärts bildet also das Velum transversum die Grenze zwischen Telencephalon und Diencephalon. Daran schließt sich als Grenze die bekannte äußere Einziehung, die in der Gegend der Augenblasenstiele am Hirnboden ausläuft.

Das Telencephalon ist nach den Seiten und nach oben zu mächtig aufgebläht, nach vorn ragt jedoch nichts über die Mittellinie hervor. Im Gegenteil, der mediane Teil ist als etwas vorgewölbter und verdünnter Kiel ausgebildet und bildet die vorspringendste Partie des Telencephalons, von der aus die beiden Vorderseiten dachartig nach hinten zu auslaufen (Fig. 31). So beschreibt es auch v. KUPFFER, doch scheint es mir nach einem gutkonservierten Embryo, den mir Herr Prof. BRAUS in liebenswürdigster Weise zur Verfügung gestellt hat, nicht mehr sicher, daß diese Konfiguration nicht durch Schrumpfung hervorgerufen ist. Dort nämlich springt der Kiel gar nicht über die Oberfläche vor; der mediane Teil scheint nur durch das Fehlen der mittlern Wand-schichten stark verdünnt. Eher springen die Seitenteile ein wenig gegen die Mittellinie vor. Der erwähnte Embryo gehört zwar einer andern Species von *Acanthias* an, doch sind die Unterschiede wahrscheinlich nicht darauf, sondern auf verschieden gute Konservierung zurückzuführen. Möglicherweise entspricht auch der zuletzt beschriebene Zustand einem etwas ältern Stadium.

Auf alle Fälle, ob er nun vorspringt oder nicht, ist der Kiel etwas verdünnt und entspricht der Lamina terminalis und der Dachplatte des Telencephalons. Ob er dem mittlern, unpaaren Teil homolog ist, den HENRICH und NEUMEXER bei der Hemisphärenbildung der Vögel beschreiben, kann ich nicht entscheiden. Da aber das ganze Aussehen eines embryonalen Selachierhirns mit seinem weiten Ventrikel, seinen dünnen Wänden und dem geringen Unterschied zwischen lateralen und medianen Teilen ganz außerordentlich an ein embryonales Vogelhirn, z. B. das vom Hühnchen, erinnert, so wäre dies wohl denkbar.

Wie aus der deutlichen, sehr früh auftretenden seitlichen Rinne gegen das Zwischenhirn hervorgeht, sind es auch am Telencephalon der Selachier zunächst die Seitenwände, die wachsen. Nur kann man des weiten Ventrikels wegen nicht sagen, daß sie sich aus-

stülpen, sondern man muß von einer Aufblähung reden. An diesem Vorgang nehmen auch die medianen Teile zunächst eine Zeitlang teil, um schließlich doch auch im Wachstum zurückzubleiben. Im Prinzip besteht also hier genau derselbe Vorgang bei der Hemisphärenbildung wie bei den bisher betrachteten Tieren. Auch hier ist die Abgrenzung eines Telencephalons die Vorstufe zur Hemisphärenbildung. Wann man nun aufhören will, den Namen Telencephalon zu gebrauchen und dafür den Ausdruck Hemisphären zu verwenden, ist schließlich recht unwichtig. HENRICH spricht z. B. beim Hühnchen schon von Hemisphären, wenn die Aufblähung des Telencephalons seitlich noch lange nicht so weit fortgeschritten ist wie in Fig. 31 u. 31a. Meiner Meinung nach sollte man, nachdem einmal der Name Telencephalon eingeführt ist, diesen Namen so lange beibehalten, bis die Seitenteile allseits deutlich als paarige Massen vorspringen, um dann erst von „Hemisphären“ zu sprechen.

In diesem Stadium ist das Geruchsorgan vom Hirn bereits etwas abgerückt und durch einen kurzen, dicken Olfactorius mit ihm verbunden (Fig. 31a). Der Riechnerv tritt ganz seitlich, fast etwas hinten in das Hirn ein und zwar zunächst ganz ventral. Jederseits existiert eine kleine Aushöhlung ihm gegenüber in der dicken Seitenwand des Telencephalons, also ein kurzer Ventriculus olfactorius, der sich bis ziemlich hoch hinauf erstreckt.

Vom nächsten Stadium möchte ich keine Abbildungen geben, weil die mir zur Verfügung stehenden Tiere offenbar sehr stark geschrumpft waren. Immerhin glaube ich, daß die daran gewonnenen Befunde im allgemeinen doch richtig sind, um so mehr, als sich aus dem beinahe fertigen Zustand und dem oben beschriebenen ein, dem zu beschreibenden ähnliches Zwischenstadium mit Notwendigkeit ergeben müßte, wenn ich es nicht beobachtet hätte. Eine genaue Untersuchung dieser Stadien an geeignetem Material steht also noch aus. Die fehlenden Abbildungen will ich durch eine schematische Figur einigermaßen zu ersetzen suchen (Fig. 34b).

Zunächst, und das ist wohl die wesentlichste Veränderung, haben sich die Seitenteile des Telencephalons in ihrer ganzen Ausdehnung über den Mittelteil emporgewölbt, der im Wachstum zurückgeblieben ist. Ebenso ragen sie auch nach vorn paarig etwas über die Lam. term. vor, sodaß man jetzt von Hemisphären reden muß. Die Lamina terminalis und das Dach des Telencephalons, die vorher wenigstens durch den verdünnten Kiel repräsentiert waren, haben jetzt

bis auf ein ganz kurzes Stück, das etwa an der Grenze zwischen vorn und oben liegt, dieselbe Dicke wie die Seitenwände gewonnen. Diese Bildung von Nervengewebe in der Dachplatte ist eine längst bekannte Eigentümlichkeit der Selachier, eine Eigentümlichkeit, die nur ihnen allein zukommt und die gerade das Extrem zu der dünnen, mächtig entwickelten Hirndecke der Teleosteer vorstellt. Keine von den beiden Bildungen jedoch ist als ursprünglich aufzufassen, sondern sie stellen die Endglieder zweier Entwicklungsreihen vor, die von einer gemeinsamen, noch nicht spezialisierten Stammform abzweigten.

Die Hemisphären haben sich zwar nach allen Seiten hin, am wenigsten aber nach vorn zu vergrößert. Hinten finden sie an den ebenfalls sehr groß gewordenen Ganglia habenulae einen Widerstand, durch den sie etwas nach vorn zu eingebuchtet werden. Die Hemisphären der Selachier zeigen also auch darin Ähnlichkeit mit denen höherer Wirbeltiere, daß sie die Tendenz haben, nach hinten wachsend das Zwischenhirn zu überwölben. Sehr weit kommt es allerdings damit nicht. Die Hemisphären fangen eben an, die Ganglia habenulae zu umwölben, dann hört ihre Ausbildung in dieser Richtung auf.

Der Riechnerv schließt immer noch seitlich an die Hemisphären an. Der kleine Ventriculus olfactorius jedoch hat sich bedeutend vergrößert und den seitlichen, hintern Teil der Hemisphären jederseits als Lobus olfactorius vorgewölbt, der bereits seine Wachstumsrichtung nach vorn zu einzuschlagen beginnt.

Im nächsten Stadium finden sich etwa die Verhältnisse wie beim erwachsenen Tiere vor. Die Hemisphären sind, besonders auch nach vorn zu, noch beträchtlich ausgewachsen, wobei sich ihre Wände stark verdickt haben. Vorn stoßen sie in einer kurzen Strecke vor der Lamina terminalis zusammen und umschließen so den einzigen kleinen Rest des Kieles, eine kurze, etwas vorgewölbte, dünn gebliebene Stelle (Fig. 32 *R. n*). Ein Teil dieses „Recessus neuroporicus“, wie v. KUPFFER diese Stelle nennt, ist übrigens dadurch, daß der mittlere Teil einsank, paarig geworden, was sowohl RABL-RÜCKHARD, dem Entdecker dieser Stelle, wie v. KUPFFER entgangen ist. Ich habe auf die Deutung v. KUPFFER's noch einzugehen, um zunächst die weiteren Veränderungen am Großhirn festzustellen.

Die im vorigen Stadium als kurze stumpfe Vorsprünge vorhandenen „Lobi olfactorii“ haben sich nun ganz nach vorn gewendet.

Während das übrige Großhirn sein Wachstum bereits abgeschlossen hat, sind sie, die Hemisphären seitlich dicht umfassend, so stark, ausgewachsen, daß sie deren vordern seitlichen Rand erreicht haben. Der lang ausgezogene Teil wird nun „Tractus“, das etwas angeschwollene Ende „Bulbus olfactorius“ genannt.

Der Zug der auswachsenden Tractus ruft an dem vorher einheitlichen Hemisphärengewölbe eine seichte Rinne hervor, wodurch dieses undeutlich in zwei hintereinander liegende Gewölbe getrennt wird. Eine tiefere morphologische Bedeutung kommt wohl dieser Trennung kaum zu. Sie wird übrigens auch mit zunehmendem Alter immer undeutlicher. Auch darf sie nicht etwa Veranlassung geben, das hintere Gewölbe als Lobus olfactorius zu bezeichnen, da der Lobus in Tractus und Bulbus ausgewachsen ist.

An der Stelle, wo die zwei hintern Gewölbe mit den beiden vordern zusammenstoßen, liegt die vorhin erwähnte dünne paarige Stelle, die von v. KUPFFER als „Recessus neuroporicus“ gedeutet wird. v. KUPFFER gibt übrigens selbst zu, daß er die Kontinuität zwischen dem unzweifelhaften Neuroporus und dieser dünnen Bucht nicht nachweisen kann. Sie ist, wie gesagt, ein Rest des embryonalen Kieles, der erst dann sich bildet, wenn die letzte Spur des Neuroporus, auch die nach seinem Verschuß auftretende Verdickung, längst verschwunden ist. „Das Wiederauftreten dieses Recessus spricht dafür, daß diese Stelle der Wand eine gewisse Besonderheit bewahrt hat und an der ringsum vor sich gehenden Bildung geschichteten Hirngewebes nicht teilnimmt, wodurch die konische Bucht ausgespart wird.“ Die Paarigkeit der Stelle wäre für v. KUPFFER gewiß Grund genug gewesen, seine Deutung zurückzuziehen, da der „Recessus neuroporicus“ ja gerade an der Stelle des unpaaren Riechlappens nachbleiben sollte.

Nach der Embryonalzeit wachsen die Tractus noch bedeutend aus. Das Großhirn jedoch nimmt daran nicht mehr Teil; es hält nicht einmal mehr mit dem Wachstum des Knorpelschädels Schritt und wird immer von einer mehr oder weniger dicken Fettschicht umgeben gefunden.

Im Prinzip verläuft also die Großhirnbildung bei *Acanthias* so wie bei den bisher untersuchten Tieren. Der Riechnerv schließt, wie auch bei den Anuren, sehr frühzeitig und rein seitlich an das Telencephalon an. Während aber dort kein hohler Lobus auswuchs, sondern nur der Riechnerv die Hemisphäre vorn umfassend immer weiter nach vorn rückte, behält hier der früh hohl auswachsende

Lobus (Tractus) seinen seitlichen Abgang vom Großhirn bei. Obwohl er später nach vorn umbiegt, nimmt er doch zeitlebens eine Richtung ein, die zwischen vorn und seitlich etwa die Mitte hält. Natürlich besteht noch ein vor dem Abgang des Tractus gelegenes Stück Großhirn, das noch weiter wächst. Dieses vordere Stück hängt jedoch ohne Grenze mit der übrigen Hemisphäre zusammen und stellt gar keinen besonders ausgezeichneten Hirnteil vor. Am wenigsten verdient es, seiner Lage wegen, den Namen „Lobus postolfactorius“.

Fig. 36 zeigt einen Frontalschnitt durch das Vorderhirn von *Scyllium*, das genau dieselbe Konfiguration zeigt wie das eines erwachsenen *Acanthias*. Keinesfalls kann nun eine solche Form der Hemisphäre mit dem durchaus seitlichen Abgang des Tractus als primitiv gelten. Sicherlich stellen solche Hirnformen einen abgeänderten Zustand dar, abgeändert wohl infolge der Lage des Geruchsorgans, das die Lage des Riechnerven und des Tractus, und damit die ganze Anordnung des Riechapparates am Großhirn bedingt.

Ursprünglicher scheint schon das Gehirn von *Spinax* (Fig. 35) zu sein, das, nach den Abbildungen zu urteilen, dem der Notidaniden sehr ähnelt. Leider existieren keine Mitteilungen über die Entwicklung des Gehirns der Notidaniden und des ihm sehr ähnlichen von *Chlamydoselachus*; nicht einmal genaue mikroskopische Schnitte konnte ich finden.

Aus einem halb schematischen Schnitt BURCKHARDT'S schien hervorzugehen, daß im Gegensatz zu allen andern Selachiern die Notidaniden eine dünne Dachplatte des Vorderhirns besäßen. Aus STUDNÍČKA'S viel genauern Schnitten geht aber wohl unzweifelhaft hervor, daß *Hexanchus* genau dieselbe dicke Vorderhirndecke hat wie auch die andern Selachier. Auch bei *Carcharias* zeichnet BURCKHARDT eine dünne Decke (7, Fig. 1, I), die sich wie eine Zunge weit in das Vorderhirn hineinstreckt. Da aber auch bei *Carcharias*, wie bei den andern Selachiern, die Vorderhirndecke dick wird, so kann hier nur ein Versehen vorliegen.

Eine kleine Gruppe der Selachier scheint allerdings zu existieren, an deren Vorderhirn die Dachplatte noch ihren ursprünglichen Zustand als Epithel bewahrt hat: die Holocephalen. SCHAUNSLAND zeichnet es bei *Callorhynchus*, STUDNÍČKA und neuerdings KAPPERS u. THEUNISSEN (29) bei *Chimaera*. *Chimaera* wenigstens hat gleichzeitig gut ausgeprägte Hemisphären. Daher dürfte sie wohl, wenig-

stens bezüglich des Gehirns, der Stammform der Selachier einigermaßen nahe stehen und vielleicht den Übergang zu den Ganoiden vermitteln.

Mit den Selachiern schließt die Reihe der von mir untersuchten Formen. Es fehlen darin gerade die primitivern Formen: Ganoiden, Notidaniden und Dipnoer.

Wenn ich trotzdem versuchen möchte, aus den von mir untersuchten Formen einige allgemeine Gesichtspunkte über die allgemeine Entwicklung und Morphologie des Vorderhirns zu gewinnen, so geschieht es mit dem Bewußtsein, daß wichtige Glieder in der Kette fehlen. Immerhin sind es gerade die stark abgeänderten Formen (Teleosteer, die meisten Selachier), bei denen für die Deutung der einzelnen Teile Schwierigkeiten entstehen. Gerade für diese Formen auf Grund entwicklungsgeschichtlicher und rein morphologischer Untersuchungen einige Aufschlüsse zu gewinnen, war der Zweck dieser Arbeit.

Zunächst möchte ich einige Worte über die Nomenklatur sagen.

Ich habe versucht, den Beweis zu erbringen, daß das „Telencephalon“ kein selbständiger Hirnteil ist, sondern daß seine Abgrenzung lediglich einen frühen Zustand der Hemisphärenbildung darstellt. Bestärkt wurde ich in dieser Ansicht dadurch, daß ich bei den Teleosteen, denen nach meinen Untersuchungen keine Hemisphären zukommen, auch kein äußerlich abgegrenztes Telencephalon nachweisen konnte.

Mit diesem Ausblick empfiehlt es sich vielleicht, die Bezeichnung „Telencephalon“, die sich sehr eingebürgert hat, beizubehalten. Nach der Ausbildung der Hemisphären jedoch für die an ihrer Bildung unbeteiligten medianen Teile noch den Namen „Telencephalon medium“ beizubehalten, scheint mir ganz unnötig, um so mehr als die einzige sichere Grenzmarke zwischen Telencephalon medium und Diencephalon, das „Velum transversum“, nach meiner Ansicht diese Bedeutung nicht mehr beanspruchen darf. Von den Reptilien ab aufwärts bis zu den Säugetieren läßt sich überhaupt kein sicheres Homologon des „Velum transversum“ mehr auffinden. Es wird sich daher empfehlen, diese unsichere Grenzmarke ganz aufzugeben und nach der deutlichen Ausbildung der Hemisphären die medianen Teile

des Telencephalons mit dem Diencephalon zusammen als Zwischenhirn zu bezeichnen, ganz im Sinne v. BAER's. ZIEHEN (59) spricht sich für die Säuger auch etwa in diesem Sinne aus.

Ich glaube, daß auf diese Abgrenzung eines vordern Teiles am primären Vorderhirn noch vor der Ausbildung der Hemisphären, wie sie ja auch schon vor v. KUPFFER unter anderm Namen gemacht wurde, ein großer Teil der alten Streitfrage, ob das Großhirn eine ursprünglich unpaare oder paarige Anlage aufweise, zurückzuführen ist.

Das „Telencephalon“ ist der Ort, von dessen Seitenwänden die Hemisphärenbildung ausgeht, indem sie sich nach außen ausstülpfen; war es da verwunderlich, daß manchmal das ganze Telencephalon als „unpaares Großhirn“ betrachtet wurde? Natürlich ist das Großhirn in Wirklichkeit niemals unpaar, denn die medianen Teile bleiben an seiner Ausbildung gänzlich unbeteiligt. Die Ausstülpung der Seitenwände fängt wohl unbedeutend an, ist aber, wie es schon der Ort ihrer Entstehung bedingt, von allem Anfang an paarig.

Eine weitere Stütze erhielt die Theorie vom unpaaren Großhirn durch die noch jetzt in vielen Lehrbüchern verbreitete Annahme, das Großhirn entstünde dadurch, daß die von oben her einwachsende Hirnsichel das Telencephalon in zwei Hälften, die Hemisphären, trenne. Davon ist jedoch keine Rede. Die Falx bildet sich erst in dem von losem Bindegewebe erfüllten, ganz engen Spalt zwischen den aktiv auswachsenden Hemisphären aus, während das ursprüngliche Hirndach in seiner ersten Lage ruhend verharrt. v. BAER hat dies, wie ich eingangs erörterte, schon ganz richtig beobachtet und deutlich ausgesprochen.

Wo überhaupt Hemisphären zur Ausbildung gelangen, fängt ihre Bildung sehr früh an. Trotzdem kann man, wenigstens bei den von mir untersuchten Tieren, nachweisen, daß noch früher der Anschluß der Geruchsgruben an das Vorderhirn erfolgt, womit sich die Bildung des Riechnerven einleitet.

Daran knüpft sich nun eine ganze Reihe von Fragen. Zunächst als Hauptfrage: Welches ist das Verhältnis des Lobus olfactorius zur Hemisphäre? Läßt sich etwa das Entstehen der Hemisphären auf den Riechnerven, der sich zunächst einen Riechlappen schuf, zurückführen, oder steht, wie MIHALCOWICZ meinte, der „Riechlappen“ zur Hemisphäre etwa in demselben Verhältnis wie der

„Temporal-“ oder „Occipitallappen“ an höher entwickelten Hemisphären?

Im allgemeinen ist man sich wohl darüber klar, daß die Ausbildung paariger, hohler Teile am Vorderhirn irgendwie mit dem Riechnerven zusammenhängt. Doch finde ich nirgends ein genaueres Eingehen auf diese doch gewiß sehr wichtigen Fragen. Ein paar hierhergehörige Stellen möchte ich anführen, die einzigen, die ich finden konnte. RABL-RÜCKHARD sagt: „Wo ein paariges Rhinencephalon vorhanden ist, dürfen wir auch von einem in seinem oralen Teile paarigen Großhirn reden.“

Bei v. KUPFFER finde ich in bezug auf die Fische: „Das Telencephalon ist das Riechhirn, das primitive Rhinencephalon. In Anpassung an die paarigen und bei allen Fischen starken Riechnerven und unter Mitwirkung des mechanischen Momentes der im Verlauf der Ontogenie durchweg zunehmenden Entfernung des Geruchsorganes vom Hirne leitet sich die Entstehung paariger Bildungen an dem Telencephalon ein. Dadurch gliedert es sich in den mittleren Stammteil, das Telencephalon medium und die paarigen Lobi olfactorii.“

Die oben berührten Fragen werden aber auch in diesen Stellen nur gestreift. Sehen wir uns nun die einzelnen Tiere daraufhin an.

Bei *Petromyzon* liegen die paarigen Riechnerven ganz median. Es ist also schon mechanisch unmöglich, daß direkt der Zug von ihnen aus die Bildung paariger Bildungen am Vorderhirn veranlaßt habe. Aber diese grob mechanische Vorstellung ist auch gar nicht nötig, wiewohl sie sich bei den Amphibien z. B. direkt aufdrängt. Man kann sich sehr wohl denken, daß die Riechnerven eine Substanzzunahme bedingen, die sich in paariger Ausstülpung äußert. Warum gerade eine Ausstülpung und nicht eine bloße Verdickung zustande kommt, das vermag ich auch nicht zu erklären; ich kann nur die Neigung des hälftigen Hirnrohres zu derartigen hohlen, paarigen Bildungen anführen (Mittelhirn). Nun herrschen bei den Cyclostomen sicher in dieser Gegend, die ihr Gepräge durch das unpaare Geruchsorgan erhält, keine ganz ursprünglichen Verhältnisse mehr; trotzdem glaube ich, daß sich die Hemisphären von *Petromyzon*, wenn auch nicht mehr ganz direkt, auf die Riechnerven zurückführen lassen. Wenn man den vordern, äußerlich abgegrenzten Abschnitt als „Lobus olfactorius“ bezeichnen will, wozu aber meiner Ansicht nach kein zureichender Grund vorliegt, so würden sich in

dem großen olfactorischen Teil der Hemisphäre noch primitive Verhältnisse vorfinden.

Die Amphibien zeigen wahrscheinlich im Anfang ursprünglichere Verhältnisse der Hemisphärenbildung. Bei ihnen ist es direkt sichtbar, wie die Hemisphären durch den Riechnerven herausgezogen und nach vorn geleitet werden. Schließlich ist ja nur der kleinste Teil der so durch den Riechnerven geschaffenen Hemisphäre als Lobus olfactorius ausgebildet; der größere Teil derselben bleibt zu andern Zwecken frei.

Bei Teleosteen nun schließt das Geruchsorgan und später der Riechnerv ebenfalls seitlich an das Vorderhirn an. Bei ihnen kommt es aber infolgedessen nur zu einer Verdickung der Seitenwände des Vorderhirns und zu einer paarigen Umwachsung der Lamina terminalis, ein Vorgang, der kaum als ein ursprünglicher anzusehen ist, sondern wahrscheinlich aus einer echten Ausstülpung reduziert sein dürfte. Man darf sich diese Verhältnisse bei Teleosteen vielleicht aus denen bei Ganoiden (*Acipenser*) reduziert vorstellen, bei denen das im übrigen ähnliche Vorderhirn noch eine echte Ausstülpung für den Lobus olfactorius zeigt. Es ist also der paarige Lobus olfactorius der Teleosteer, der nicht aus einer Ausstülpung hervorgegangen ist, durchaus nicht als ein in „seinem oralen Teile paariges Großhirn“ zu bezeichnen, sondern höchstens als der allerletzte Rest einer Bildung, die vielleicht in ihrer weitem Ausgestaltung einmal zur Entstehung von Hemisphären Anlaß gegeben hat.

Bei den Selachiern (ich spreche nur von den ursprünglichen Formen unter ihnen, die andern lassen sich leicht davon ableiten) ist wieder der unmittelbare Zusammenhang zwischen Riechnerv und Hemisphärenbildung zu konstatieren, wenn sie auch in anderer Beziehung manche Abweichungen zeigen.

Soweit sich also hieraus allgemeine Schlüsse ziehen lassen, stellen sie sich etwa folgendermaßen dar: Durch den Nervus olfactorius wurde ein hohles, paariges, aus der dicken Seiten- und Vorderwand des Vorderhirns durch Ausstülpung hervorgegangener Lobus olfactorius geschaffen, der zunächst ganz vom Riechnerven umschlossen war (*Acipenser*). Dieser Lobus nahm dann, wohl dadurch, daß das Geruchsorgan seine Lage veränderte und ihn weiter auszog, bedeutend an Größe zu. Nun wurde nur noch der vorderste Teil dieser paarigen Bildung (Hemisphären) vom Lobus olfactorius mit seiner charakteristischen histologischen Struktur eingenommen;

der Rest wurde zu andern Zwecken frei und ging nun mit den verschiedensten Teilen des Gehirnes Nervenverbindungen ein, wodurch er seine große physiologische Bedeutung gewann.

Meinem verehrten Lehrer Herrn Professor GOETTE bin ich für die Anregung zu dieser Arbeit, für seine hilfreiche Förderung und Unterstützung sowie für die gütige Überlassung seines Materials herzlich dankbar.

Literaturverzeichnis.

1. AHLBORN, F., Untersuchungen über das Gehirn der Petromyzonten, in: Z. wiss. Zool., Vol. 39, 1883.
2. v. BAER, C. E., Ueber Entwicklungsgeschichte der Tiere, Königsberg 1837.
3. BALFOUR, F. M., The development of Elasmobranch Fishes, London 1878.
4. BURCKHARDT, R., Untersuchungen am Gehirn und Geruchsorgan von Triton und Ichthyophis, in: Z. wiss. Zool., Vol. 52, 1891.
5. —, Das Centralnervensystem von Protopterus annectens, Berlin 1892.
6. —, Der Bauplan des Wirbeltiergehirnes, in: Morphol. Arb. SCHWALBE, Vol. 4, 1894.
7. —, Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns bei Fischen, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1894.
8. —, Die Homologien des Zwischenhirndaches bei Reptilien und Vögeln, ibid., Vol. 9, 1894.
9. BUSCH, W., De Selachiorum et Ganoideorum encephalo, Berlin 1848.
10. DURSÝ, E., Entwicklungsgeschichte des Kopfes, 1869.
11. EDINGER, L., Untersuchungen über die vergleichende Anatomie des Gehirns: 1. Das Vorderhirn;
12. —, 2. Das Zwischenhirn, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M., 1888 resp. 1891.
13. —, Die Dentung des Vorderhirns bei Petromyzon, in: Anat. Anz., Vol. 26, 1905.
14. EHLERS, E., Die Epiphyse am Gehirn der Plagiostomen, in: Z. wiss. Zool., Vol. 30.
15. FRITSCH, G., Untersuchungen über den feineren Bau des Fischgehirns, Berlin 1878.

16. GARMAN, S., *Chlamydoselachus anguineus* GARM., in: Bull. Mus. comp. Zool. Harvard Coll. Cambridge, Vol. 12, 1885—86.
17. GAUPP, E., Zirbel, Parietalorgan und Paraphysis, in: *Ergebn. Anat. Entw.*, Vol. 7, 1897.
18. —, *Anatomie des Frosches*, 1896 (3. Aufl.).
19. GEGENBAUR, C., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*, 1901.
20. GIERSE, A., Untersuchungen über das Gehirn und die Kopfnerven von *Cyclothone acclin.*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 32, 1904.
21. GOETTE, A., *Entwicklungsgeschichte der Unke*, Leipzig 1875.
22. —, *Entwicklungsgeschichte des Flussneunauges*, Leipzig 1890.
23. GOLDSTEIN, K., Untersuchungen über das Vorderhirn und Zwischenhirn einiger Knochenfische, in: *Arch. mikrosk. Anat.*, Vol. 66, 1895.
24. GORONOWITSCH, N., Das Gehirn und die Cranialnerven von *Acipenser ruttenuis*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 13, 1888.
25. HALLER, B., Vom Bau des Wirbelthiergehirns: *Salmo* und *Scyllium*, *ibid.*, Vol. 26, 1898.
26. HILL, CH., The epiphysis of Teleosts and *Amia*, in: *Journ. Morphol.*, Vol. 9, 1894.
27. HIS, W., Zur allgemeinen Morphologie des Gehirns, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1892.
28. HUXLEY, T. H., *Handbuch der vergleichenden Anatomie* (übers. v. RATZEL), 1873.
29. KAPPERS und THEUNISSEN, Zur vergleichenden Anatomie des Vorderhirns der Vertebraten, in: *Anat. Anz.*, Vol. 30, 1907.
30. KEIBEL, FR., Zur Entwicklungsgeschichte der Chorda bei Säugern, in: *Arch. Anat. Physiol.*, 1889.
31. v. KUPFFER, C., *Die Entwicklung des Kopfes von Acipenser sturio*, München u. Leipzig 1893.
32. —, *Die Entwicklung des Kopfes von Ammocoetes planeri*, München u. Leipzig 1894.
33. —, *Die Morphogenie des Centralnervensystems*, in: *Handbuch d. vergl. Entwicklungslehre d. Wirbeltiere*, herausg. v. O. HERTWIG, Vol. 2, Teil 3, 1906.
34. LOCY, W., On a newly recognized nerve, connected with the fore-brain of Selachians, in: *Anat. Anz.*, Vol. 26, 1905.
35. MAYER, F., Das Centralnervensystem von *Ammocoetes*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 13, 1897.
36. v. MIHALCOVICZ, V., *Entwicklungsgeschichte des Gehirns*, Leipzig 1877.
37. MIKLUCHO-MACLAI, *Beiträge zur vergleichenden Neurologie der Wirbeltiere. Das Gehirn der Selachier*, Leipzig 1870.

38. MÜLLER, JOHANNES, Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, Berlin 1840.
39. RABL-RÜCKHARD, H., Zur Deutung und Entwicklung des Gehirns der Knochenfische, in: Arch. Anat. Physiol., 1882.
40. —, Weiteres zur Deutung des Gehirns der Knochenfische, in: Biol. Ctrbl., Vol. 3, 1883.
41. —, Das Grosshirn der Knochenfische und seine Anhangsgebilde, in: Arch. Anat. Physiol., 1883.
42. —, Der Lobus olfactorius impar der Selachier, in: Anat. Anz., Vol. 8, 1893.
43. —, Das Vorderhirn der Cranioten, *ibid.*, Vol. 9, 1894.
44. ROHON, Das Centralorgan des Nervensystems der Selachier, in: Denkschr. Akad. Wiss. Wien, 1877.
45. SANDERS, Contributions to the anatomy of central nervous system in vertebrate animals, in: Phil. Trans. Roy. Soc. London, 1886.
46. SCOTT, W. B., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Petro-myzonten, in: Morphol. Jahrb., Vol. 7, 1881.
47. SCHAUNSLAND, in: Bibl. zool., Vol. 16, 1903.
48. SELENKA, E., Das Stirnorgan der Wirbeltiere, in: Biol. Ctrbl., Vol. 10, 1890.
49. STANNIUS, Vergleichende Anatomie, 1846.
50. STIEDA, L., Ueber die Deutung der einzelnen Teile des Fischgehirns, in: Z. wiss. Zool., Vol. 23, 1873.
51. STUDNÍČKA, F. K., Zur Lösung einiger Fragen aus der Morphologie des Vorderhirns der Cranioten, in: Anat. Anz., Vol. 9, 1894.
52. —, Anatomie der Paraphyse des Wirbeltiergehirnes, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl., Prag 1895 resp. 1896.
53. —, Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte des Vorderhirns der Cranioten, I. u. II. Abt.
54. —, in: SB. böhm. Ges. Wiss., math.-nat. Cl., Prag 1895 resp. 1896.
55. —, Über die erste Anlage der Grosshirnhemisphären am Wirbeltiergehirne, *ibid.*, 1901.
56. WILDER, B. G., On the brains of some fish-like Vertebrates, in: Amer. Assoc. Adv. Sc., 1876 (gedr. 1877), 25. Meeting.
57. VAN WIJHE, J. W., Ueber den vorderen Neuroporus und die phylogenetische Function des Canalis neurentericus der Wirbelthiere, in: Zool. Anz., Jg. 7, 1884.
58. WIEDERSHEIM, R., Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere, 1902.
59. ZIEHEN, TH., Morphogenie des Centralnervensystems der Säugetiere, in: Handb. vgl. Entw.-Lehre Wirbeltiere, herausg. v. O. HERTWIG, Vol. 2, Teil 3, 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung.

- A* Auge
A. Bl Augenblase
A. Kn Adergeflechtknoten (Plexus)
ä. F äußere Furche zwischen Telencephalon und Diencephalon
Bulb. olf Bulbus olfactorius
Ch. o Chiasma opticum
Ch. W Chiasmawulst
C. p Commissura posterior
C. s Commissura superior
E Epiphyse
G Gefäßanschnitte im Plexus
Ggl. hab Ganglion habenulae (destrum et sinistrum)
G. O Geruchsorgan
H. h Hinterhorn des Seitenventrikels (STUDNICKA)
H. Sp Spalte zwischen den Hemisphären
Inf Infundibulum
K Umbiegungsstelle des Seitenventrikels nach vorn
La Labyrinth
L. o Lobus olfactorius
L. o. a Lobus olfactorius accessorius
L. O. l Lateraler Olfactoriusast
L. t Lamina terminalis
M. h Mittelhirn
M. O. l Medianer Olfactoriusast
n. D spät entstandenes Stück des Vorderhirndaches vor dem Plexus
N. O Nervus olfactorius
O Nervus opticus
P Paraphyse
Pall Pallium

Parench Parencephalon

Pl Plexus

„*R. n.*“ „Recessus neuroporicus“ (KUPFFER)

R. o Recessus opticus

R. s Recessus superior

S. i. a Sulcus intraencephalicus anterior

St. D Stirndrüse = abgelöstes, distales Ende der Epiphyse

S. V Seitenventrikel

Th Thalamus opticus

Tr. o Tractus olfactorius

r durch den Riechnerven bedingte paarige Vorwölbung der Lamina terminalis

V. o Ventriculus lobi olfactorii

V. tr Velum transversum

x äußere Furche zwischen Lobus olfactorius und Vorderhirn

y innere Furche zwischen Lobus olfactorius und Vorderhirn

Z. h Zwischenhirn

Z.-M. h Zwischen-Mittelhirn

Tafel 17.

Fig. 1. Hirn einer jungen Larve von *Rana temporaria*, frontal.

Fig. 2. Hirn einer etwas ältern Larve von *Rana temp.*, frontal.

a ventraler,

b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 3. Hirn einer noch etwas ältern Larve von *Rana temporaria*, frontal.

a ventraler,

b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 4. Frontalschnitt durch das Hirn einer ziemlich großen Larve von *Rana temporaria*.

Fig. 5. Frontalschnitt durch das Hirn einer Larve von *Rana temporaria*, kurz vor der Metamorphose.

Fig. 6. Gehirn einer eben metamorphosierten *Rana temporaria*. Totalansicht von unten.

Tafel 18.

Fig. 7a, b, c. 3 Querschnitte durch das Vorderhirn einer ältern Larve von *Rana temporaria*.

Fig. 8. Sagittalschnitt durch das Vorderhirn einer ältern Larve von *Rana temporaria*.

Fig. 9. Medianschnitt durch das Hirn einer Larve von *Siredon pisciformis*.

Fig. 10. Medianschnitt durch das Gehirn einer ziemlich großen Larve von *Rana temporaria*.

Fig. 11. Medianschnitt durch das Vorderhirn einer Larve von *Rana temporaria*, kurz vor der Metamorphose.

Fig. 12a, b, c. 3 aufeinanderfolgende Querschnitte durch das Vorderhirn einer Larve von *Rana temporaria*, kurz vor der Metamorphose. Nur Hirndach und Plexus sind ausgezeichnet.

Tafel 19.

Fig. 13. Querschnitt durch ein ganz junges Hirn von *Petromyzon* in der Gegend der sich eben ausstülpenden Augenblasen.

Fig. 14. Frontalschnitt durch das Hirn eines jungen *Petromyzon*.

Fig. 15. Frontalschnitt durch das Hirn eines etwas ältern *Petromyzon*.

Fig. 16. Frontalschnitt durch das Hirn eines noch ältern *Petromyzon*.

Fig. 17. Frontalschnitt durch das Hirn eines größern *Petromyzon*.

Fig. 18a, b. 2 Querschnitte durch das Vorderhirn eines *Petromyzon* desselben Stadiums wie Fig. 16.

Fig. 19a, b, c. 3 Querschnitte durch das Vorderhirn eines ziemlich erwachsenen *Petromyzon*.

Tafel 20.

Fig. 20. Gehirn eines jungen Embryos von *Salmo salar*, frontal.

a ventraler,
b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 21. Gehirn eines etwas ältern Embryos von *Salmo salar*, frontal.

a ventraler,
b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 22a, b, c, d, e, f, g. Querschnitte durch das Vorderhirn eines jungen Embryos von *Salmo salar*.

Tafel 21.

Fig. 23a, b, c, d, e, f, g, h. Querschnitte durch das Vorderhirn eines ältern Embryos von *Salmo salar*.

Fig. 24. Medianschnitt durch das Hirn eines jüngern Embryos von *Salmo salar*.

Tafel 22.

Fig. 25. Hirn eines jungen Leucisciden, frontal.

a ventraler,
b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 26. Hirn eines ältern Leucisciden, frontal.

a ventraler,
b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 27a, b, c, d, e, f, g, h. Querschnitte durch das Hirn eines jungen Leucisciden.

Tafel 23.

Fig. 28. Hirn eines ältern Leucisciden, sagittal.

a lateraler,

b ziemlich medianer Schnitt derselben Serie.

Fig. 29. Frontalschnitt durch das Vorderhirn von *Acipenser ruthenus*, kopiert nach GORONOWITSCH, in: Morph. Jahrb., 1888.

Fig. 30a, b. 2 Querschnitte von *Acipenser ruthenus*, kopiert von GORONOWITSCH, l. c.

Tafel 24.

Fig. 31. Hirn eines jungen Embryos von *Acanthias vulgaris*.

a ventraler,

b dorsaler Schnitt derselben Serie.

Fig. 32. Hirn eines alten Embryos von *Acanthias vulgaris*, frontal.

Fig. 33. Sagittalschnitt durch das Hirn eines jungen Embryos von *Acanthias vulgaris*, kopiert nach v. KUPFFER, Die Morphogenie des Centralnervensystems, in: Handb. Entw.-Lehre Wirbeltiere O. HERTWIG, Vol. 2. Mit den v. KUPFFER'schen Bezeichnungen.

Fig. 34a, b, c. Schematische Zeichnung dreier Stadien aus der Vorderhirnentwicklung von *Acanthias vulgaris*.

I 1. Stadium

II 2. Stadium

III 3. Stadium.

Fig. 35. Frontalschnitt durch das Vorderhirn von *Spinax niger*.
Erwachsenes Tier.

Fig. 36. Frontalschnitt durch das Vorderhirn von *Scyllium stellare*.
Erwachsenes Tier.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Der Stimmapparat des *Hemidactylus garnoti* DUM. et BIBR.

Ein Beitrag zur Anatomie der Geckotiden.

(Reise von Dr. Walter Volz.)

Von

Leo Steck in Bern.

Mit Tafel 25.

An dieser Stelle möchte ich meinem verehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. TH. STUDER meinen herzlichsten Dank aussprechen für die wertvolle Belehrung und Anregung, die er mir stets zuteil werden ließ. — Auch möchte ich meinen Gefühlen der Dankbarkeit und Verehrung gegenüber meinem unvergeßlichen, für die Wissenschaft gestorbenen Freund und Lehrer Dr. W. VOLZ PD. Ausdruck geben. Von ihm stammt das Material zur vorliegenden Arbeit.

Unter den Lacertiliern kommt den Geckotiden in vielem eine Sonderstellung zu, und so lohnt sich fast jede Untersuchung über ihre Anatomie, um so mehr als noch relativ sehr wenige Arten dieser Familie bearbeitet worden sind. Wir kennen spezielle anatomische Untersuchungen über *Ptyodactylus fimbriatus* (TIEDEMANN, MECKEL), über *Platyedactylus guttatus* (MECKEL, DOLESCHALL, VAN BEMMELLEN), *Phyllodactylus europaeus* (WIEDERSHEIM), *Platyedactylus japonicus* (SANDERS); außerdem wird noch diese und jene Art in vergleichend-anatomischen Untersuchungen gestreift. Von diesen ist für meine Arbeit von Wichtigkeit die „Vergleichend-anatomische Beschreibung

des Kehlkopfes“ von HENLE, in welcher *Platyduct. fascicularis*, *Hemidact. triedrus* und *H. armatus* untersucht werden.

Die von mir auf den Stimmapparat untersuchten Exemplare von *Hemidactylus garnoti* DUM. et BIBR. stammen aus Bingin Telok (Sumatra) und sind mir von Dr. W. VOLZ †, der sie daselbst gesammelt hat, freundlichst zur Bearbeitung überlassen worden. Über sein Vorkommen und seine Lebensweise schreibt er in den Zoologischen Jahrbüchern (26):

„*H. garnoti* ist der weitaus häufigste Gecko dieser Gegenden; überall kommt er vor: in den Wäldern, bei gefallen Baumstämmen, und in den Häusern von Dörfern und Städten. Hier wird er durch Wegfangen von Insecten nützlich. Oft siedelt er sich selbst in den Prauen der Malayen und auf Dampfern an. Der Ton seiner ziemlich lauten Stimme ist in seinem malayischen Namen Tjik Tjak ausgedrückt“ usw.

Die außerordentliche Erscheinung einer eigentlichen Stimme bei Reptilien hat schon frühe einige Forscher veranlaßt, die Geckotiden, die wohl die lauteste Stimme besitzen, auf den stimmbildenden Apparat hin zu untersuchen. Wir sehen in ihren Arbeiten verschiedene Meinungen über die Hervorbringung der Stimme vertreten, je nach den, den verschiedenen Arten eignen und von andern Sauriern abweichenden Bildungen an Kehlkopf und Trachea.

Sehr frühe, im Jahre 1818, wies TIEDEMANN (1) auf eine dicht hinter dem Kehlkopfe gelegene Erweiterung der Luftröhre bei *Gecko (Ptyodactylus) fimbriatus* hin. Er bemerkt darüber, daß sie als Luftbehälter während des oft längern Aufenthaltes dieses Tieres im Wasser dienen möge. Einen Einfluß dieser erweiterten Stelle der Luftröhre auf die Hervorbringung der Stimme läßt er gelten, erwähnt das aber nur beiläufig, indem er auch bemerkt, daß bei allen Geckonen eine verhältnismäßig weite Trachea sich finde. — Im darauf folgenden Jahre hat MECKEL (2) die TIEDEMANN'sche Untersuchung einer Nachprüfung unterworfen und findet neben kleinern anatomischen Verschiedenheiten heraus, daß die bei dieser Art vorkommenden langen, schlauchförmigen Fortsätze am Ende des Lungensackes wohl für die Respiration im Wasser genügen mögen, da ja auch der Haut noch eine respiratorische Funktion zukomme. Die Erweiterung der Trachea, meint er, stehe ausschließlich zur Stimme in Beziehung, indem man ja auch Luftröhrenerweiterungen bei Vögeln treffe. Bei *Gecko (Platydactylus) guttatus* sei die ganze Trachea

erweitert und zwar so stark wie die erweiterte Stelle bei *Gecko* (*Ptyodactylus*) *fimbriatus*. — HENLE (4) gibt in seiner vergleichenden Anatomie des Kehlkopfes eine anatomische Beschreibung des Kehlkopfes einiger Geckotiden und bemerkt zum Schlusse, daß die Geckonen mit den Chamaeleoniden die vollkommensten Stimmbänder unter den Reptilien besitzen; doch erwähnt er nichts darüber, ob sie zur Erklärung dieser starken Stimme genügen. — Eine originelle Idee über den Stimmapparat bei *Platydictylus guttatus* vertritt C. L. DOLESCHALL (6) in einer 1855 erschienenen Arbeit, die ganz in Vergessenheit geraten zu sein scheint, da ich sie nirgends zitiert finde. Es seien wohl ein paar Stimmbänder vorhanden, schreibt er, doch sie genügen nicht zur Erklärung der außerordentlich starken Stimme. Er nimmt als Hilfsapparat in Anspruch eine Haut, die am Grunde der Mundhöhle liegen soll und welche durch einige, hauptsächlich an ihrem Rande gelegene Muskelchen gespannt werden kann. An der Spannung sollen auch teilhaben der Zungenbeinapparat mit den daran befestigten Muskelchen und ein dreieckiges Kalkplättchen, das zu beiden Seiten des Halses liegt. Die gespannte Haut kann vermöge ihrer Elastizität den Ton verstärken, indem sie als „Trommelfell“ wirkt, wie DOLESCHALL diesen Apparat wegen der funktionellen Ähnlichkeit mit dem Stimmapparat der Cicaden nennt. Nach seiner Zeichnung von den kleinen Spannungsmuskelchen kann ich durchaus keine Analogien bei *H. garnoti* finden; auch konnte ich nicht ins klare gelangen, was unter dem „Trommelflies“ verstanden sein kann. Der Beschreibung seiner Lage nach wäre es eine feine Haut, die oben von der Schleimhaut, unten von Muskelchen bedeckt ist. Bei *H. garnoti* finde ich unter der Schleimhaut außer Muskeln nur die Submucosa, die aber eine solche Bedeutung niemals haben kann. Vielleicht aber meint er, und ich halte es für wahrscheinlicher, einen Teil jener oberflächlichsten, oft hautfeinen Muskelschicht des Unterkiefers, deren ausschließlich muskulöse Struktur (vgl. Kap. III) einer makroskopischen Untersuchung entgangen sein mag. — DOLESCHALL'S Wahrnehmungen veranlaßten mich, auch meine Geckonen auf den Muskelapparat des Unterkiefers zu untersuchen. Ich kam dann zum Schlusse, daß D. im Prinzip der Sache wohl recht haben mag; allerdings grenzen manche seiner Befunde, so das Kalkplättchen [Endtasche des Aquäducts, vgl. WIEDERSHEIM (14)] an Fabel.

Wie es sich mit dem stimmbildenden Apparat bei *H. garnoti* verhält, werden wir im folgenden sehen. Zum Voraus will ich nur bemerken, daß ich bei dieser Art weder eine lokale Luftrohrenerweiterung, noch eine besonders weite Trachea, ja nicht einmal ein Paar Stimmbänder angetroffen habe.

1. Skelet des Zungenbeines, des Kehlkopfes und der Trachea.

a) Skelet des Zungenbeines.

(Fig. 1.)

Das unpaare Stück des Zungenbeinapparats, die Copula, ist mit seinem caudalen Teile fest mit dem Kehlkopf verwachsen, ein Verhalten, das von demjenigen bei andern Sauriern bedeutend abweicht und, wie wir sehen werden, von großer Bedeutung für die stimmbegabten Geckotiden ist. Die Verwachsung geschieht nicht allein durch Bindegewebe, sondern auch dadurch, daß der *M. compressor laryngis* ihn als alleinigen Ursprung benützt (Fig. 1 s); schon aus diesem Grunde ist der Zungenbeinapparat zum Kehlkopfgestüt zu rechnen¹⁾ (WIEDERSHEIM). Das *Os entoglossum* erstreckt sich etwa um $\frac{2}{3}$ seiner Länge über den Kehlkopf hinaus, dringt, indem es sich nach und nach etwas verjüngt, durch das Muskelgewebe des Unterkiefers vor und endet kurz vor der Stelle, wo die untere Zungenfläche sich vom Mundboden zu trennen beginnt. Da diese Trennung ziemlich weit hinten liegt, so ist der Zungenbeinkörper ziemlich kurz und gelangt gar nicht in die eigentliche Zunge hinein. Das *Os entoglossum* liegt vollständig frei in der umgebenden Substanz und läßt sich leicht aus ihr herausziehen. Eigentümlich ist seine Struktur: es besteht aus verkalktem Knorpel, und zwar ist die Verkalkung, wie auf Querschnitten zu erkennen ist, röhrenförmig. Bekleidet ist die Copula von einem starkhäutigen Überzug, der an ihrem Ende schwach kolbig verdickt ist. Der Überzug schwindet an der Stelle, wo der *M. sphincter* seinen Ursprung nimmt. — Der untere Teil der Copula verbreitert sich zu einer kurzen Zungenbeinplatte; diese teilt sich nach hinten in zwei kurze Schenkel, welche in einem Winkel von ca. 90° nach außen divergieren. Platte und Schenkel bestehen ebenfalls aus Kalkknorpel.

1) Nach HENLE (4) teilen unter den Sauriern noch *Amphisbaena*, unter den Cheloniern *Testudo* und *Chelonia* letzteres Verhalten.

Kurz vor dem Ende der Schenkel zweigt eine rein hyaline, flache und ziemlich breite Spange ab, die nach außen und vorn zum vordern Zungenbeinhorn zieht, jedoch über dieses hinaus einen Haken bildet, der am Vorderrande einen kleinen Flügel besitzen kann; letzterer ist manchmal kaum angedeutet. Das vordere Zungenbeinhorn ist ein ordentlich breites, aber flaches Gebilde, das nach hinten und außen verläuft, hinter dem Unterkiefer nach oben umbiegt und bis in die Schläfengegend hinaufreicht. Es besteht größtenteils aus rein hyalinem Knorpel und zeigt nur in seiner vordern Hälfte hier und da eine leichte Verkalkung an der Stelle, wo der *M. ceratohyoideus* (vgl. Kap. III) ansetzt. Das vordere Zungenbeinhorn samt der Knorpelbrücke, die es mit dem Zungenbeinkörper verbindet, ist fest mit der Mundschleimhaut verwachsen, in dem Maße, daß es gewöhnlich zerbricht, wenn man es davon ablösen will.

Das hintere Zungenbeinhorn setzt sich jederseits an die Schenkel der Zungenbeinplatte an, deren geradlinige Fortsetzung es bildet. Die Ansatzstelle ist kolbig verdickt, hierauf wird die Spange aber sehr fein. Sie verläuft konvergierend mit dem vordern Horn und biegt sich ebenfalls in die Schläfengegend hinauf. Der letzte Teil wird von einer gröbern, hyalinknorpeligen Endapophyse gebildet, während der übrige feine Teil einen typischen Röhrenknochen darstellt, wie das ja allgemein bei Reptilien der Fall ist. Dieses letzte Verhalten ist darum sehr zweckmäßig, weil an diesem knöchernen Teil sehr viele Muskeln entspringen und ansetzen. Es sind dies fünf verschiedene Muskelpaare, wovon der Zungenmuskel ein sehr bedeutend entwickelter ist.

Der Zungenbeinapparat weicht in seiner Form wesentlich von dem bei WIEDERSHEIM (14) (*Phyllodactylus*) abgebildeten ab, ebenfalls von denjenigen, welche HOFFMANN (18) nach CUVIER (*Gecko sp.*) und HENLE (4) (*Plat. fascicularis*) abbilden. Man trifft also unter den Geckotiden in dieser Beziehung zahlreiche Verschiedenheiten, und es wäre interessant, die Faktoren zu kennen, welche sie veranlassen.

b) Skelet des Kehlkopfes.

(Fig. 2, 3 u. 4.)

Die Formen des Kehlkopfes sind ziemlich kompliziert, indem verschiedene Fortsätze und Lücken im Cricoidknorpel auftreten, die zudem noch bei verschiedenen Individuen Schwankungen unterworfen sind. Dennoch läßt sich gut ein Normaltypus des Kehlkopfes feststellen. Untersucht wurden 7 Kehlköpfe.

Nach HENLE (4) entsteht der Kehlkopf aus zwei seitlichen Knorpelleisten, die auf der vordern und hintern Fläche des Luftweges einander Querfortsätze zusenden, welche getrennt bleiben oder sich auch zu Spangen und Ringen schließen können. Bei den verschiedenen Reptilien ist die Zahl der so entstehenden Ringe, die den Cricoidknorpel bilden, eine wechselnde. Sie schwankt zwischen 16 (*Crotalus*) und 2 (*Cephalopellis*, *Zonurus*, *Druco*, Geckonen). Die Ringe können unter sich wiederum durch ventrale und dorsale Longitudinalleisten verbunden sein; auf der dorsalen Seite ist dies jedoch häufiger der Fall. Diese kann endlich auch ganz solide werden, sodaß von Ringen sich nichts mehr erkennen läßt. — Die Sonderung der Aryknorpel ist mehr oder minder scharf.

Am Habitus des Cricoids von *Hem. garnoti* läßt sich die Entstehung aus zwei Seitenknorpeln und zwei diese verbindenden Spangen gut erkennen. Diese Art weist hierin ein sehr primitives Verhalten auf, das nicht von allen Geckonen geteilt wird. Die Seitenknorpel tragen die für die Geckotiden so charakteristischen äußern Fortsätze, die sich mit ihrem Ende hornartig nach vorn krümmen. Diese Fortsätze sind massiv und nicht hohl, wie es WIEDERSHEIM (14) von *Phyllodactylus* und *Platydactylus* erwähnt; auch kann ich in ihnen keine kalkige Imprägnation entdecken, wie überhaupt das gesamte Cricoid aus rein hyalinem, jedoch dickem Knorpel besteht. — Der obere Kehlkopfring ist nur ventral geschlossen; in einem Falle ließ sich auch eine Spur eines dorsalen Querfortsatzes erkennen. Der ventrale Teil trägt an seinem oralen Rande eine Spitze, welche einen mehr oder minder stumpfen Winkel bildet. Diese Spitze, die an eine Epiglottis erinnert, genetisch aber natürlich nichts damit zu tun hat, findet sich auch bei *Phyllodactylus*, während bei den übrigen bis jetzt untersuchten Geckotiden (*Plat. fascicularis*, *Hem. triedrus*, *H. armatus* bei HENLE und *Plat. mauritanicus* bei WIEDERSHEIM) an dieser Stelle eine seichte Einbuchtung zeigen. Die Hervorragung wurde von GÖPPERT (22) als *Processus anterior inferior* bezeichnet. — Der zweite Ring des Kehlkopfes ist ganz geschlossen. Er ist ventral vom ersten Ringe durch eine breite Lücke getrennt, in welche er oft einen schwachen Fortsatz vorsendet.¹⁾ Die Lücke hat weiter keine Bedeutung, da sie durch den hier anliegenden Zungenbeinkörper hart geschlossen

1) Nach HENLE soll ein longitudinaler Knorpelstreifen über die Mitte dieser Lücke verlaufen, welcher bewirkt, daß aus dem Querspalte zwei seitliche Lücken hervorgehen. Doch liegt hier offenbar ein Irrtum vor, da seine eignen Zeichnungen von Geckonenkehlköpfen die Erscheinung nicht zeigen.

wird. — Die hintere (dorsale) Kehlkopfwand ist gewöhnlich bei den Geckonen ganz solide (HENLE u. a. a. O.). Bei *H. garnoti* ist dies am allerwenigsten der Fall. Nicht nur schließt sich der erste Ring auf dieser Seite nicht ¹⁾, sondern auch der zweite, dorsal geschlossene Ring zeigt einige Schwächungen, wovon eine von vorn nach hinten verlaufende längliche Lücke in der Mittellinie konstant vorhanden ist. Sie liegt bald etwas weiter vorn, bald etwas weiter hinten und deutet darauf hin, daß der Ring aus der Verschmelzung zweier Querfortsätze entstanden ist. Letzteres zeigt auch besonders deutlich ein Querschnitt (Fig. 9), welcher auf der Mitte der Innenfläche des Ringes eine kleine Einbuchtung aufweist. Die Querfortsätze, welche von den Seitenknorpeln nach innen führen (wie auch diejenigen, welche den Ring ventral schließen), können sehr dünn sein, was ebenfalls eine Schwächung der dorsalen Wand bedeutet. Der mittlere Teil des Ringes ist verbreitert und trägt am oralen Rand einen stumpfwinkligen Fortsatz, den ich der Einfachheit halber *Processus anterior superior* nenne, obschon er nicht dem von GÖPPERT so bezeichneten analog ist, der dem 1. Kehlkopfring aufsitzt. — Die erwähnte Longitudinallücke ist da, wo sie den hintern Rand des Kehlkopfes verläßt, jederseits von zwei Knorpelstreifen begrenzt, die sich mit dem 1. Trachealring verbinden (s. Skelet der Trachea). Dies entspricht der Bemerkung HENLE'S, daß mit der Basis des Aryknorpels auch die die Kehlkopfringe verbindenden Leisten oft dorsal rücken.

Ein eigentümliches Verhalten in Lage und Form weisen die Arytaenoide auf.

Diese Knorpel wären nach HENLE Fortsätze der zuerst auftretenden primitiven Seitenleisten, die sich dann von letztern abschnüren können. Auch DUBOIS (16) vertritt noch dieselbe Ansicht. WILDER (19, 20) bemerkt über die Phylogenese der Arytaenoide, daß sie als Reste des fehlenden 5. Kiemenbogens (*Ossa pharyngalia* der Teleosteer) zu betrachten seien und also nichts mit dem Cricoidknorpel zu tun haben, der aus rein trachealen Elementen zusammengesetzt ist; die Arytaenoide seien selbständige Bildungen. Danach wäre der Fall, wo die Aryknorpel fest dem Cricoide aufsitzen, offenbar eine sekundäre Verwachsung. Ich muß gestehen, daß die Aryknorpel bei *H. garnoti* wirklich einen Eindruck der Selbständigkeit machen und dies besonders wegen ihrer funktionellen Bedeutung (vgl. Kap. IV).

1) In der Tatsache, daß dorsal nur der untere Ring verschmolzen ist, liegt ein Anklang an viele andere Saurier, bei denen in der Regel die vordere (ventrale) Kehlkopfwand höher ist als die hintere [LEYDIG (10)].

Die Abtrennung der ebenfalls rein hyalinen Aryknorpel von der Cartilago cricoidea ist bei den Geckonen sozusagen vollkommen, doch bleiben sie durch fibröses Bindegewebe noch in engem Zusammenhang mit letzterer. Ihre Basis liegt seitlich und dorsal am oralen Rand des Cricoids, an der Stelle, wo sich dieser zum 2. Kehlkopfring hinuntersenkt. Sie neigen sich nach hinten (Fig. 11) und innen, und überragen den ventralen Proc. ant. inf. um ein Weniges. Ersterer Umstand ist eine hier zum ersten Male beobachtete Eigentümlichkeit, der Wichtigkeit beizumessen ist (s. Kap. IV); HENLE fand bei seinen Geckonen, unter denen sich zwei *Hemidactylus* befinden, gerade das Umgekehrte, d. h. die Arytaenoide neigen sich dort nach vorn, d. i. ventral. Bei *Phyllodactylus* nehmen sie eine Mittelstellung ein und bleiben in der Horizontalebene. — Die Form der Aryknorpel ist diejenige eines schwach geknickten Kolbens, dessen dickes Ende hakenförmig nach der Kehlkopfföpfung zu umgebogen ist: sie ist übrigens einigen Schwankungen unterworfen, stimmt aber im wesentlichen mit der bei WIEDERSHEIM (*Phyllodactylus*) beschriebenen überein, dagegen weniger mit der bei HENLE's Geckonen. — Wenn wir nach HENLE die Aryknorpel als Processus der ursprünglichen Seitenleisten des Luftweges erklären, hätten wir also in diesem Geckonenkehlkopf — abgesehen von der Bildung des Cricoids, das auf tiefer Stufe stehen geblieben zu sein scheint — ein ziemlich fortgeschrittenes Verhalten, in dem sich die Abschnürung der Aryknorpel nicht nur vollzogen hat, sondern dieselben schon eine Wanderung gegen die Dorsalfläche angetreten haben. Dieser Widerspruch dürfte uns eher für die Ansicht WILDER's bestimmen. Jedoch muß man bedenken, daß das dorsale Nichtgeschlossensein des 1. Ringes sehr wohl eine sekundäre Erwerbung sein kann, da so eine sehr zweckmäßige Verlängerung der Kehltritte ermöglicht wird, die andern Reptilien, auch andern Geckotiden, nicht zukommt.

c) Skelet der Trachea.

(Fig. 2, 4, 5, 6, 7.)

Die Grenze zwischen Kehlkopf und Trachea ist oft nicht leicht zu ziehen. Man kann, ausgehend von der Analyse HENLE's, wonach der Kehlkopf bei Geckonen aus 2 Ringen bestehe, den 3. Ring als den 1. Trachealring bezeichnen. Bei *H. garnoti* ist dieser 1. Trachealring ausnahmslos noch mit dem Kehlkopfe in knorpeligem Zusammen-

hang, indem die beiden dorsalen Längsstreifen, welche die oben erwähnte Mittellücke begrenzen, auf ihm übergehen. Nicht selten ist auch der 2. bis 4. Trachealring dorsal im Zusammenhange, jedoch nur mit einem Streifen (vgl. Fig. 2 u. 4). Dieser allmähliche Übergang des Cricoids in die Trachea ist ein Hinweis auf die genetische Zusammengehörigkeit der beiden Apparate. Die erwähnte dorsale Lücke kann auch noch den 1. Ring vollständig teilen (Fig. 2), welcher Umstand im Widerspruch steht mit HENLE's Meinung, daß bei Geckonen der 1. Trachealring stets geschlossen sei. — Der 2. bis ca. 28. Ring ist stets geschlossen, die folgenden (ca. 14) Ringe zeigen dorsal eine sehr schmale Trennung (Fig. 6). Dann spaltet sich die Trachea in die Bronchen, welche auf ihrer vordern Fläche stets mannigfach verwachsene Skelettspangen tragen; hie und da greift eine Spange auch wohl auf die hintere Fläche über (Fig. 6 u. 7). — Wie HENLE schon bemerkt, finden sich bei den ersten Ringen unterhalb des Kehlkopfes oft Unregelmäßigkeiten, die sich in Verwachsungen und Spaltungen äußern. Die Verwachsungen finden sich bei *H. garnoti* vorwiegend in den Medianlinien, die Spaltungen vorwiegend auf den Seiten der Trachea. Dorsalmediane Verschmelzungen kommen seltner vor als ventralmediane, was dartut, daß eine Tendenz besteht, die Trachea ventral zu verstärken, weil sie dem Drucke von außen ausgesetzt ist. Diese Tendenz besteht naturgemäß besonders im ersten Drittel der Trachea. Ich fand denn auch eine Trachea, welche die Erscheinung in ganz abnormer Weise zeigte. Die 12 ersten Ringe erwiesen sich zu einer kontinuierlichen Platte verwachsen, welche in der Mitte sogar eine verkalkte Leiste trug, die sich bis zum 9. Ringe erstreckte (Fig. 5). Über die Häufigkeit dieser seltsamen Erscheinung kann ich keine Angabe machen, da sie unter 7 nur 1 Trachea zukam. Ventrale Verwachsungen von Trachealringen können auch kurz vor der Spaltung in die Bronchen auftreten, doch sind es hier nie mehr als 3 Ringe (Fig. 7). — Die Trachealringe sind in der Regel überall gleichdick, meist auch gleichbreit; ihre Abstände voneinander sind wenig verschieden im Gegensatz zu *Ptyodact. fimbriatus*; selten weisen sie eine leichte kalkige Imprägnation auf.

Die Trachea trägt also keine Erweiterung, wie sie TIEDEMANN (1) und MECKEL (2) bei *Ptyodact. fimbriatus* beobachteten und als Hilfsapparat zur Stimmbildung erklärten; auch ist das Lumen im Verhältnis zur Länge nicht besonders weit, wie es von *Platydictylus*-Arten bekannt ist (die Verhältnisse sind ungefähr dieselben wie

bei *Lacerta*). Als Besonderheit der Trachea kann man ihre starke Wandung bezeichnen.

II. Muskulatur und Bindegewebeile des Kehlkopfes.

Die Muskulatur des Kehlkopfes weicht wenig ab von derjenigen der andern Saurier. Auch hier haben wir zwei Paare von Muskeln, von denen das eine die Kehlritze schließt, das andere sie erweitert. Von speziellem Verhalten sind die Ansatzstellen.

Der *M. compressor laryngis* (Sphincter lar.) entspringt hier wie bei allen Geckotiden vom lateralen und ventralen Rand des mit dem Cricoid fest verbundenen Zungenbeinkörpers. Die Ursprungsstelle erstreckt sich bis etwas über den Kehlkopf hinaus (Fig. 5). Seine Fasern ziehen zur dorsalen Fläche des Cricoids schräg nach hinten und oben; sie bedecken jederseits dessen oral-ventralen Rand und die Flanken der Acytaenoide und setzen sich dorsal am hintern Ringe des Cricoids an, da wo dieser den Proc. ant. superior bildet (Fig. 12). Die Ansatzstellen befinden sich zu beiden Seiten der Medianlinie, direkt hinter dem Ende der Kehlspalte; oft geht die Ansatzlinie etwas über den Proc. ant. superior hinaus. In einem Falle, wo der 2. Kehlkopfring abnorm weit hinten lag (Fig. 8) und die Kehlritze deshalb verlängert war, befanden sich die Ansatzstellen zu beiden Seiten der letztern; infolgedessen waren die Ränder der Ritze hier verwachsen. Mit der Wandung des Kehlkopfes steht der Muskel nicht in direkter Verbindung, sondern diese wird durch ein kurzes Ligament (Fig. 4 u. 9 *lig*) vermittelt, das eine submuköse Bildung zu sein scheint. Dieses erstreckt sich im vordern Teil des Ansatzes über den Proc. ant. sup. hinweg, von der Mundschleimhaut, zu der das Lumen des Kehlkopfes auskleidenden Schleimhaut; im hintern Teile des Ansatzes führt sie bandähnlich von einem Ende des Compressors zum andern, welcher dadurch die Bedeutung eines eigentlichen Sphincters erlangt (Fig. 9). — Der Muskel ist in verschiedene Bündel geteilt, wovon ein inneres mit dicht liegenden Fasern deutlich absticht gegen die äußern mit lockerern Fasern. Das innere Bündel geht steiler nach oben (Fig. 10 *s*₁) als die äußern (*s*₂); daß es aber gar schief nach vorn zieht, sodaß eine Kreuzung zustande kommt, wie es HENLE bei *Hem. triedrus* fand, trifft hier nicht zu. Es ist dies wohl eine Parallelerscheinung mit der Neigung des Arytaenoids nach der dorsalen Seite, statt wie bei

andern Geckonen nach der ventralen. — Ein eigentümlicher Umstand besteht darin, daß einige wenige der innersten Fasern an der Basis der Aryknorpel sich befestigen. Dies ist nicht etwa eine Anomalie, sondern bei jedem Kehlkopfe auf Querschnitten zu erkennen. Die Bedeutung dieser Tatsache ist schwer zu erklären; auf alle Fälle kann es aber nicht eine große sein, denn der Ansatz ist viel zu schwach.

Der *M. dilatator laryngis* verlegt seinen Ursprung bei den Geckotiden auf die beiderseitigen Seitenfortsätze des Cricoids, die eigens zu diesem Zwecke gebildet zu sein scheinen. Seine Fasern setzen sich bis an die äußerste Spitze dieses Gebildes an, welche sie von der Dorsalseite her halbmondförmig umgreifen (Fig. 9 *d*). Der Muskel ist an seiner Basis ziemlich dick, verbreitert sich aber bald zu einer Muskelplatte, welche aus der anfänglichen Sagittalebene in die Horizontalebene übergeht, indem sie nach der Dorsalwand des Kehlkopfes zieht (Fig. 8). Die vordern Fasern, zugleich die meisten, setzen sich am Kopfe der Arytaenoide an und zwar auf dessen äußerster, dorsaler Fläche (Fig. 11 *d*) und nicht, wie zu erwarten wäre und wie es bei andern Reptilien der Fall ist, auf dem oralsten Punkte des Knorpels. Die hintern Fasern strahlen in die Submucosa der Schleimhaut, die die Kehlritze begrenzt, aus; letzterer Umstand ist auch von andern Sauriern bekannt. So umgibt der Dilatator schalenartig einen Teil der dorsalen Partie des Compressors und des Cricoids (Fig. 8). Sehr undeutlich läßt sich eine Teilung des Muskels in 2 Partien verfolgen, welche aber offenbar keine Bedeutung hat. — Die Wirkung des *M. dilatator laryngis* ist bei *H. garnoti* eine kombinierte: 1. erweitert er mit seinen vordern und hintern Fasern die Kehlritze, indem er Arytaenoid und Kehlkopfrand nach außen zieht. 2. bewirkt er mittels seiner vordern Fasern, seiner stärksten Partie, die an der äußern Seite des Aryknorpels ansetzen, eine Drehung desselben. Ich hatte das Glück, einen Kehlkopf zu finden, der sich in diesem Zustande befand (Fig. 4); bei diesem waren die sonst nach innen schauenden Haken der Aryknorpel nicht nur nach der dorsalen Seite gedreht, sondern sogar noch etwas nach außen gezogen. Was dieser Zustand für einen weitern Einfluß hat, werden wir nach Besprechung der Beschaffenheit der Kehlritzenränder sehen.

Von den Bindegewebsteilen des Kehlkopfes kommt besonders in Betracht die Schleimhaut und ihre Submucosa, die eine eigentümliche Entwicklung zeigt.

HENLE unterscheidet bei den Reptilien 3 Arten von zwischen Zungenwurzel und Kehlkopf liegenden Schleimhautligamenten, die als „Plicae“ die Kehlspaltenränder bilden helfen. Die Unterschiede gründen sich auf die Art des Ursprungs: 1. Die Ränder des Kehlkopfes weichen sogleich hinter der Zunge auseinander (Schlangen, *Lucerta*, Geckonen u. a.); bei *Plat. fascicularis* gibt er zu, eine dünne Querfalte vor dem Kehlkopfeingang gefunden zu haben. 2. Eine kurze Längsfalte zieht von der Zungenwurzel wie ein Frenulum zum Kehlkopfe, wo sie sich in die Ränder spaltet. 3. Die Schleimhaut bildet vor dem Kehlkopfe eine Querfalte, die häutig bleibt oder einen Knorpel enthalten kann (viele Schlangen, *Iguana*, *Draco* u. a.).

H. garnoti weist sehr viel Ähnlichkeit mit der ersten Kategorie auf, jedoch sind mehrere kurze, bogenförmige Querfalten (vgl. Fig. 10—13 u. 17) vor dem Kehlkopfe entwickelt, die aber nie die Bedeutung einer häutigen Epiglottis (3. Kategorie) erlangen können, dennoch aber eine Art Wall vor dem Kehlkopfeingang bilden. — Der Kehlkopf stellt einen gut abgegrenzten Vorsprung in die Mundhöhle dar (Fig. 17). Über ihn zieht die Schleimhaut hinweg und tritt durch die Spalte in sein Inneres. Sobald die Schleimhaut ins Innere des Kehlkopfes getreten ist, wird sie bedeutend feiner und dünner. Sie kleidet das Lumen des Kehlkopfes und der Trachea aus. In letzterer wird sie noch feiner und zeigt nur Verdickungen in den Lücken zwischen den Trachealringen, wie sie es auch in den Lücken des Kehlkopfes zeigt. Nirgends zeigt sich eine Spur von Stimmbändern, die bei den Geckonen gewöhnlich in der Gegend der Basis der Arytaenoide liegen.

Das Lumen des Kehlkopfes zeigt einige Eigentümlichkeiten. Der Übergang von der engen Kehlspalte zur Höhlung des Kehlkopfes vollzieht sich sozusagen plötzlich, sodaß ein scharfwinkliger Absatz zustande kommt (Fig. 8 l). Eine weitere Eigentümlichkeit besteht darin, daß an der dorsalen Wand zu beiden Seiten des Proc. ant. sup. 2 Einbuchtungen sich befinden (Fig. 12 x), welche diesen Teil beträchtlich schwächen; auf ihre Bedeutung werde ich später zurückkommen.

Der Submucosa kommt, wie schon erwähnt, eine besondere Bedeutung zu. Wir sehen sie im vordern Teil als feines Häutchen den Zungenbeinkörper umgeben und zu beiden Seiten zwischen die Muskulatur eindringen, besonders umgibt sie die beiden Stränge des Zungenmuskels; in diesen feinen Ausläufern erscheinen auch die Knorpel der Zungenbeinhörner. Wir sehen sie dann auf den M. sphincter übergehen, welchen sie oben und unten bekleidet und

sogar seine Bündel voneinander trennt; auch den *M. dilatator* bedeckt sie. Im fernern umgibt sie ventral und dorsal Kehlkopf und Trachea, sodaß man sagen kann, der gesamte Zungenbeinapparat, der Kehlkopf mit seiner Muskulatur und die Trachea seien in der Submucosa der Mundschleimhaut eingebettet. Als skeletogene Schicht scheint sie schon erkannt worden zu sein (WILDER, DUBOIS).

Damit man das Folgende richtig verstehe, bin ich gezwungen, kurz anzuführen, was HENLE über den *Aditus laryngis* bei den beschuppten Reptilien sagt: Der *Aditus lar.* ist bei den meisten Reptilien, auch bei den Geckonen, von den hintern (dorsalen) Rändern der Aryknorpel begrenzt, indem deren vordere (ventrale) Ränder sich an den *Proc. ant. inf.* („*proc. epiglotticus*“) anlegen und, wo er fehlt, von dem *Compressor laryngis* verbunden werden. Bei Sauriern mit ordentlichem Kehldedeckel lösen sich die Spitzen der *Arytaenoide* vom *Proc. ant. inf.*, und die Schleimhaut tritt dazwischen als *Ligamentum aryepiglotticum*. Je weiter dieser Zwischenraum wäre, desto länger wären diese Ligamente, die nun aber, wo dies der Fall ist (Crocodile und Chelonier) vom Zungenbein ausgehen, weil der *Proc. ant. inf.* hier gänzlich reduziert ist. Es sind infolgedessen *Ligamenta aryhyoidea*, welche hier einen Teil der Kehlkopfspalte bilden (so auch bei Mammaliern). Der größere Teil der Kehlkopfränder hingegen wird noch von den hintern (dorsalen) Rändern der Gießbeckenknorpel gebildet (*Plicae arytaenoideae*).

In der Gegend vor dem Kehlkopfe und in den Kehlkopfspaltenrändern sehen wir bei *H. garnoti* die Submucosa eine mächtige Entwicklung annehmen. Unter der erwähnten bogenförmigen Falte schwillt sie an, indem sie zugleich von zahlreichen Blutcapillaren durchsetzt wird (Fig. 10—13 *cp*). Auf diese Weise bildet sie einen Wall vor der Kehlkopfoffnung. Vor dem *Aditus laryngis* angekommen, teilt sie sich in 2 Stränge, die sich vom Walle nach den Köpfen der Aryknorpel ziehen, wo sie sich befestigen, dann sich zum dorsalen Teile des 2. Kehlkopfringes senken, wo sie sich zu beiden Seiten des *Proc. ant. sup.* ansetzen. Die Kehlkopfspalte wird somit begrenzt von den *Ligamenta aryhyoidea* (Fig. 11a—h) und von *Ligamenta arycricoidea* (Fig. 12 a—c), während das *Arytaenoid*, vermöge seiner eigentümlichen Lage, sich nur an einer sehr kurzen Strecke der Spaltgrenze beteiligt. Wir treffen also hier bei *H. garnoti* Verhältnisse, die an diejenigen bei Crocodilen und Cheloniern erinnern.

Für den Zweck dieser ziemlich dicken wulstigen Lippen ist bezeichnend ihre histologische Differenzierung: sie enthalten zahl-

reiche, dichtliegende elastische Fasern. Die mächtig entwickelten Ligamenta aryhyoidea bestehen ausschließlich aus solchen. Ihre Ansatzstelle befindet sich auf der obersten Fläche des Arytaenoidkopfes. Von eben dieser Stelle gehen die etwas weniger dicht liegenden elastischen Fasern der Ligamenta arycrioidea aus. Diese ziehen zu der oben erwähnten geschwächten Stelle, die seitlich des Process. ant. sup. liegt. In diesem Engpasse verdichten sie sich beträchtlich und füllen ihn vollständig aus.

III. Die Muskulatur des Unterkiefers und der Situs der Mundhöhle.

Indem der Zungenbeinkörper am Kehlkopfe befestigt ist und auch dem Sphincter laryngis als Ursprung dient, ist es klar, daß die gesamte am Zungenbeinapparate befestigte Muskulatur an Bedeutung gewinnt, und dies ist der Grund, warum ich die Muskulatur des Mundbodens in meine Untersuchung einbeziehe. Auch finde ich in dieser Hinsicht bei meinem Exemplar verschiedene erwähnenswerte Abweichungen von den bisher untersuchten Arten.

Zieht man vom Unterkiefer die Haut weg, so gewahrt man oberflächlich eine sehr feine, hautdünne Muskelschicht, deren Fasern sich deutlich in verschiedene paarige Muskeln sondern. Diese Muskeln erweisen sich beim Abpräparieren als voneinander schwer trennbar, da ihre in verschiedenen Richtungen laufenden Fasern sich durchkreuzen oder wenigstens durch feines Bindegewebe zusammen gehalten werden; oft ist schwer zu unterscheiden, ob das eine oder das andere der Fall ist. Sämtliche Muskulatur ist querstreift.

M. mylohyoides (Fig. 14 *mh*). Als breitester fällt ein flacher Muskel ins Auge, dessen vordere Fasern quer über den Unterkiefer verlaufen, dessen hintere Fasern aber divergieren und schräg nach innen und hinten ziehen, um sich ziemlich weit hinten in einer am Zungenbeinkörper ansetzenden Raphe zu treffen. In der Gegend des Kehlkopfes schwindet diese, und die Fasern inserieren direkt am Zungenbein. Es ist dies der *M. mylohyoides* [STANNIUS (5), HOFFMANN (18)] = hyomandibular [SANDERS (8 u. 12)]. Allerdings sind unter diesen Namen bei diesen Autoren 2 Muskelpaare verstanden, die sich auch bei *H. garnoti* vorfinden, von denen ich

aber nur das vordere Paar mit diesem Namen bezeichnen möchte. Die vordern Fasern dieses Paares laufen, wie schon bemerkt, quer über den Unterkiefer, indem sie den Deckknochen der Mandibel entspringen und in der Mitte aponeurotisch ineinander übergehen (mh_1). Die hintern Fasern entspringen der Mandibel in 5 deutlich getrennten Bündeln, durch deren Zwischenräume der *M. ceratomanibularis* (*cmc*) seine Fasern sendet; dann laufen sie divergierend nach innen, sich mittels Bindegewebe am ganzen Zungenbeinkörper ansetzend, soweit derselbe nicht in der tiefen Muskulatur verschwindet (mh_2). HOFFMANN (18) erwähnt in seiner Beschreibung nicht, daß dieser Muskel sich an den Zungenbeinkörper ansetzen kann. Dieses Verhalten scheint hier neu zu sein, denn auch MIVART (7, 9) und SANDERS (8, 11, 12)¹⁾ erwähnen nichts davon.

Platysma myoides (Fig. 14 *pm*). Dieser Muskel wurde häufig mit obigem zusammengenommen; ich halte aber dafür, daß er als eigener Muskel bezeichnet werden darf. Seine Fasern ziehen vom hintern Drittel des Zungenbeinkörpers, an welchem sie ihren Ansatz bis eine Strecke unter den *M. mylohyoideus* ausdehnen und von ihm bedeckt werden, schwach divergierend nach außen und hinten; die hintersten Fasern laufen dem hintern Zungenbeinhorn parallel. Sie erreichen ihren Ursprung z. T. im Angularteil der Mandibel, z. T. in der Nackenfascie, wobei sie, nebenbei bemerkt, auch eng verbunden sind mit dem Fettmantel des Aquäducs, an den sich ja alle Muskulatur, die ihn streift, festheftet. — Diesen Muskel möchte ich als *Platysma myoides* bezeichnen, da er außerordentlich dünn ist und mit dem *M. mylohyoideus* wahrscheinlich nichts anderes gemein hat als die Entstehung aus der gleichen Schicht. In seiner Wirkung ist er ja gewissermaßen ein Antagonist des letztern. Warum HOFFMANN und SANDERS (*Platyedactylus*) ihn mit demselben Namen wie den oben beschriebenen bezeichnen, ist mir nicht klar. (Übrigens sei hier bemerkt, daß SANDERS bei *Liolepis* den Muskel *Platysma myoides* nennt und bemerkt, daß er dem hyomandibular bei Gecko vollkommen entspreche; bei *Plat. japonicus* habe er aus Versehen den Namen „hyomandibular“ angewandt, indem er es übersehen habe, daß dieser Name bei Fischen einen Knochen bedeute.) MIVART (9) hat bei *Chamaeleo parsonii* die beiden

1) SANDERS erwähnt bei *Phrynosoma* ausdrücklich, daß er diesen Muskel nicht „mylohyoideus“ nennen wolle, da er sich nicht ans Hyoid ansetze.

Muskeln, die dort ganz dieselbe Lage einnehmen wie bei *H. garnoti* (s. seine Abbildung), als mylohyoideus anterior und posterior unterschieden, welcher Bezeichnung ich mich aber nicht anschlieÙe, da sich die beiden Muskeln teilweise bedecken. Bei *Iguana* unterscheidet er den hintern ebenfalls als Platysma myoides vom vordern mylohyoideus. Warum dann HOFFMANN (18) bei den Chamäleoncn diese Trennung in 2 Muskeln gelten läÙt und bei kionocranen Sauriern nicht, ist nicht einzusehen.

M. ceratomandibularis externus (Fig. 15 *cm*). Unter dem Platysma durch zieht ein außerordentlich dünner Muskel. Er entspringt von den hintern Zungenbeinhörnern, soweit sie sich noch nicht auf die Kopfseiten umgebogen haben, und zieht mit parallelen Fasern nach vorn und außen; seine Insertion nimmt er an den hintern $\frac{2}{3}$ des Os dentale, wobei seine innern Fasern sich mit den 5 Bündeln des *M. mylohyoideus* kreuzen (Fig. 14). Dieser Muskel deckt sich mit SANDERS' (*Platydaetylus*) „mylohyoideus“; bei HOFFMANN heißt er *M. ceratomandibularis*. Doch muß ich zum Unterschied der dortigen Diagnose bemerken, daß bei *H. garnoti* sein Ursprung den Zungenbeinkörper nicht mehr erreicht.¹⁾

M. ceratomandibularis internus (Fig. 15 *cm*). Dieser Muskel ist wahrscheinlich als Abspaltung des vorigen zu betrachten. Er entspringt ziemlich dick von der Gabel der Copula, zieht mit parallelen Fasern median nach vorn zur Symphyse des Unterkiefers. Um den Kehlkopf beschreibt er beiderseits einen kurzen Bogen, so 2 Wülste bildend, zwischen die der Kehlkopf sich bettet. Ungefähr auf der Mitte seines Verlaufes verwandelt er sich plötzlich in ein einschichtiges, feines Muskelchen, ohne aber von seiner Breite zu verlieren. — Diesen Muskel finde ich bei keinem der Autoren erwähnt; es ist möglich, daß sie ihm, wenn er vorhanden, mit dem *M. genioglossus* (Fig. 16 *gg*) zusammenfallen lieÙen, von welchem er sich

1) HOFFMANN bringt auf tab. 97 eine Abbildung nach J. G. FISCHER, den Unterkiefer von *Heloderma horridum* darstellend. Hier ist der Muskel als *M. geniogyoideus* bezeichnet, ein von STANNIUS (5) bei Urodelen und Batrachiern angewandter Name für diesen Muskel. STANNIUS macht darauf aufmerksam, daß er nichts anderes als die Fortsetzung der geraden Bauchmuskeln vorstelle. Das gilt auch für Reptilien noch, was die erwähnte Abbildung J. G. FISCHER's trefflich beweist. Deshalb halte ich auch die von SANDERS bei *Plat. japonicus* gewählte Bezeichnung dieses Muskels als *M. mylohyoideus* für sehr unglücklich, denn dieser gehört sonst stets einer Quermuskulatur an.

aber bei *H. garnoti* schon durch seinen Ursprung deutlich unterscheidet, dann auch durch den Umstand, daß er enge mit der oberflächlichen Muskelschicht verbunden ist und sich sehr schwer von ihr abtrennen läßt, während dies vom *M. genioglossus* sehr leicht der Fall ist.

Diese 4 ebenbeschriebenen, vom Zungenbeinkörper und hintern Zungenbeinhorn ausgehenden und an der Peripherie der Mandibel ansetzenden Muskelpaare bilden eine fest verwachsene Schicht und bleiben beim Abtrennen eng verbunden, liegen aber frei über den tiefer liegenden Muskeln.

M. genioglossus (Fig. 16 *gg*). Dieser Muskel entspringt vom vordern Ende der hintern Zungenbeinhörner bis nahe der Stelle, wo diese sich nach den Kopfseiten umbiegen. Seine oberflächlichen Fasern ziehen nach vorn und innen und befestigen sich rechts und links der Unterkiefersymphyse. Die tiefern Fasern steigen in die Zunge an der Stelle, wo der Muskel eine leichte Ausbuchtung zeigt. In der Zunge teilt sich jeder Muskelstrang in 2, später in 4 Stränge, sodaß an der Zungenspitze der *M. genioglossus* 8 getrennte Stränge aufweist. Von der oberflächlichen Schicht gehen einige Fasern, nachdem sie den Kehlkopf passiert haben, schräg nach innen, wo sie sich gegenseitig in einer medianen Raphe treffen. Dieser Teil repräsentiert den *M. hyoglossus* [HOFFMANN, SANDERS (*Phrynosoma*)]. Meine Befunde decken sich vollkommen mit der Beschreibung, die SANDERS bei *Plat. japonicus* gegeben hat, und somit haben wir hier bei Geckotiden ein Verhalten, das zwischen demjenigen von *Liolepis* (nur ein einfaches *M. genioglossus* vorhanden) und demjenigen von *Phrynosoma* (2 deutlich getrennte *MM. genioglossi* und *hypoglossi* vorhanden) die Mitte hält; dies ist von Interesse, da alle 3 Formen zu den Crassilinguiern gehören. Leider erwähnt MIVART die Zungenmuskeln bei *Iguana* nicht. — Eigentümlich ist, daß diese innern Fasern des *M. geniogyoglossus*, während sie nach innen biegen, genau die Kontur des Kehlkopfes wiederholen, welcher aber für gewöhnlich etwas weiter hinten liegt (vgl. Fig. 16). Es scheint so, als ob der Kehlkopf oft vorgezogen würde, ein Verhalten, welches sowohl für die Stimmgebung als auch für den Schluckakt von Bedeutung sein dürfte.

Die hintern Halsmuskeln sind überdeckt von einer feinen Aponeurose (Fig. 14 *ap*) mit Transversalfasern. Sie entspringt links und rechts dem Fettmantel, welcher den Aquaeductus umgibt und

oft weit gegen die Mittellinie vorrückt. Vorn ist sie begrenzt von den hintern Zungenbeinhörnern, hinten von den Mm. sternocleidomastoidei (SANDERS bei *Plat.*) (*scm*). Diese Aponeurose finde ich von keinem Autor erwähnt. Nach ihrer Entfernung und derjenigen eines Teiles der Mm. sternocleidomastoidei stößt man auf den

M. omohyoideus (Fig. 15 *oh*). Dieser Muskel entspringt am Vorderrande der Clavicula bis ziemlich weit gegen die Scapula hinauf. Er sondert sich bald in 2 Partien, die jedoch bei verschiedenen Exemplaren in den Verhältnissen Schwankungen unterworfen sind. Der äußere, dickere Teil zieht nach vorn innen, zieht z. T. unter dem Aquädukt hindurch und setzt sich am Hinterrand der Copula an. Die zweite Partie bleibt sehr dünn, verbreitert sich aber nach und nach und setzt sich an den vordern Teil des hintern Zungenbeinhornes der andern Seite, sodaß eine Kreuzung (Fig. 15 *x*) der zweiten Partien dieses Muskels stattfindet. — Der *M. omohyoideus* scheint mir am meisten Verwandtschaft zu haben mit dem von SANDERS bei *Plat. japonicus* so benannten, obschon dort keine Kreuzung stattfindet. — Ein *M. episternohyoideus sublimis* (Ursprung: vorderste Clavicula und Interclavicula, Fasern konvergierend) ist nicht vorhanden, was auch bei *Plat. japonicus* der Fall ist. Doch muß ich hier bemerken, daß ich bei einem Exemplar von *H. garnoti* die Ursprungsstelle soweit gegen das Episternum vorgerückt fand, indem zugleich die Kreuzung der Fasern äußerst schwer zu erkennen war, sodaß die Bezeichnung des Muskels als *episternohyoideus sublimis* zum mindesten in Frage gezogen werden konnte.

M. episternohyoideus (Fig. 16 *eh*). Er entspringt vom vordern Rande des Episternums und zieht bogenförmig nach vorn und außen, wobei seine innern Fasern mit ihrem hintersten Teile die Trachea bedecken. Der Muskel inseriert an der dorsalen Fläche des ersten Drittels der hintern Zungenbeinhörner. In seinem Anfangsteile ist er dicker als an der Insertionsstelle. Der Muskel deckt sich mit dem sternohyoideus bei *Plat. japonicus*; er ist homolog dem sternohyoideus profundus bei *Liolepsis* und *Phrynosoma* und nicht zu verwechseln mit dem sternohyoideus bei *Liolepsis* (= sternohyoideus sublimis), was HOFFMANN getan hat.

M. ceratohyoideus, ein schon von STANNIUS (5) so bezeichneter Muskel. Er ist schmal, aber ziemlich dick und entspringt nahe dem distalen Ende des hintern Zungenbeinhornes an dessen knorpeliger Apophyse. Seine Fasern ziehen nach vorn unten und setzen sich

am hintern Teile der vordern Hälfte des vordern Zungenbeinhornes fest. Es ist dasselbe Verhältnis wie bei *Plat. japonicus*, aber dadurch verschieden von *Liolepsis* und *Phrynosoma*, daß keine Fasern weiterziehen, um sich an die Mandibel anzusetzen. MIVART erwähnt den Muskel bei *Iguana* nicht, doch kommt er bei *Chamaeleo* vor, wo er aber seinen Ansatzpunkt am vordern Zungenbeinhorne beinahe bis zur Copula hinunter verschiebt.

Der Situs der Mundhöhle (Fig. 17) muß aus physiologischen Gründen berücksichtigt werden. Ihre Modellierung läßt in ihr einen Apparat zur Verstärkung und Modulation der Stimme vermuten.

Der Kehlkopf liegt in einer Höhlung, die unten vom Basalteile des Zungenbeinkörpers und von den oben beschriebenen *Mm. ceratomanibulares interni* und seitlich durch die Gabel der *Mm. geniohyoglossi* begrenzt wird, von welcher letzterer er ziemlich eng umschlossen oder auch durch einen kleinen, vorn liegenden Zwischenraum getrennt wird. Bedeckt ist der Kehlkopf sowie die Trachea von der mit diesen Organen fest verbundenen Schleimhaut des Mundes. Vor der Kehlkopfföffnung bildet sie einige schwache, bogenförmige Falten, die auch bei *Plat. fascicularis* von HENLE beobachtet worden sind. — Für das Dach der Mundhöhle fällt auf, daß die Schädelbasis gerade über dem Kehlkopfe ein weites, hartes Gewölbe bildet (*h*). Der hintere Teil des Gewölbes weicht beidseitig zurück und bildet weite Trommelhöhlen, auf deren Grund man die hyaline Columella erkennen kann. Im vordern Teil wird die Wölbung durch 2 bogenförmige, schräg gestellte Leisten (*l*) begrenzt, welche eine schmale Rinne zwischen sich offen lassen. Diese Rinne öffnet sich wieder trichterförmig ungefähr an der Stelle, wo die beiden Gaumenfalten ihre größte Breite erreicht haben.

Im vordersten Teil der folgenden länglichen Höhlung, die jederseits von den Gaumenfalten begrenzt wird, liegt ein eigentümliches Polster (*Po*), dessen Form ziemlich genau der pigmentierten, konkaven Partie der Zunge (*z*) entspricht und bei geschlossenem Munde eng auf dieselbe zu liegen kommt. Die Ränder der Gaumenfalten legen sich dabei an die Ränder der Zunge, und so kommt ein gut geschlossener Schlauch zustande von der Nasenöffnung bis zum Kehlkopfe. Das Polster, das sehr große Schleimzellen enthält, wird von den *Vomeres* getragen. LEYDIG (10) nennt es „Zäpfchen der Schleimhaut“ und Träger zahlreicher „becherförmiger Or-

gane“ = Organe eines 6. Sinnes. Die Vomeres, die zusammen ein pilzförmiges Gebilde darstellen, bedecken in ihrem vordersten Teile die JACOBSON'schen Organe, deren Öffnungen im vordersten Teile der tiefen Rinnen liegen (*d*), welche jederseits des Polsters verlaufen und Vomeres und Maxillaria unterhöhlen. Etwas hinter der Öffnung des JACOBSON'schen Organes beginnt die Choanenspalte, welche ihrer ganzen Länge nach vom Gaumenfortsatz des Maxillare überragt und geschützt wird; sie endet kurz vor dessen größter Breite in einer kreisförmigen Öffnung (*ch*). Die beiden Gaumenfalten an sich sind als Anbahnung der Verhältnisse bei Crocodilen von Interesse, wo dieselben zusammenstoßen und den sog. „harten Gaumen“ bilden. Der spätere lange Choanengang ist ja nicht anders aufzufassen als ein Schlitz (wie hier noch vorhanden), der bei Crocodilen durch die Verwachsung der Maxillaria, Palatina und Pterygoidea zur Röhre geschlossen wird.

IV. Mechanisches.

Der Apparat zur Hervorbringung der Stimme. Schon in der Einleitung habe ich bemerkt, daß bei *H. garnoti* weder eine lokale Luftröhrenerweiterung wie bei *Ptyodact. fimbriatus* noch eine besonders weite Trachea wie bei *Plat. guttatus*, noch überhaupt Stimmbänder vorkommen, wie sie von allen Autoren den Geckotiden zugeschrieben werden. Die Verhältnisse bei *H. garnoti* scheinen durchaus neu zu sein, und es ist gewiß merkwürdig, daß die 2 *Hemidactylus*-Arten (*H. armatus* und *H. triedrus*), die von HENLE genau auf den Kehlkopf hin untersucht wurden, keine Andeutung dieser speziellen Verhältnisse aufweisen.

Mit der Tatsache, daß *H. garnoti* zum Unterschiede von andern Geckotiden keine Stimmenbänder besitzt, gehen anatomische Eigentümlichkeiten Hand in Hand. Vorerst die Überneigung der Arytaenoidköpfe nach der dorsalen Seite, wodurch die Ligamenta arytaenoidea zu mächtiger Entwicklung gelangen. Durch eben diese Stellung der Arytaenoide verliert ihr dorsaler Rand seinen Anteil an der Kehlspaltenbildung, indem die Schleimhaut, welche die beiden Knorpel zuvor als reine Plicae arytaenoideae bedeckt hat, sich zu Ligamenta arytaenoidea entwickelt, welche die Kehlritze weiter führen. Die Kehlritze ist bei *H. garnoti* abnorm lang, welcher Umstand hauptsächlich dadurch veranlaßt wird, daß der 1. Kehlkopfring dorsal nicht entwickelt ist und das Ligamentum arytaenoideum sich so bis auf den 2. Kehlkopfring fortsetzen kann.

Führt schon die Bildung der den Ursprung des Dilatators tragenden Seitenfortsätze des Cricoids, die für die stimmbegabten

(Geckonen charakteristisch ist ¹⁾), darauf, daß die Stimmstärke von der Möglichkeit einer starken Erweiterung der Kehlritze abhängig ist, so müssen die speziellen Einrichtungen zu noch besserer Erweiterung frappieren. Diese Einrichtungen bestehen darin, daß der M. dilatator nicht am oralen Rande der Aryknorpel ansetzt, sondern am Dorsalrande ihres Kopfes, wodurch bei Kontraktion des Muskels eine Drehung der Knorpel ermöglicht wird; der in der Ruhestellung nach innen schauende Haken, an dem die beiden Ligamente sich ansetzen, dreht sich in diesem Falle nach oben und sogar noch etwas nach außen. Durch ihn wird der Radius der Welle bedeutend vergrößert, und eine relativ geringe Drehung veranlaßt schon eine beträchtliche Spannung in den betreffenden Ligamenten, indem wir nicht vergessen dürfen, daß die Arytaenoide, abgesehen von ihrer Drehung, auch noch nach außen gezogen werden. Die Kehlspaltenränder sind also spannbar und können voneinander entfernt und durch den M. compressor einander wieder genähert werden. — Die Ligamente ihrerseits sind höchst zweckentsprechend eingerichtet. Durch ihre Elastizität, die durch ihre histologische Struktur bedingt ist, stellen sie einerseits ein vortreffliches Objekt für Schwingungen dar, andererseits können sie sich beim Anspannen beträchtlich verlängern und drehen bei Nachlassen des M. dilatators die Arytaenoide wieder in ihre Ruhelage zurück; der M. compressor laryngis vervollständigt den Schluß der Kehlritze und preßt ihre Ränder fest aufeinander. Beim Spannen der Ligamente wird das kürzere Lig. arytaenoideum stark zur Seite gezogen; damit dies unbehindert geschehen kann, ist seine Ansatzstelle am Cricoid sehr zweckmäßig verschmälert (Fig. 12 x). — Um die dicken und gespannten Ligamente in gehörige Schwingung zu bringen, bedarf es einer starken Luftströmung; daß diese vorhanden ist, darauf deutet die sehr große Zahl geschlossener Ringe ($\frac{2}{3}$ aller Ringe) und die Anwesenheit eines Skelets der Bronchen: auch sind die vorkommenden Trennungen der hintern Trachealringe sehr schmal.

Vergleichen wir die Stimmen der Saurier, so fällt uns auf, daß die meisten der wenigen, welche das Vermögen haben, mit dem Munde Geräusche zu erzeugen, nur ein Zischen oder Fauchen hervorbringen, ein Laut, der nach BREHM u. A. gar nicht als Kehllaut bezeichnet werden kann, sondern durch den Rachen erzeugt wird.

1) Sie kommt unter den Reptilien nur noch *Hatteria* in schwacher Form zu.

Eine Kehlstimme kommt nur den Chamaeleoniden und den Geckotiden zu, 2 Familien, welche sich gerade durch den Besitz von gut entwickelten Stimmbändern auszeichnen. (Bei andern hat man zwar auch solche gefunden, so bei *Lacerta*, doch bemerkt HENLE, daß sie durchaus unbrauchbar erscheinen und daß der kurze Ton, den sie gelegentlich hören läßt, eher aus den Kehlrändern zu erklären sei.) Ein Chamäleon, das recht ansehnliche Stimmbänder besitzt, kann nur knurren (WIEDERSHELM). Die Geckonen haben die lautesten Stimmen und besitzen die besten Stimmbänder; ein *Hemidactylus* (*H. triedrus*) besitzt sogar die vollkommensten. Hier aber bei *H. garnoti* ist keine Andeutung von solchen vorhanden. Wie es nun zustande gekommen sein mag, daß hier die beschriebenen anatomischen Eigentümlichkeiten auftraten und die Kehlritzenränder in den Stimmapparat ein-, die Stimmbänder aber ausgeschaltet wurden, ist eine offene Frage. Jedenfalls aber ist die starke Stimme auch bei Mangel jeglicher Stimmbänder gut zu erklären, da diese speziellen anatomischen und histologischen Verhalten für sie völligen Ersatz bieten, wenn sie nicht noch als vorteilhafter zu betrachten sind.

Der Apparat zur Verstärkung und Modulation der Stimme. Auch dem in der Einleitung zitierten Forscher C. A. DOLESCHALL hat es geschienen, als ob mit der Anwesenheit eines guten, jedoch kleinen Stimmapparats die Kraft und Fülle der Geckonenstimme noch nicht erklärt sei. Als Hilfsapparat nehme auch ich den Mundboden in Anspruch, nur finde ich statt einer elastischen Haut nur lauter quergestreifte Muskulatur.

Die Ansätze der Mandibelmuskeln konzentrieren sich fast ausschließlich auf die Kehlkopfgegend, sodaß diese gewissermaßen im Zentrum ihrer Wirkungen steht. Das Zungenbein, das diese Ansätze trägt, ist fest mit dem Kehlkopfe verbunden. Ähnlich wie DOLESCHALL mit seinem „Trommelvlies“, glaube ich, daß der Muskelapparat des Mundbodens dazu da ist, diesem gelegentlich eine straffere Konsistenz zu geben, sodaß er nicht jeder Erschütterung des Kehlkopfes folgt und dadurch die Schwingungen, die ihn ja mitbewegen müßten, verlangsamt, sondern im Gegenteil sie elastisch zurückwirft und dadurch ausgleicht und erleichtert; er mag sie auch vermindern (durch schwächere Spannung) oder vermehren (durch stärkere Spannung). Ich wage zwar nicht bestimmt zu entscheiden, wodurch 2 verschiedene Laute zustande kommen; diese Frage dürfte

am ehesten bei Beobachtung eines lebenden Tieres Aufschluß finden. Das Vor- und Rückziehen des Kehlkopfes oder die Art des Öffnens des Mundes kann unter Umständen auch einen Einfluß darauf haben. Auf ersteres deutet das lose sitzende Os entoglossum, das Auftreten des hier neuen *M. ceratomandibularis internus* und der Ansatz der hintern Fasern des *M. mylohyoideus* am Zungenbeinkörper, ebenso die innere Kontur des *M. geniohyoglossus*. — Zur Stärke der Stimme trägt jedenfalls die auffallend geräumige Mundhöhle bei, die ein hartes Dach besitzt, welches jede Dämpfung der Schwingungen ausschließt.

Literaturverzeichnis.

1. TIEDEMANN, F., Über einen beim gefranzten Gecko entdeckten Luftbehälter, in: Deutsch. Arch. Physiol. MECKEL, Vol. 4, 1818, p. 549.
2. MECKEL, J. FR., Über das Respirationssystem bei den Reptilien, *ibid.*, Vol. 4, 1818, p. 60.
3. —, Beiträge zur Geschichte des Respirationssystems der Amphibien, *ibid.*, Vol. 5, 1819, p. 213.
4. HENLE, J., Vergleichend-anatomische Beschreibung des Kehlkopfs, Leipzig 1839.
5. STANNIUS, Handbuch der Anatomie der Wirbelthiere, Vol. 2, Zootomie der Amphibien, 1854.
6. DOLESCHALL, C. L., Over het stemorgan van *Platydaetylus guttatus*, in: Nat. Tijdschr. Nederl. Indie 1855.
7. MIVART, ST. G., Notes on the myology of *Iguana tuberculata*, in: Proc. zool. Soc. London 1867, p. 766.
8. SANDERS, A., Notes on the myology of *Platydaetylus japonicus*, *ibid.*, 1870, p. 413.
9. MIVART, ST. G., On the myology of *Chamaeleo Parsonii*, *ibid.*, 1870, p. 850.
10. LEYDIG, F., Die in Deutschland lebenden Arten der Saurier, Tübingen 1872.
11. SANDERS, A., Notes on the myology of *Liolepis belli*, in: Proc. zool. Soc. London 1872, p. 154.
12. —, Notes on the myology of *Phrynosoma coronatum*, *ibid.*, 1874, p. 71.

13. SCHREIBER, E., *Herpetologia Europaea*, Braunschweig 1875.
14. WIEDERSHEIM, R., *Zur Anatomie und Physiologie des Phyllodactylus europaeus*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 1, 1876.
15. —, *Das Respirationssystem der Chamaeleoniden*, in: *Ber. naturf. Ges.*, Freiburg 1886.
16. DUBOIS, E., *Zur Morphologie des Larynx*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 1, 1886.
17. VAN BEMMELEN, J. F., *Beiträge zur Kenntnis der Halsgegend bei Reptilien*, I anatom. Teil, in: *Bijdr. Dierkunde*, Amsterdam, Afl. 16, 1888.
18. HOFFMANN, C. K., *Reptilien*, in: BRONN, *Klass. Ord. Thierreich*, 1890.
19. WILDER, H. H., *Studies in the phylogenesis of the larynx*, in: *Anat. Anz.*, Vol. 7, 1892.
20. —, *The Amphibian larynx*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 9, Anat., 1896.
21. GÖPPERT, E., *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien*, I. Teil, *Amphibien*, in: *Morphol. Jahrb.*, Vol. 26, 1898, p. 282—329.
22. —, *Der Kehlkopf der Amphibien und Reptilien*, II. Teil, *Reptilien*, *ibid.*, Vol. 28, 1899, p. 1—27.
23. MAURER, F., *Schilddrüse, Thymus und andere Schlundspaltenderivate bei der Eidechse*, *ibid.*, Vol. 27, 1899.
24. ZANG, R., *Die Stimme der deutschen Lacerten*, in: *Zool. Anz.*, Vol. 26, 1903, p. 421—422.
25. GEGENBAUR, C., *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere*.
26. VOLZ, W., *Lacertilia von Palembang*, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 19, *Syst.*, 1903.
27. WIEDERSHEIM, R., *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere*, Jena 1906.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel 25.

- Fig. 1. Zungenbeinapparat. *s* Ursprung des M. sphincter.
- Fig. 2. Skelet des Kehlkopfes von hinten.
- Fig. 3. Skelet des Kehlkopfes von vorn.
- Fig. 4. Skelet des Kehlkopfes von hinten mit aufgedrehten Arytaenoiden.
a Arytaenoid. *c* Cricoid. *I* erster, *II* zweier Kehlkopfring.
pai Processus anterior inferior. *pas* Processus ant. sup. *1*, *2*,
3 etc. erster, zweiter etc. Trachealring.
- Fig. 5. Kehlkopf von vorn mit Muskeln und anormaler Trachea.
s M. sphincter. *d* M. dilatator.
- Fig. 6. Unterer Teil der Trachea mit Bronchen von hinten.
- Fig. 7. Unterer Teil der Trachea mit Bronchen von vorn.
- Fig. 8. Kehlkopf von hinten mit Muskeln und anormalem Ansatz des Sphincters.
l Kontur des Lumens.
- Fig. 9. Schnitt durch den 2. Kehlkopfring (vorderster Teil) und Seitenfortsätze.
xb Zungenbeinkörper. *lig* Ligament des Sphincters. *sch* Schleimhaut des Mundes. *m* Submucosa.
- Fig. 10—13. Serie von Sagittalschnitten durch den Kehlkopf.
*s*₁ innerer Teil des Sphincters. *s*₂ äußerer Teil. *cp* Submucosa mit Capillaren. *lig a—h* Ligamentum aryhyoideum. *lig a—e* Lig. aryericoideum. *r* verschälerte Stelle in der Kehlkopfwand. *ff* Querfalten der Schleimhaut.
- Fig. 14—16. Muskeln des Unterkiefers.
*mh*₁, *mh*₂ M. mylohyoideus. *pm* Platysma myoides. *cme*, *cmi* M. ceratomandibularis externus und internus. *sm* M. submentalialis, der die Ringmuskulatur der Zunge bildet. *ap* Aponenrose.

ac Aquaeductus. *sem* M. sternocleidomastoideus. *p* M. pectoralis.
am Adductores mandibulae. *oh* M. omohyoideus. *x* seine Kreuzung.
ch M. episternohyoideus. *gg* M. genioglossus. *gg*₁ seine innern
 Fasern.

Fig. 17. Situs der Mundhöhle, Adductoren durchschnitten.

i Öffnung des JACOBSON'schen Organes. *Vo* Polster über dem
 Vomer. *Ma* Gaumenfalten. *ch* die darunterliegende Öffnung der
 Choanenspalte. *l* Leiste. *h* Höhlung über dem Kehlkopfe. *b*
 Schädelbasis. *z* pigmentierte Partie der Zunge.

*Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.*

Zur Anatomie und Histologie von *Ixodes reduvius*.

Von

Erik Nordenskiöld in Helsingfors.

Mit Tafel 26–28 und 2 Abbildungen im Text.

Die vorliegende Abhandlung¹⁾ beabsichtigt in keiner Hinsicht eine vollständige Monographie des Untersuchungsobjekts darzubieten. Ein solches Unternehmen würde nicht nur die Veröffentlichung der schon vom Verfasser gemachten Beobachtungen auf sehr lange Zeit hinausschieben, sondern auch insofern unnütze Arbeit bedeuten, als der Untersuchungsgegenstand schon in mehrfacher Hinsicht so vollständig bearbeitet worden ist, daß wenig Neues hinzuzufügen übrig sein würde. Es sollen also im Folgenden nur die Ergebnisse der Untersuchungen über einige Organe, die ich mit Hilfe verschiedener histologischer Methoden vorgenommen habe, in einigen aufeinander folgenden Mitteilungen dargestellt werden. Die Mehrzahl meiner Untersuchungen wurden im histologischen Laboratorium des Carolinischen Instituts zu Stockholm ausgeführt, und ich will hier dem Präfekten desselben, Herrn Prof. E. HOLMGREN, nicht nur für Hilfe in Rat und Tat bei dieser Arbeit, sondern auch für das allgemeine histologische Wissen, das ich unter seiner Leitung erworben habe, meinen herzlichsten Dank sagen. Auch Herrn Prof. E. KORSCHULT in Marburg, in dessen Institut ich im Jahre 1904 gearbeitet habe,

1) Die Ergebnisse meiner Untersuchungen sind in vorläufiger Form im Zoologischen Anzeiger veröffentlicht worden (Vol. 28, No. 13 und Vol. 30, No. 5).

danke ich hiermit aufs ehrerbietigste für die Anregungen, die ich daselbst erhalten habe.

Historisches.

Im PAGENSTECHER'S unten erwähntem Werke findet sich eine Übersicht der Arbeiten und Angaben über die Zecken, die, mit den Schriftstellern des Altertums beginnend, eine Geschichte des menschlichen Wissens von diesen Tieren gibt, die kaum oder nur in unbedeutenden Zügen zu ergänzen ist. Eine Übersicht der ältern Zeckenliteratur wäre somit nur eine Wiederholung der PAGENSTECHER'schen Angaben und ist um so weniger nötig, als die ältern Autoren sich beinahe ausschließlich mit den äußern Eigenschaften und Zuständen des Tieres beschäftigen, während dieser Aufsatz ihren innern Bau behandeln soll. Die Kenntnis der Anatomie von *Ixodes* geht zeitlich nicht weit zurück: die ersten Anfänge machte DUGÉS vor etwa 70 Jahren; einige Jahre später wurde das Wissen vom innern Bau der Zecken durch SIEBOLD'S Untersuchungen wesentlich erweitert. Im Jahre 1855 machte LEYDIG¹⁾ einige wertvolle histologische Beobachtungen auf diesem Gebiete. Eine vollständige morphologische und anatomische Monographie von *Ixodes redurivius* veröffentlichte PAGENSTECHER²⁾ im Jahre 1861. eine Arbeit, die noch heute das Hauptwerk über *Ixodes* bildet und deren Angaben in vieler Hinsicht bis jetzt keine Änderung erfahren haben. Besonders die Morphologie des Chitinskelets und die topographische Anatomie der Weichteile sind vollständig; dagegen bilden die histologischen Angaben kaum einen Fortschritt gegenüber den LEYDIG'schen, und auf diesem Gebiete hat P. mehrfache Irrtümer begangen. Seit ihm haben nur wenige Forscher sich mit der Anatomie von *Ixodes* beschäftigt, und deren Arbeiten enthalten meistens nur Darstellungen gewisser anatomischer Einzelheiten. Unter diesen sind vor allen Dingen zu erwähnen die Mitteilungen von den Italienern BATELLI und BERLESE. Der Erstgenannte³⁾ gibt in seiner vorläufigen Mitteilung eine Darstellung der Verdauungsorgane und des Respirationssystems nebst einigen Bemerkungen über die Sinnesorgane. Besonders zur Kenntnis der Histologie des Verdauungs-

1) LEYDIG, Zum feineren Bau der Arthropoden, in: Arch. Anat. Physiol., 1855.

2) PAGENSTECHER, Beiträge zur Anatomie der Milben, Heft 2, Leipzig 1861.

3) BATELLI, Note sugli Ixodini, in: Bull. Soc. entomol. Italiana, 1891.

apparats hat er einige wertvolle Beiträge geliefert; doch enthält seine Mitteilung auch mehrere Irrtümer. BERLESE ¹⁾ stützt in seinen vergleichenden Studien zur Anatomie und Physiologie der Verdauungsorgane bei den Milben seine Darstellung in bezug auf *Ixodes* hauptsächlich auf die Angaben BATELLI'S. In betreff des Verdauungsprozesses und der dabei sich abspielenden Veränderungen des Digestionsorgans liefert er dagegen mehrere interessante Einzelbeobachtungen, von denen freilich einige der Bestätigung bedürfen und andere kaum zu bestätigen sind.

Inzwischen sind jedoch die Zecken von einem ganz andern Gesichtspunkte aus bearbeitet worden, nämlich vom biologischen. Unter den ältern biologischen Beobachtungen sind, außer denen PAGENSTECHEER'S, vor allen Dingen die BERTKAU'S ²⁾ zu erwähnen. In späterer Zeit sind die biologischen Verhältnisse der Zecken besonders im Zusammenhang mit der vermuteten Übertragung der Hämoglobinurie unter den Rindern durch diese Schmarotzer studiert worden. Diese Übertragung ist ja in betreff des amerikanischen Texasfiebers bewiesen und hinsichtlich der oben erwähnten nahe verwandten Krankheit in Europa wenigstens höchst wahrscheinlich. Die in diesem Zusammenhang gemachten Untersuchungen über die Zecken sind jedoch zumeist in zoologischer Hinsicht wenig interessant; wertvolle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von *Ixodes* liefern jedoch die Herren KOSSEL, WEBER, SCHUTZ und MIESSNER in ihrer Mitteilung über die Hämoglobinurie der Rinder in Deutschland ³⁾, wo eine sehr vollständige, auf eigne Beobachtungen gestützte Darstellung der Metamorphose von *Ixodes* gegeben wird. Auch über die chitinenen Skeletteile des Tieres sind einige wertvolle Angaben in diesem Werke zu finden. — Sonst beschränken sich die tierärztlichen Mitteilungen gewöhnlich auf die Nennung der fraglichen Zeckenspecies nebst einigen Angaben über ihr Vorkommen am betreffenden Orte und auf den Rindern. Noch kümmerlicher sind bis in die letzte Zeit die Notizen über die zahlreichen exotischen Zeckenformen gewesen: sie sind höchstens systematisch bearbeitet und nur in betreff ihrer äußern Merkmale beschrieben worden. Erst die allerletzten Jahre haben in dieser Hinsicht einige Beiträge geliefert.

1) BERLESE, La digestione negli Acari, in: Riv. Patologia vegetale, Vol. 5, 1897.

2) BERTKAU, Aus der Lebensgeschichte unserer Zecke, in: SB. nieder-rhein. Ges. Bonn, 1880.

3) In: Arb. Gesundheitsamt Berlin, Vol. 20.

W. E. ALLEN¹⁾ hat die Anatomie von der amerikanischen Rinderzecke studiert und gibt eine zwar etwas schematische, aber in anatomischer Hinsicht aufklärende Monographie davon. Von Interesse sind besonders seine Beobachtungen über die Sinnesorgane des Untersuchungsobjekts. Sonst enthalten seine Untersuchungen nur wenig cytologische Einzelheiten. Noch ausschließlicher anatomisch sind die Studien von S. R. CHRISTOPHERS²⁾ über verschiedene indische Zecken; ihr größtes Interesse verdanken sie der Berücksichtigung der Zecken als Krankheitsüberträger und dem in dieser Hinsicht gemachten Vergleiche mit den Stechmücken.

Technisches.

Das histologische Studium der Zecken bietet deswegen große Schwierigkeiten dar, weil die Dicke und Zähigkeit der Körperbedeckung das Eindringen der erforderlichen Reagentien ebenso sehr erschwert wie das Schneiden auf dem Mikrotom. Die Tiere sind immer in toto fixiert worden, da vorausgehendes Zerschneiden oder Zerzupfen zum Zweck der Isolierung einzelner Organe immer schwere Störungen der Zellstrukturen hervorruft. Das Eindringen der Fixierungsflüssigkeiten habe ich durch Einschnitte in die Körperhaut zu erleichtern versucht, zuweilen auch die Flüssigkeiten mit der PRAVAZ'schen Spritze in die Körperhöhle injiziert. Sublimatgemische habe ich als Fixierungsflüssigkeiten vermieden, da solche das Chitin noch brüchiger machen. Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich CARNOY'S Alkohol-Chloroform-Eisessig, FLEMMING'S Chrom-Osmium-Essigsäure, KOPFCH'S Kaliumbichromat-Formol sowie Alcohol absolutus benutzt. Die Objekte sind in Paraffin eingebettet worden, nur für einzelne Übersichtsschnitte sind Celloidineinbettungen vorgenommen worden. Die Schnitte sind mit einem SCHANZE'schen Mikrotom angefertigt worden: Messer mit dickem Rücken, welche so wenig wie möglich federn, sind beim Schneiden unbedingt nötig. Rücksicht auf das Verhältnis zwischen Zimmertemperatur und Schmelzpunkt des Paraffins sowie in sehr schwierigen Fällen Bestreichen der Schnittfläche jedesmal vor dem Schneiden mit einer Lösung von

1) Internal morphology of american Cattle Tick, in: Studies from the zoological Laboratory Nebr. U. S. A., 1905.

2) CHRISTOPHERS, The anatomy and histology of ticks, in: Sc. Mem. by Officers of the medical and sanitary Departments of the Government of India (New Series), No. 23.

Mastix in Alkohol haben das Schneiden ermöglicht. Als Färbungen sind HEIDENHAIN'S Eisenalaun-Hämatoxylin mit Nachfärbung in Säurefuchsin-Orange G oder Pikrofuchsin sowie auch Anilinfärbung wie Tiazinrot-R-Toluidin, Toluidin-Erythrosin, Safranin-Gentianaviolett sowie Thionin benutzt worden. Von Spezialfärbungen habe ich vor allen Dingen GOLGI'S Chromsilbermethode zu Untersuchungen über Muskulatur, Tracheensystem und Cuticula benutzt. Auch mit EHRLICH'S intravitaler Methylenblaufärbung habe ich einige Erfolge gehabt.

Verdauungsorgane und Verdauungsdrüsen.

Der morphologische Bau des Verdauungssystems bei *Ixodes reduvius* ist von PAGENSTECHEr mit großer Genauigkeit beschrieben und abgebildet worden. Die gegliederten chitinigen Mundwerkzeuge beschreibt er in erschöpfender Weise, ebenso die Form des Verdauungsapparats. Er schildert die glockenförmige, als Saugapparat wirkende Mundhöhle und den von dieser ausgehenden Ösophagus mit seiner Epithelauskleidung, ferner den Magensack, den er mit farblosen Epithelzellen ausgekleidet gefunden hat, und die von diesen ausstrahlenden Blindsäcke, 6 an der Zahl, die einen großen Teil des Körpers einnehmen und von denen je 2 nach vorn, seitlich und hinten gerichtet sind. Die Wände der Blindsäcke stellt er als kontraktile, obwohl ohne sichtbare Muskulatur, dar; ihre Wände findet er von großen Epithelzellen gebildet, die er Leberzellen nennt und als von einem gelblichen bis bräunlichen, fettigen Inhalt gefüllt darstellt. Den an den Magen sich anschließenden Endteil des Verdauungskanalns nennt er Cloake und findet da eine große Menge von Harnconcrementen. In die Mundhöhle münden nach ihm die 2 Ausführungsgänge eines DrüSENSYSTEMS ein, die er Speichel- oder Giftdrüsen nennt und die er als traubenartig an dem vielfach verzweigten Ausführungsgange befestigt schildert. Er beobachtet den feinkörnigen Inhalt der Drüsenalveolen, macht aber keine Angaben über seine Funktion. Auch einige Einzelheiten in betreff des histologischen Baues und der physiologischen Funktion der verschiedenen Abschnitte des Verdauungskanalns sind in seiner Arbeit zu finden. — Weit bedeutender in histologischer und physiologischer Hinsicht sind jedoch die Beobachtungen über den Digestionsapparat der Zecken, welche von BATELLI und BERLESE veröffentlicht worden sind. BATELLI hat in dieser Hinsicht nicht nur das alte Untersuchungsobjekt *Ixodes reduvius*, sondern auch einige andere Glieder der Zeckenfamilie ver-

schiedener Art und Gattung studiert, bei denen er jedoch keine nennenswerten Unterschiede gegenüber den Verhältnissen bei *Ixodes redurius* gefunden hat. Über den Prozeß des Blutsaugens macht er bemerkenswerte Beobachtungen, ebenso über die Rolle der Speicheldrüsen. Der Magen und seine Blindsäcke bestehen nach ihm aus einer selbständigen, cellulären Membrana propria und einer darauf ruhenden Lage von Epithelzellen zweierlei Art: erstens einfachen kubischen, zweitens großen unregelmäßig geformten, ins Darmlumen hineinragenden Zellen. Die letztgenannten sondern nach ihm ein Digestionsferment ab, degenerieren dadurch selbst und zerfallen, ähnlich wie es von den Talgdrüsen angegeben worden ist, und werden später durch heranwachsende kubische Zellen ersetzt. Über den Verdauungsvorgang teilt er sonst noch einige Tatsachen mit: besonders hat er das im Magen aufgenommene Blut studiert und findet, daß die schon von PAGENSTECHER beobachteten Krystalle aus Oxyhämoglobin bestehen. BERLESE folgt in seiner Darstellung des Digestionsprozesses der Milben in betreff der Zecken im großen ganzen BATELLI; in physiologischer Hinsicht hat er jedoch einige Beobachtungen hinzuzufügen. Nach ihm ist der Verdauungsvorgang bei diesen Milbenformen nicht mehr behandelt worden.

Mundhöhle und Ösophagus. Die Mundhöhle, deren Form PAGENSTECHER richtig darstellt, ist von einer einfachen Epithelschicht ausgekleidet, deren sehr dicke Cuticula eine geeignete Insertionsstelle für die recht komplizierte und ebenfalls schon von PAGENSTECHER geschilderte Muskulatur darbietet, deren Bewegungen das Saugen hervorbringen. In histologischer Hinsicht komplizierter gebaut sind die Wände des Ösophagus. Sie sind innen von einer flachen Epithellage ausgekleidet und erscheinen gewöhnlich gefaltet. Das Epithel ist von einer sehr dünnen Cuticula bedeckt. Nach außen von diesem Epithel beobachtet man eine dünne, aus sehr feinen, quergestreiften Elementen bestehende Muskelschicht, die, von einer äußern Längs- und einer innern Ringlage gebildet, dem Epithel anliegt und deren Kontraktionen natürlich die Saugbewegungen des Mundes unterstützen. Die Einmündungsstelle des Ösophagus in den Magen oder, der Kürze halber, die Cardia ist durch einen auffallenden Bau ausgezeichnet: der Ösophagus schiebt sich fernrohrartig in den Magen hinein, und sein Epithel geht in das entsprechend umgestülpte Magenepithel schroff über, indem seine flachen Zellen sich unmittelbar an die cylindrischen Magenellen anschließen. Eine besondere Verstärkung der Muskulatur, wie sie bei einigen andern

Milbenformen rings um die Einmündung der Speiseröhre in den Magen existieren soll, ist hier nicht zu finden.

Der Magen oder, um einen in der Arthropodenanatomie herkömmlichen Ausdruck zu benutzen, der Lebermagen, ist in bezug auf seine Form von frühern Autoren hinlänglich beschrieben worden. Auch sein histologischer Bau ist besonders von BATELLI in vieler Hinsicht beleuchtet worden. Die von mir gemachten Beobachtungen unterscheiden sich jedoch in mehreren wichtigen Einzelheiten wesentlich von denjenigen meiner Vorgänger, und ich will darum eine zusammenhängende Darstellung meiner Befunde geben und zugleich einige Bemerkungen gegenüber den frühern Schilderungen der entsprechenden Verhältnisse vorlegen.

Den wichtigsten Teil des Magens bildet das Epithel, dessen Zellen je nach dem physiologischen Zustand des Tieres beträchtlich variieren. Sie ruhen auf einer dünnen, homogenen und kernlosen Membrana propria, die von ihnen selbst ausgeschieden zu sein scheint und nicht, wie PAGENSTECHEK und BATELLI¹⁾ behaupten, ein selbständiges kernführendes Gewebe darstellt. An der Außenseite der Magenwand befindet sich ein reich entwickeltes Geflecht von querstreiften Muskeln, welche den Magen und dessen Blindsäcke netzartig umspinnen. Es läßt sich ohne Schwierigkeit ein System von Längs- und Ringmuskeln unterscheiden, von denen die letztern bei weitem dichter angeordnet und kräftiger entwickelt sind. PAGENSTECHEK leugnet das Vorkommen einer Darmmuskulatur bei *Ixodes*, obwohl er die Kontraktionen der Darmwände beobachtet hat; ihm folgen in dieser Hinsicht BATELLI und BERLESE. Das Muskelsystem ist jedoch an Schnitten sehr leicht zu beobachten und seine Gegenwart bei einem so mächtig entwickelten Organ wie diesem schon a priori zu erwarten. Es scheint wenigstens wahrscheinlich, daß die ältern Autoren es zwar beobachtet, aber es als das von ihnen geschilderte Stratum proprium des Magenepithels gedeutet haben.

Die Epithelgewebe des Magens bieten dem Forscher keine leichte Aufgabe. Die großen Veränderungen, welche seine Elemente während den verschiedenen Ernährungszuständen des Tieres durchlaufen, sind sehr schwer zu verfolgen; auch findet man unter den Verfassern, welche den Gegenstand behandelt haben, keine Übereinstimmung.

1) BATELLI, l. c. „La tunica propria, priva realmente di muscoli, è formata da uno straterello anisto al quale si sovrappongono esternamente dei piccoli nuclei allongati.“

Die von mir gemachten Beobachtungen unterscheiden sich ebenfalls wesentlich von denjenigen meiner Vorgänger.

Als generelle Vorbemerkung muß die beträchtliche Differenz an Größe zwischen den Zellen des Epithels hervorgehoben werden. Die gewaltige Ausdehnung der Darmwand durch das Saugen wird durch riesenhaften Größenzuwachs seiner einzelnen Elemente ermöglicht. Eine Vermehrung ihrer Anzahl findet dagegen sicher nicht statt. Dieselbe Beobachtung läßt sich übrigens bei allen andern Organen der Zecke machen, ein Umstand, welcher die ungemeine Größe der einzelnen Zellen der vollgesogenen Zecke erklärt, was sie wiederum als besonders geeignetes Objekt für cytologische Studien erscheinen läßt.

Betrachten wir also zuerst das Darmepithel eines jungen, noch nicht blutgefüllten Zeckenweibchens. Auf der Membrana propria ruht hier eine Schicht einfach cylindrischer Epithelzellen, zwar von etwas variierender Größe, aber im großen ganzen eine gleichmäßige Zellschicht darstellend. Je mehr der Magen sich mit Blut füllt, um so mehr vergrößern sich auch die Epithelzellen. Diese Entwicklung ist aber keine gleichmäßige, sondern einzelne Zellen vergrößern sich mehr als die umgebenden, was dem Epithel ein unregelmäßiges Aussehen verleiht (Fig. 10). Jene Zellen, die ich in meiner vorläufigen Mitteilung unzuweckmäßigerweise Darmseudopodien benannt habe, werden am zweckmäßigsten Verdauungszellen genannt. Diese Verdauungszellen, die übrigens ihre Homologa unter den meisten andern Milbenformen haben, spielen bei der Digestion die bedeutendste Rolle und verdienen daher eine besonders eingehende Betrachtung. Ihre Form ist außerordentlich wechselnd und um so mehr, je größer sie sind, d. h. je stärker mit Blut gefüllt der Darm ist. Sie besitzen ein ungewöhnliches Formenveränderungsvermögen; sie senden Pseudopodien oder amöboide Fortsätze aus, sind zuweilen der Magenwand flach angedrückt, zuweilen dagegen keulenförmig angeschwollen und nur mit einem dünnen Stiel an der Wand befestigt (Fig. 1). Besonders wo das Blut krystallisiert ist — davon weiter unten —, zeigen die Verdauungszellen ihren Formenwechsel und die Beweglichkeit ihrer Fortsätze: diese umfassen die Krystalle und dringen in ihre Spalten ein. Die Struktur der Zellkörper wechselt nach den funktionellen Zuständen. Sie zeigen jedoch immer ein sehr feinkörniges Protoplasma, das gewöhnlich von allerlei sekundären Produkten — Körnchen und Tropfenbildungen, wovon weiter unten, — fast verdrängt und auf ein feines Netzwerk reduziert worden ist und fast nur rings um den Kern als eine Schicht von größerer Gleichförmigkeit hervor-

tritt. Der Kern selbst hat eine nur wenig wechselnde, länglichrunde Form und einen gleichmäßig körnigen Inhalt, wie er ja auch an den entsprechenden Kernen anderer Arthropoden oft beobachtet worden ist. Sein Chromatin ist mehr oder weniger stark acidophil, und gegen dasselbe treten die Nucleolen, meist von geringer Größe und großer Anzahl, durch ihre basische Färbung stark hervor. Eine Auswanderung der Chromatinelemente des Kernes, wie sie an intensiv tätigen Zellen mehrfach in verschiedenen Teilen des Tierreiches beobachtet worden ist, läßt sich auch an diesen Kernen ab und zu annehmen; wenigstens sieht man zuweilen die Chromatinelemente an der Membran des Kernes dicht angehäuft, und diese, die auch sonst immer dünn ist, erscheint dann geradezu aufgelöst (Fig. 3). Die Lage des Kernes ist wechselnd; zuweilen ist er gegen die Membrana propria gerichtet, was besonders bei Zellen mit großen Ausläufern hervortritt, zuweilen und besonders bei Zellen ohne oder mit kleinen Ausläufern, mehr der innern Fläche der Zelle genähert.

Die Basalmembran des Magenepithels ist niemals ganz flach, sondern im Gegenteil immer sehr reich an Falten und Einbuchtungen. Diese werden natürlich in bedeutendem Grade von den verschiedenartigen Kontraktionszuständen der Magenwand beeinflusst. Durch diese Muskelkontraktionen wird natürlich das Eindringen der Verdauungszellen und ihrer Pseudopodien in die Blutmasse noch mehr begünstigt. Sie bedingen aber auch, daß einzelne Zellen ihre Basalpartien in die Körperhöhle hervorstülpen. Diese in die Körperhöhle hineinragenden „Pseudopodien“ haben ein eignes Interesse. Betrachtet man sie genauer, so wird man finden, daß die Basalmembran hier kaum hervortritt, es sei denn, daß sie durch die Ausdehnung verdünnt oder daß sie vom Zellenprotoplasma durchbrochen worden ist. In das Protoplasma dieser Hervorstülpungen sind Tropfen reichlich eingesprengt. Diese Tropfen färben sich schwach acidophil und sind ohne Zweifel Nahrungsstoffe, welche der Körperflüssigkeit einverleibt werden sollen. Wenigstens findet man außerhalb der Zellgrenze in der Körperflüssigkeit ebensolche Tropfen von derselben Färbung, und auch die Leucocyten, welche in der Nähe der Magenwand auftreten, sind von solchen Tropfen erfüllt.

Es wird von BATELLI¹⁾ und BERLESE²⁾ behauptet, daß sich die

1) BATELLI, l. c., p. 8. „Questa emissione di sostanze accompagna ed è una conseguenza alla distruzione cellulare, degli elementi epatici. — Questo fatto non risulta nè nuovo, nè incomprensibile, parlo della distruzione,

Verdauungszellen, wenn sie ihre volle Entwicklung erreicht haben, vom Epithel abschnüren, ins Magenlumen hineinfallen und daselbst aufgelöst werden sollen. Dieser Auffassung kann ich nicht beitreten. Es werden zwar gelegentlich Verdauungszellen oder Teile von solchen im Darmlumen beobachtet, aber solche Befunde können ohne Bedenken als ein Zufall bezeichnet werden. Der allgemeine Gang der Verdauung bringt dagegen eine Degeneration der Verdauungszellen mit sich, nicht nur im Zusammenhang mit der Resorption der Blutmasse, sondern auch mit dem allgemeinen Verfall des ganzen Zæckenorganismus, wie man ihn nach dem Eierlegen des Weibchens beobachten kann. Die Blutmasse schmilzt allmählich zusammen, bis nur eine tief schwarzbraun gefärbte, körnige Masse als Überrest davon zurückbleibt. Zur selben Zeit schrumpfen die Verdauungszellen zusammen, die Kerne verlieren das meiste ihres Chromatins, das Protoplasma zeigt keine Secretionsphänomene mehr; dagegen scheidet sich auch innerhalb der Zellen ein schwarzgefärbter, körniger Stoff aus, ein unverdauliches Überbleibsel der Blutflüssigkeit. Diese Körner geben keine Reaktion auf Eisen.

Vom allgemeinen Magenepithel unterscheidet sich das Epithel der Cardia durch einen regelmäßigen, zweireihig cylindrischen Bau. Seine Zellen zeigen freilich auch secretorische Phänomene: Tropfenbildungen und Granula kommen auch in ihnen vor, aber eine eingreifendere Rolle in dem Verdauungsprozesse spielen sie sicherlich nicht. Nach außen werden die Zellen unregelmäßiger geformt und gehen somit allmählich in das allgemeine Magenepithel über.

Der Magen steht durch einen engen Pylorus mit dem Rectum in Verbindung. Dieses hat, wie schon PAGENSTECHEr schildert und abbildet, einen kurzen, geraden Verlauf und nimmt in seinen obern Teil die MALPIGHI'schen Kanäle auf. Ihr Inhalt besteht auch zum größten Teile aus Excretkörnern, unter welchen ab und zu einige losgelöste Verdauungszellen zu sehen sind. Der Bau des Rectums erinnert übrigens sehr an denjenigen des Magens: man findet hier wie dort unregelmäßige Epithelzellen, wenn auch von unbedeutender Größe, dieselbe Muskulatur und Membrana propria. Die Secretion ist weit weniger lebhaft als im Magen: die Epithelzellen sind weniger reich an Tropfenbildungen und Granula.

per tutte quelle cellule, che hanno subita una trasformazione adiposa nel loro protoplasma (cellule delle glandule sebacee).“

2) BERLESE, l. c., p. 147. „ . . . è finalmente si vedono cellule, di quà venute, libere entro i ciechi.“ . . .

Die Analöffnung (Fig. 13) ist spaltförmig und wird von zwei starken, halbmondförmigen Chitinklappen eingefabt. Diese Klappen sind noch von einem chitinigen Ringe umgeben, welcher von der allgemeinen Körperhaut eingeschlossen ist. Das Rectum endet hier mit einem flachen, von einer dicken Cuticula bekleideten Epithel. Von der Dorsalhaut des Tieres erstrecken sich beiderseits einige kräftige Muskelbündel durch den Körper zum oben erwähnten Chitinring und inserieren an diesem. Durch ihre Kontraktionen wird der Ring in die Körperhöhle hineingezogen und dadurch die Analklappen zusammengeschlagen und geschlossen.

Wie bei den Milben überhaupt, findet man auch bei *Ixodes* ein reich entwickeltes System von Drüsen in Verbindung mit dem Vorderteil des Verdauungskanal. — Von der Lage, Form und Anordnungsweise dieser Drüsen gibt PAGENSTECHER eine eingehende Darstellung. Sie sind, wie er bemerkt, „nur in einem einfachen Paare entwickelt, aber bei den erwachsenen Tieren von einer kolossalen Grösse. Sie liegen auf beiden Seiten des vorderen Abschnittes des Rumpfes, neben dem Gehirne beginnend und bis zu den Stigmenplatten zurückreichend. . . . Gelingt die Darstellung im Zusammenhang, so sieht man, daß die traubenartig an einem sich vielfach verästelnden und mit einem Spiralfaden gestützten Ausführungsgang befestigt sind, und zwar so, daß zuerst einzelne Beeren seitlich auf den Stämmen aufsitzen, nachher aber die Aeste sich in kleine Zweige auflösen, deren jeder terminal eine Beere trägt, so dass dann vollkommen das Ansehen einer recht reichen Traube zu Stande kommt.“ Sie zeigen also eine andere Entwicklungsrichtung als die der Größe nach weniger entfalteteten, aber formenreichern Drüsenalveolen sämtlich zu einem einheitlichen System, so sind dagegen ihre Elemente durchgehend von zweierlei Art.¹⁾ Der Fundusteil der Drüse wird von dem einen eingenommen, die rings um den Ausführungsgang gelegene Partie von dem andern. Die Funduszellen sind auf Schnitten im allgemeinen durch schwächere Färbung charakterisiert als diejenige der Mündungszellen. Ihr Protoplasma zeigt sich in der Tat nach allen Fixierungen und Färbungen sehr feinkörnig, und ebenso sind die darin eingebetteten Secretkörner und -tropfen fein verteilt. An Präparaten, die mit CARNOY'S Ge-

1) Zellen von zweierlei Art fand schon LEYDIG (l. c., p. 450) bei *Ixodes testudinis*, gibt aber von ihnen keine eingehendere Darstellung.

misch fixiert und in Thiazinrot R + Toluidin gefärbt worden sind, treten die Secretgranula als blaugefärbte, scharf markierte Körner auf (cfr. besonders Fig. 6). Nach der Kopsch'schen Fixierung und Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin + Säurefuchsin-Orange G zeigen sie sich dagegen mit Rosafärbung und weniger scharfer Begrenzung. Der Kern färbt sich schwach, hat eine zarte Membran und sehr feinkörniges Chromatin. Rings um ihn findet man die meisten Secretgranula angehäuft, und die aus diesen hervorgehenden Secrettropfen sammeln sich zwischen Kern und Innengrenze der Zelle, wogegen deren Basalteil ein ziemlich homogenes Protoplasma aufweist. In dieser Partie der Zelle lassen sich einige bemerkenswerte Plasmabildungen beobachten: spiralig gedrehte, stark basophil gefärbte Bänder, welche eine vollkommene Übereinstimmung mit den an secernierenden Pancreaszellen der Vertebraten zuerst beobachteten Paranucleolen zeigen (cf. Fig. 11, die nach einem in Alkohol absolutus fixierten und mit Thionin gefärbten Präparat gemacht worden ist). — Die Zellen rings um die Mündung des Alveolus zeigen durchgehend eine grobkörnige Struktur. Die Secretionsprodukte sind auffallend massenhaft: Die Granula sind grobkörnig, dicht angehäuft; an mit CARNOY'S Gemisch fixiertem Material erscheinen die Secretropfen als zusammenfließende, unregelmäßige Flüssigkeitsmassen, welche das Protoplasma bis auf einige wenige rings um den Kern und die Alveolenwand gedrückte Reste verdrängen. Besonders deutlich treten die Secretionsgranula nach Fixierung mit KOPSCHEM Gemisch hervor und zeigen einen auffallenden Gegensatz zu denjenigen der Funduszellen (Fig. 12). Statt den oben erwähnten schwachroten Tropfenbildungen treten an solchen Stellen tiefschwarze Körner auf, deren Größe bedeutend wechselt: von kleinen, kaum größer als die Körner der Funduszellen, bis zu solchen, deren Größe die vorigen mehrfach übertrifft. An mit FLEMMING'S Gemisch fixiertem Material werden die Körner weniger intensiv gefärbt und zeigen oft gefärbte Außenflächen mit durchsichtigem Innern, also Zeichen der Auflösung, was sich auch, wenngleich weniger deutlich, an dem nach KOPSCHEM behandelten Material beobachten läßt. Das Protoplasma selbst zeigt einen weit grobkörnigern Habitus als bei den Funduszellen; der Kern ist ebenfalls größer, mit großen Nucleolen und grobkörnigem Chromatin.

Die Ausführungsgänge der Speicheldrüsen zeigen sehr auffallende Eigentümlichkeiten. Schon PAGENSTECHEM bemerkt, daß die Hauptstämme spiralig gedreht sind, ähnlich wie Tracheen. Bei näherer

Beobachtung zeigt sich jedoch ihr Bau von diesen weit abweichend. Das Grundelement des Ausführungsganges und zugleich ihre äußerste Partie wird von einem niedrigen Epithel gebildet, dessen Zellen recht undeutliche Grenzen zeigen, kleine, gewöhnlich chromatinarme Kerne und ein gleichmäßiges Protoplasma besitzen, welches zuweilen eine Art Streifung von außen nach innen zeigt. Von diesen Zellen wird nun der Spiralfaden gebildet. An Längsschnitten des Ausführungsganges (Fig. 5) sieht man deutlich, wie der Spiralfaden vom Epithelprotoplasma gänzlich umgeben ist, mit Ausnahme seiner nach dem Gange hin gekehrten Seite, die der dicken Cuticula des Ganges anliegt. Die wahre Natur des Spiralfadens ist nicht leicht zu ermitteln. Jedenfalls färbt er sich nicht wie die Cuticularbildungen des Körpers, besonders nicht wie die Tracheenspirale. Thiazinrot R gibt ihm eine rotbraune Farbe, mit VAN GIESON'S Pikrofuchsin färbt er sich gelblichrot. Es liegt deswegen am nächsten, vor der Hand anzunehmen, daß der Faden kontraktiler Natur ist und also als Regulator des Drüsenganges dient. Die, wie oben gesagt, sehr dicke, aber, wie es scheint, wenig feste Cuticula des Ganges zeigt an Längsschnitten eine lamelläre Struktur, was von dem regelmäßigen Abwechseln mehr und weniger färbbarer, d. h. mehr und weniger fester, Substanz abhängt. Die festern Partien hängen mit den Windungen des Spiralfadens deutlich zusammen. Wenn der Gang an zerrissenen Schnitten gespalten erscheint, sieht man jedoch immer, daß der Spiralfaden mit dem Zellprotoplasma von der Cuticula losbricht, wogegen unter denselben Umständen bei den Tracheen beinahe immer Cuticula und Spirale einerseits, das Zellprotoplasma andererseits sich trennen. Die kleinen Verzweigungen des Drüsenganges zeigen dieselben Elemente in kleinerem Maßstabe. Am Eingange zum Drüsenalveolus konzentriert sich die kontraktile Spirale zu einer Klappenvorrichtung, deren Funktion ohne weiteres einleuchtet und deren Form aus den Figg. 5, 6 und 7 hervorgeht. Der ganze Bau des Ausführungsganges weist auf eine sehr genaue Regulierung der Secretion des ganzen Drüsenapparats hin.

Vergleichen wir jetzt die histologisch-strukturellen Befunde unserer Untersuchung mit den in betreff des Verdauungsapparats im allgemeinen früher bekannten Tatsachen, so leuchtet ohne weiteres ein, daß die Verdauungszelle in physiologischer Hinsicht eine un-
gemein vielseitige Wirksamkeit besitzt. Es herrscht ja im all-

gemeinen, auch bei niedrig organisierten Tieren, eine Arbeitsteilung unter den Zellen des Verdauungsepithels, sodaß gewisse Zellarten die secretorische, andere die resorbierende, wieder andere eine excretorische Funktion übernommen haben, sei es daß die verschiedenen Zellarten an verschiedene Partien des Verdauungskanals gebunden sind, sei es daß die Zellen von ungleicher Funktion unter einander vermischt vorkommen und nur mit Hilfe der histologischen Methoden zu unterscheiden sind. Eine kurze Übersicht der allgemeinen Charaktere dieser Zellarten ist vielleicht angemessen, ehe wir zur Untersuchung schreiten, ob und inwiefern an den Verdauungszellen von *Ixodes* ihre Eigenschaften sich erkennen lassen.

Die Zellen von spezifisch resorbierender Funktion sind bei einer großen Anzahl verschiedenartiger Tiere bekannt: bei Anneliden, Arthropoden, Mollusken, niedern und höhern Vertebraten. Sie werden bei aller Variabilität doch durch einige durchgehends auftretende Eigenschaften charakterisiert. Ihr Protoplasma zeigt eine besonders die Längsrichtung der Zelle einnehmende Fibrillierung, deren Elemente in diejenigen des Stäbchensaumes der Oberfläche unmittelbar übergehen. Dieser Stäbchensaum wird als für die fraglichen Zellen charakteristisch angeführt, falls nicht ein Flimmer- oder Härchensaum vorkommt. Die sonst an Epithelzellen des Verdauungsgebiets vorkommenden Secretgranula werden hier vermißt, was die Deutlichkeit der obengenannten Filarstrukturen an hungrigen Zellen bedingt, dagegen kommen Einschlüsse von Nahrungsstoff vor. Besonders charakteristisch in dieser Hinsicht sind die Fetttropfen. Der Kern zeigt im allgemeinen ein reiches Vorhandensein von Chromatin, das in unregelmäßigen Schollen verteilt ist. Über die physiologischen Funktionszustände dieser Zellen findet man in der Literatur Angaben fast nur über die Fettresorption. Die Art und Weise, wie andere Nahrungsstoffe im Darne aufgenommen werden, scheint ebensowenig erörtert worden zu sein wie die Frage, wie die Zellen ihre hervorbrachten Umsatzprodukte eliminieren.

Die secernierenden Zellen des Verdauungsapparats treten unter recht verschiedenartiger Form auf. Zwei Haupttypen, Fermentzellen und Schleimzellen, treten besonders deutlich hervor: sie sind fast für das ganze Tierreich charakteristisch. Die Schleimzellen sind vor allen Dingen durch ihre becherartige Secretion charakterisiert: die Secretionsprodukte treten zuerst in Form färbbarer Granula auf, die sich später in Tropfen auflösen, welche sich in den Secretbecher ergießen. Der Stäbchensaum wird hier vermißt. Gegenüber

den Schleimzellen zeichnen sich die Fermentzellen durch Gegenwart des Stäbchensaumes, tropfenweise Secretion und feinere Granula aus. Zuweilen kommen bei diesen Zellen intracelluläre Secretcapillaren vor. Für die excretorischen Zellen wird im allgemeinen als charakteristische Eigenschaft die hügel- oder ballonförmige Secretionsweise erwähnt: die Secretionsprodukte sammeln sich unter dem Stäbchensaume der Zelle und wölben diesen nach außen empor, bis schließlich der Secrethügel entweder birst oder sich in toto abschnürt. Eine zur Secretion in engster Beziehung stehende Frage ist die nach den speziellen Plasmastrukturen, welche in den betreffenden Zellen auftreten und mit den Namen Ergastoplasma, Archiplasma, Basalfilamente und andern belegt worden sind: jene ausgeprägt basophilen Bildungen, welche zumeist in der Gestalt geschlängelter Fibrillen oder Bänder auftreten und zwar nach der Entleerung des Secrets, also bei beginnender Neubildung der Secretionsprodukte, mit deren Entstehen sie unzweifelhaft in inniger Beziehung stehen, obwohl die nähern hierbei sich abspielenden Vorgänge noch der Diskussion unterworfen sind. Endlich sei auch auf die oftmals beobachtete Stoffauswanderung vom Kern zum Protoplasma während der Secretion hingewiesen; vom Kern soll ja auch nach einigen Angaben das Ergastoplasma stammen und somit der secretorische Prozeß vom Kern aus eingeleitet werden.

Kehren wir jetzt wieder zu den Verdauungszellen von *Ixodes* zurück, um ihre physiologischen Verhältnisse etwas näher zu betrachten. Es ist dabei zuerst zu bemerken, daß die Zecken eine und dieselbe Nahrung einnehmen, woraus natürlich folgt, daß die Anpassungsfähigkeit des Verdauungsapparats an verschiedenartige Nahrungsstoffe ganz und gar wegfällt. Dieselbe Einseitigkeit der Nahrung finden wir ja auch bei den Blutegelein, bei welchen auch der Nahrungsstoff und die Nahrungsweise — reichliches Saugen und langwieriges Verdauen — dieselbe ist. Es ist darum auch von Interesse, daß der Verdauungskanal des Egels ebenfalls nur eine Art von Epithelzellen besitzt, die angeblich zum Typus der resorbierenden Zellen gehören. Ob diese Zellen auch secernieren, wird nicht erwähnt. Es zeigt sich jedenfalls, daß die einseitige Nahrung eine histologische Vereinfachung des Verdauungsapparats ermöglicht. An den großen Verdauungszellen von *Ixodes* lassen sich jedoch wenigstens Merkmale der obenerwähnten verschiedenen Verdauungsfunktionen beobachten und sollen hierunter soweit möglich auseinandergesetzt werden.

Daß die Verdauungszellen eine resorbierende Funktion besitzen, leuchtet schon durch ihre obenerwähnte Lage im Verhältnis zu den Blutkrystallen ein. Es lassen sich auch in den Zellen eine Menge tropfenförmiger Gebilde sehen, die sich schwach acidophil verhalten und offenbar von aufgenommenem Nahrungsstoff gebildet sind. Ein Vergleich in dieser Hinsicht mit den Verhältnissen bei den Verdauungszellen anderer Tiere läßt sich nicht durchführen, da, wie gesagt, die Literatur in bezug auf die Aufnahme der Nahrungsstoffe von den Darmepithelzellen fast nur in betreff der Fette irgendwelche Angaben enthält. Dagegen läßt sich ein sonst kaum beobachteter Secretionsvorgang bei den Zecken zuweilen beobachten: die schon oben geschilderte Übergabe der Nahrungsstoffe vom Magenepithel an die Körperflüssigkeit. Der Basalteil der Nahrungszellen ist besonders reich an den obenerwähnten Nahrungstropfen, was ohne diese Erklärung sich kaum motivieren läßt, und Tropfen derselben Art sind, wie gesagt, auch in der Nähe der Zellvorstülpungen in der Körperflüssigkeit zu beobachten. — Außer diesen Tropfenbildungen gibt es auch größere, unregelmäßig geformte, ganz farblose Flüssigkeitsmassen in den Zellen: ob diese aus aufgenommenen Nahrungsstoffen oder aus Secretstoffen bestehen, läßt sich schwer entscheiden.

Die secretorische Funktion der Verdauungszellen wird schon durch ihr oben geschildertes Verhältnis zu den Blutkrystallen bewiesen. Als Erscheinungen dieser Art sind gewiß die ergastischen Bildungen zu betrachten, welche in Form feiner Fibrillen, bei näherer Untersuchung aus Reihen feinsten Körnchen gebildet, besonders im Basalteil der Zellen erscheinen. Durch Fixierung mit CARNOY'S Gemisch und Färbung mit Eisenalaunhämatoxylin gelingt es, diese Filamente nachzuweisen; besonders scharf treten sie nie hervor. Auch größere und kleinere Granula treten zuweilen auf, die ohne Zweifel hierher zu rechnen sind. Sie färben sich mit Thionin violett, was auf mucinogenartige Beschaffenheit deutet. Mit Eisenalaunhämatoxylin werden sie zuweilen geschwärzt. Ihre wahre Beschaffenheit muß bis jetzt als unsicher betrachtet werden. Ihre Auflösung in Tropfen ist dagegen oft sehr leicht zu beobachten. Es mag noch einmal hervorgehoben werden, daß die Verdauungszellen jeder Spur von Stäbchensaum entbehren, was einen Gegensatz zu dem oben erwähnten allgemeinen Typus der resorbierenden Zellen bildet. Das Austreten des Secrets aus den Zellen gelingt es nur sehr selten zu beobachten; es geschieht in Form sehr winziger Tröpflein und zeigt also fermentähnliche Eigenschaften, was ja auch mit der physio-

logischen Rolle des Secrets im Einklang steht. Aber auch eine excretorische Funktion besitzen die Verdauungszellen. Dies wird unzweideutig durch das Vorkommen von Excretkörnern derselben Art wie die später zu besprechenden Guaninkörner des Excretionsorgans in ihrem Protoplasma bestätigt. Diese Körner gelangen natürlich nie aus den Zellen, sondern gehen mit ihnen zugrunde, falls sie nicht wieder aufgelöst werden, was ja immer möglich, wenn auch von mir nicht beobachtet worden ist. Aber auch im Magen selbst sind ab und zu solche Excretkörner zu sehen, welche natürlich durch Ausscheidungsprodukte des Magenepithels gebildet werden. Die großen Anhäufungen solcher Körner im Rectum haben also eine doppelte Abstammung: vom Magen und von dem Excretionsorgan.

Die beiden Zellarten der Speicheldrüsen sind schon hervorgehoben worden. Die Funduszellen haben völlig den Charakter von Fermentzellen. Das Auftreten von Ergastoplasmabildungen ist besonders in der Form von Paranucleolen von Interesse. In welcher Beziehung diese zu den Secretionsgranula stehen, läßt sich freilich nicht beobachten. Die Granula selbst sind sehr fein und gehen in ebenfalls kleine Tropfenbildungen über. Die Secretion ist tropfenförmig, und ein Stäbchensaum ist wenigstens angedeutet. Weniger sicher ist die Deutung der Mündungszellen als Schleimzellen. Der exquisite Schleimzellencharakter, die Bechersecretion, ist nicht vorhanden, und die mikrochemischen Schleimreaktionen, z. B. mit Thionin, haben nur zweifelhafte Ergebnisse gegeben. Die großen, scharf hervortretenden Secretionsgranula und Secrettropfen im Protoplasma zeigen dagegen eine auffallende Übereinstimmung mit den Secretionsprodukten anderer Schleimzellen. Besonders deutlich treten die Ergastoplasmabildungen im Protoplasma dieser Zellen hervor: sie sind in Form von kurzen, geraden Fädchen vorhanden, welche von der Zellperipherie nach innen verlaufen, also der auffallendste Gegensatz zu den Paranneolen der Mündungszellen.

Eine Beurteilung des Nutritionsprozesses bei den Zecken stößt auf große Schwierigkeiten, insofern die Physiologie der Blutverdauung und die Einwirkung der digerierenden Fermente auf das Blut beinahe völlig unaufgeklärt zu sein scheint. In welche chemischen Spaltungsprodukte die Bestandteile des Blutes im Zeckenmagen zerfallen, ist mir also unmöglich anzugeben. Über die physikalischen Veränderungen des Blutes lassen sich dagegen einige Beobachtungen machen. Die Blutmasse im Zeckenmagen bleibt stets flüssig. Dasselbe ist ja auch bei andern Blutsaugern, Egel, Bremsen, der Fall

und hängt mit der Einwirkung eines besondern Ferments zusammen, des Hirudins¹⁾, das bekanntlich aus den Speicheldrüsen des Egels isoliert und auch angeblich aus Zecken gewonnen worden ist. Das fragliche Ferment wird gewiß auch bei den Zecken von den Speicheldrüsen abgesondert. Das Blut im Zeckenmagen macht den Eindruck einer ganz homogenen Masse. An schnell nach dem Einsammeln getöteten Exemplaren können jedoch die Leucocyten des Blutes auffallend deutlich wahrgenommen werden: sie sind an ihren polymorphen Kernen leicht erkennbar. Dann und wann treten unter denselben Verhältnissen auch einzelne rote Blutkörperchen sichtbar hervor. Schon bei Zecken, die tagsüber aufbewahrt worden sind, treten diese Bestandteile nicht mehr hervor. Dagegen findet man ab und zu in der Blutmasse eine Krystallisierung, welche schon LEYDIG²⁾ und PAGENSTECHER beobachtet hatten, obwohl sie sie nur an Zecken, welche Eichhörnchenblut gesogen hatten, vorfanden. Ich habe sie auch bei Zecken, welche Blut von Hunden und Rindern gesogen haben, beobachtet; sie tritt jedoch nicht immer auf; vielmehr recht vereinzelt; unter welchen Bedingungen sie hervorgerufen werden, ist mir unmöglich gewesen zu ermitteln. Immer sind die Krystalle bei unmittelbar oder kurz nach dem Einsammeln getöteten Exemplaren zu finden; einige Tage nach dem Loslassen des Schmarotzers sind sie verdaut. Ihre Gestalt ist wechselnd: teils tafelförmig, teils nadelförmig; im erstern Falle zeigen sie deutlich rhombische Ecken. Sie geben keine der gewöhnlichen Eisenreaktionen und können also weder Hämoglobin noch Hämin sein, wie BATELLI und BERLESE³⁾ es behaupten; dagegen spricht auch ihre Form. Wahrscheinlicher sind sie mit den zuerst von VIRCHOW⁴⁾ in verschiedenen alten Blutungen beobachteten Hämatoidinkrystallen identisch: diese sind von rhombischer Form und geben keine Reaktion auf Eisen. An diesen Krystallen läßt sich, wie oben erwähnt wurde, der Verlauf der Verdauung am schönsten beobachten: die Verdauungszellen legen sich an die Krystalle an, umfassen mit ihren amöboiden Fortsätzen ihre Flächen oder senden Fortsätze in ihre Spalten ein. Hierdurch werden die Flächen der Krystalle zuerst zerfressen, dann

1) Siehe HAMMARSTEN, Lehrbuch der physiologischen Chemie, 6. Aufl., 1907. p. 233.

2) l. c., p. 446.

3) BATELLI, l. c., p. 9. BERLESE, l. c., p. 147.

4) VIRCHOW, Die pathologischen Pigmente, in: Arch. pathol. Anat., Vol. 1, p. 379. Siehe auch HAMMARSTEN, l. c., p. 216.

dringen die Spalten tiefer und tiefer in ihre Masse ein, und schließlich zerfallen sie gänzlich (Fig. 4). Solche in Zerfall begriffene Krystalle sind auch immer am zahlreichsten in der Nähe der Magenwände, wogegen die schönsten und vollständigsten Krystalltafeln und -nadeh in der Mitte der Magendivertikel zu sehen sind.

Das Excretionsorgan.

Das Excretionsorgan von *Ixodes* besteht, wie PAGENSTECHEER es richtig beschreibt und abbildet, aus einem Paare schmaler Schläuche, welche, in die Cloake einmündend von dort in geschlängeltem Verlaufe längs der Seiten des Körpers bis in die Nähe der Mundteile reichen. Sie zeigen sich immer perlschnurartig abwechselnd verdickt und verengt, was von dem haufenweisen Vorkommen der Excretkörner in ihrem Lumen herrührt. Im Querschnitt (Fig. 14) zeigt sich das Organ rund oder schwach abgeplattet und wird von einem secernierenden Epithel gebildet, das von einer sehr dünnen Membrana propria umgeben ist. Die Epithelzellen sind flach, zeigen aber zumeist eine oder mehrere in das Lumen des Organs hineinragende kuppelförmige Hervorwölbungen. Der Innenrand der Zellen zeigt einen deutlich hervortretenden Stäbchensaum und deutliche Schlußleisten. Das Protoplasma ist sehr feinkörnig. Ergastoplasmatische Bildungen in Form feiner Stäbchen treten im Basalteil der Zelle hier und da auf. Große Secretgranula, wie sie in den Speicheldrüsen vorkommen, werden hier vermißt. Das Secret tritt im Basalteil der Zelle in Form feinsten Tropfenbildungen auf, welche das ganze Protoplasma durchsetzen und ihm ein marmoriertes Aussehen verleihen. In der Innenzone vergrößern sich die Tropfen und fließen schließlich zu einer einzigen großen Secretmasse zusammen, welche die Zellenwand nach innen zu hervorwölbt. Diese schon oben erwähnten Secretkuppeln ergießen sich schließlich ins Drüsenlumen und geben also das Bild einer Ballonsecretion, wie sie für excretorische Zellen überhaupt charakteristisch ist.

Der Kern der Excretionszellen ist länglichrund, sein Chromatin zeigt sich zumeist in ebenmäßige, nicht besonders große Körner verteilt, von welchen die Mehrzahl acidophil, einige aber auch basophil reagieren. Von Nucleolen lassen sich 2—4 beobachten; sie schließen zumeist im Innern eine helle lichtbrechende Blase ein. Eine Auflösung der Kernmembran, wie man sie im Zusammenhang mit der Secretion hätte erwarten können, habe ich nie beobachtet.

Im Lumen des Excretionsorgans findet man teils Secrettropfen,

teils feste Körper von eigenartigem Bau: die schon erwähnten Guaninkörner. Sie treten in Form teils einfacher, teils doppelter Kugelbildungen auf, die eine deutlich konzentrische Schichtung zeigen. Eben solche Körner findet man zuweilen im Protoplasma der Excretionszellen, wie sie ja auch in den Verdauungszellen schon bemerkt wurden. PAGENSTECHEK hat ihre chemische Konstitution studiert. BERLESE hat, gewiß mit Recht, sie als aus Guanin bestehend angegeben. Man muß natürlich annehmen, daß die Körner im Lumen des Organs aus flüssigem, von den Zellen produziertem Secret auskrystallisieren; die Körner, welche in den Zellen selbst beobachtet werden, gelangen gewiß nie nach außen, sondern bleiben in das Zellprotoplasma eingebettet.

Ein bemerkenswerter Umstand in betreff des Nutritionsprozesses der Zecken ist, daß sie sich nur einmal sättigen. Ein vollgesogenes Zeckenweibchen legt nach seinem Abfalle vom Wirtstiere seine Eier ab und stirbt nachher früher oder später. Ebenso saugen die Entwicklungsformen nur einmal zwischen jeder Häutung. Dieser Umstand macht natürlich die Aussonderung unverdaulicher Nahrungsbestandteile und Excretstoffe des Körperumsatzes weniger dringend. Stark pigmentierte, unverdauliche Überreste des Blutes sammeln sich, wie wir schon betrachtet haben, bei ältern Individuen in den Verdauungszellen und im Darmlumen, während die Cloake von den sich anhäufenden Guaninmassen immer mehr ausgespannt wird und schließlich wie ein großer weißer Fleck durch beinahe die ganze hintere Hälfte der Ventralhaut hindurchschimmert. Bei Larven beobachtet man, daß sie nach vollbrachtem Saugen einen Teil des aufgenommenen Blutes per anum entleeren; solches kommt aber bei erwachsenen Individuen nie vor.

Die Haut und ihre Drüsen.

Von der Haut der Zecken schreibt PAGENSTECHEK: „Die allgemeinen Grundsätze des Baues der Haut der Arthropoden finden auch hier wieder ihre Anwendung. Die eigentliche Haut wird durch ein Lager von Zellen gebildet, welche in der Ansicht von oben polyëdisch neben einander liegen. . . . Die Zellen . . . sind meist farblos und haben einen Kern, sowie ein scharfes Kernkörperchen. . . . Das eigentliche Chitinskelet ist als die Absonderung dieser [Zellen-] Haut anzusehen, und besteht an den Stellen, welche wir als nach-

giebig bezeichneten, aus zwei leicht trennbaren Schichten. Dieselben sind dagegen an den Gliedern und überall dort zu einer verschmolzen, wo das Skelet zu Schildern umgewandelt oder von grösserer Festigkeit ist. Bei allen unausgewachsenen Thieren und bei erwachsenen Weibchen deckt ein derartiger fester Schild den vordern, mittlern Theil des Rückens. . . . Dieser Schild ist ziemlich ein kurzes Oval mit abgeschnittener Spitze. Vorn greift er mit den Seiten etwas weiter vor als mit der quer abgeschnittenen Mitte.“

Die Haut der Zecken zeigt, wie oben gesagt, in großen Zügen den Bau derjenigen anderer Milben, wie sie z. B. von HENKING, MICHAEL und SIG THOR dargestellt worden ist; es treten aber bei unserem Objekte Umstände hinzu, die eine erhebliche Komplikation gewisser Einzelheiten hervorrufen. Vor allen Dingen ist es die schon oben besprochene allgemeine Ausdehnung des Zeckenkörpers, welche ja die Haut mitmachen muß, ohne darum ihre Kapazität als Schutz der Körperoberfläche, Ansatzstelle der Muskulatur, kurz alle diejenigen Eigenschaften, welche der chitinisierten Haut der Arthropoden zukommen, einzubüßen. Eine eingehende Betrachtung der Zeckenhaut wird dies bestätigen.

Die Zeckenhaut weist die Grundbestandteile des Milbeninteguments auf: eine einschichtige Epidermis und eine von dieser produzierte, zweischichtige Cuticula, in sehr deutlicher Weise. Die Epidermis (Fig. 8 u. 15) zeigt das Bild eines einfachen cylindrischen Epithels. Die Elemente desselben variieren in betreff ihres gesamten Habitus bedeutend, und es bedarf eines Vergleichs mehrerer verschiedener Untersuchungsobjekte, um einen Einblick in diese, offenbar von funktionellen Zuständen herrührenden Veränderungen zu bekommen. Die äußere Form der Zellen wechselt bedeutend. Nur bei jüngern Tieren erscheinen sie deutlich cylindrisch; bei ältern Exemplaren sind sie ganz abgeflacht, und bei alten, die ihre Eier abgelegt haben, sind sie vollkommen geschrumpft, sodaß nur die Kerne mit einem um diesen gelegenen kleinen Überrest von Protoplasma und die gefaltete Zellenmembran ihre Lage andeutet. Aber auch bei den cylindrischen Zellen wechselt die Form von beinahe fadendünn bis beinahe kubisch. Als typisch muß eine Form angesehen werden, bei welcher die Länge um das zwei- bis dreifache die Breite übertrifft, denn bei diesen zeigt das Zellprotoplasma am deutlichsten seine verschiedenen Funktionszustände.

An dazu geeigneten Objekten beobachtet man leicht, daß die Epidermiszellen eine secretorische Funktion haben, welche freilich

nicht gerade häufig mit vollendeter Deutlichkeit hervortritt. An solchen secernierenden Zellen (Fig. 15), deren Form immer die oben-erwähnte typische ist, zeigt das Protoplasma eine gleichförmige, feine Körnelung. Ergastoplasmatische Bildungen in Form mehr oder weniger geschlängelter Fibrillen treten besonders in dem der Cuticula zugekehrten Teil der Zellen auf, wo sie zumeist parallel mit den Langseiten der Zelle verlaufen. Bei starker Vergrößerung lösen sich die Fibrillen in Reihen von Körnern oder ganz kurzen Stäbchen auf. Größere Secretgranula, wie sie in den Speicheldrüsen zu sehen sind, findet man in den vorliegenden Zellen nicht.

Das Secret tritt zuerst in Form sehr feiner, klarer Tropfen auf, welche sich allmählich vergrößern und schließlich zu größeren Vacuolen zusammenfließen. Daß die Tropfen anfangs von den ergastoplasmatischen Körnern stammen, kann für wahrscheinlich gehalten werden, obwohl es mir nicht gelungen ist, dies unmittelbar zu beobachten.¹⁾

Welcher Art ist nun die secretorische Funktion der Epidermiszellen? Diese Frage drängt sich natürlich jetzt hervor, ist aber sehr schwer zu beantworten, um so schwerer, als erklärte Verhältnisse gleichartiger Natur bei benachbarten Tierformen nicht in der Literatur zu finden sind. Die dargestellten Secretionserscheinungen sind auch bei den Zecken keineswegs häufig: an alten Individuen mit flachen Epidermiszellen fehlen sie, bei jüngern sind sie auch nicht immer vorhanden; am leichtesten lassen sie sich an den Seiten des Körpers beobachten, wogegen die Zellen der Dorsal- und Ventralhaut schmal und zusammengedrängt, mit grobkörnigem Protoplasma ohne Fibrillen- und Tropfenbildungen erscheinen. Auch die Richtung der Secretion, nach außen oder nach innen, läßt sich nicht ohne weiteres ermitteln. Die Lage der verschiedenen Differenzierungsprodukte des Protoplasmas gibt sogar Anlaß zur Vermutung, daß die Zellen nach der Körperhöhle zu secernieren: die Fibrillen sind ja in dem der Körperhöhle abgekehrten Teil der Zelle am häufigsten, die Tropfenbildungen dagegen im entgegengesetzten Teile zu finden. Ein Austreten der Secrettropfen aus der Zelle würde natürlich hier Ausschlag geben, ist aber von mir nicht ganz sicher beobachtet worden, was sich durch die unbedeutende Größe der Secrettropfen

1) Es treten zuweilen größere Stäbchenbildungen von charakteristischer Form und ebenfalls stark chromophilen Eigenschaften in diesen Zellen auf. Ihre Erscheinung hat ein Gepräge vom Zufall und ist darum auch schwer zu studieren; daß sie auch ergastische Differentiationen des Protoplasmas ausmachen, kann wohl als sicher angenommen werden.

erklären läßt. Ich muß es also unaufgeklärt lassen, ob wir es hier mit einer innern Secretion irgend welcher Art zu tun haben oder ob, was ja immer a priori als wahrscheinlicher gelten muß, die secretorischen Phänomene der Epidermiszellen mit dem oben erwähnten, besonders intensiven Zuwachs der Zeckenhaut im Zusammenhang stehen.

Die Cuticula zeigt noch mehr als die Epidermis Einflüsse vom Nahrungszustande des Tieres. Ihre bei den erwachsenen Individuen ansehnliche Dicke ermöglicht ein eingehendes Studium ihrer Struktur und zur selben Zeit einen Vergleich mit den Cuticulabildungen anderer dickhäutiger Arthropoden-Formen. Die allgemeine Körpercuticula (Fig. 8 u. 16) — im Gegensatz zu derjenigen des Rückenschildes und der Gliedmaßen — zeigt, wie gesagt, die beiden Hauptschichten, die LEYDIG und PAGENSTECHER schon beobachtet haben und die auch bei andern Milbenformen bekannt geworden sind. Die untere Schicht ist weit weniger chitiniert als die obere und zeigt daher weit mehr von den protoplasmatischen Strukturverhältnissen als diese (Fig. 17). Sie zeigt in der Tat eine deutliche doppelte Streifung, wovon bei verschiedener Behandlung zuweilen die eine, vertikale, zuweilen die andere, horizontale, deutlicher hervortritt. Die vertikale Streifung zeigt sich an dazu besonders geeigneten Präparaten als eine Fibrillierung, welche, von der Grenze zwischen Epidermis und Cuticula ausgehend, diese quer durchzieht. An besonders dazu geeigneten Präparaten beobachtet man, daß das untere Ende jeder Fibrille wie ein Knötchen angeschwollen vom Epidermalprotoplasma seinen Anfang nimmt. Diese Fibrillen färben sich nicht mit Hämatoxylin, sondern mit Plasmafärbungen — mit Säurefuchsin + Orange G werden sie rot. Dasselbe wird von den Fibrillen des Krebspanzers angegeben. Diese werden als unmittelbare Fortsätze von Fibrillen im unterliegenden Epidermalprotoplasma dargestellt und sollen knötchenähnliche Anschwellungen zeigen, von welchen Querbrücken zwischen den Fibrillen ausgehen und eine Querstreifung der Panzergrundmasse hervorrufen sollen (s. KARL CAMILLO SCHNEIDER, Histologie, p. 468). So deutlich tritt freilich die Fibrillierung der Zeckencuticula nicht hervor, wenigstens nicht mit den mir zugänglich gewesenen Mitteln. Daß die vertikalen Fibrillen vom Epidermalprotoplasma ausgehen, halte ich für sicher, einen direkten Übergang von im Protoplasma liegenden Fibrillen zur Cuticula habe ich nicht beobachten können. Die horizontale Streifung ist im allgemeinen weit deutlicher als die vertikale. Sie wird offenbar hier wie im

Krebspanzer durch regelmäßiges Abwechseln von dichtern und dünnern Schichten hervorgerufen. Diese Schichten bilden zusammen mit den Fibrillen ein Maschenwerk, das an sehr dünnen Schnitten deutlich sichtbar wird und dessen Zwischenräume offenbar von einer plasmatischen Flüssigkeit eingenommen werden (Fig. 17). Diese Konsistenz macht auch einen Zuwachs durch Einschieben neuer Bestandteile zwischen den vorhandenen wahrscheinlich und annehmbar und ermöglicht zugleich eine Verbindung zwischen der Epidermis und der obern, stark chitinisierten Cuticularschicht.

Die obere Cuticulaschicht zeigt bei verschiedenen Altersstufen ein sehr wechselndes Aussehen. Von der Oberfläche her betrachtet zeigt die Haut eine feine Linierung, die sich quer ringsum den Körper zieht und allerhand wellenförmige Krümmungen beschreibt. Diese Linierung rührt von dicht aneinander gereihten Furchen her, welche Schnitten der Hautoberfläche ein zackiges Aussehen verleihen. Je jünger das Tier ist, um so tiefer sind die Furchen. An eben ausgeschlüpften Individuen dringen die Furchen bis zur untern Cuticulaschicht vor, sodaß nur ein schmaler Chitinstreifen die Schicht zusammenhält und das ganze an Querschnitten wie ein Kamm aussieht (Fig. 20). Je mehr das Tier durch Blut gespannt wird, um so mehr verflachen sich die Furchen. Schließlich erscheinen an vollgesogenen Tieren die Furchen nur als eine schwach wellenförmige Kräuselung der Hautoberfläche.

Eine hervorragende Rolle in der Bildung der obern Cuticulaschicht spielen die Poren, welche in vertikaler Richtung die Cuticula durchsetzen. Besonders schön lassen sie sich mit GOLGI'S Chromsilbermethode verdeutlichen (Fig. 16), sonst treten sie auch an andern Schnitten mehr oder weniger scharf hervor. An den jüngsten Individuen sind sie schon vorhanden, wenn auch in wenig entwickelter Form. Mit voller Deutlichkeit treten sie aber erst bei Exemplaren, die schon etwas gesogen haben, auf. Sie gabeln sich in ihrem Verlaufe nach oben dichotomisch, oft 2—3mal, und lösen sich schließlich nahe unter der Cuticulaoberfläche in einem Bündel feiner Zweige auf. Diese feinsten Verzweigungen endigen schließlich unter der Hautoberfläche mit knopfartigen Erweiterungen. Die Oberfläche selbst zeigt eine besondere, sehr dünne, meistens von den Färbungen unberührte Lage, welche, allen Falten der Cuticula folgend, diese gleichmäßig überzieht (Fig. 8). Was den Inhalt der Cuticulakanäle betrifft, so wird er nach Behandlung mit der Chromsilbermethode tiefbraun. An mit Anilinfarben behandelten Prä-

paraten läßt es sich beobachten, daß der Kanal von einer protoplasmatischen Fibrille durchgezogen wird, welche jedoch, wenigstens in fixiertem Zustande nicht, das ganze Lumen des Kanals erfüllt (Fig. 17). Diese Fibrillen stehen mit dem Fibrillenwerke der untern Cuticulaschicht in direktem Zusammenhang. In betreff ihrer Funktion liegt es wohl am nächsten, anzunehmen, daß sie den Zuwachs der Chitinmasse vermitteln, indem auf diesem Wege das bei der stetigen Zunahme der Chitinschicht zu verbrauchende Material zugeführt wird. Daß die Cuticula nicht bloß durch Ausdehnung und Ausglättung ihrer Falten sich ausspannt, sondern auch eine wahre Vermehrung ihres Materials erleidet, läßt sich ohne weiteres durch Betrachtung ihrer Dimensionen bei verschiedenen Ausdehnungsstadien feststellen.

In dieser wie in mehrfacher anderer Hinsicht stellt sich der Bau des Chitinschildes, welcher den Vorderteil des Rückens einnimmt und dessen Form oben mit PAGENSTECHEK'S Worten geschildert wurde, der allgemeinen Körperhaut gegenüber. Er dient als Insertionsstelle der Mundgliedmaßen-Muskulatur und entspricht in dieser Hinsicht der bei den Prostigmaten vorkommenden „Crista metopica“. Die im vorigen dargestellten Hauptbestandteile der Haut sind hier in sehr abweichender Gestalt vorhanden. Die Epidermis wird von flachen Zellen gebildet, welche eine ganz dünne Schicht unter der Cuticula bilden. Die beiden Cuticulaschichten des Schildes sind stark chitinisiert. An gewöhnlichen Schnittpräparaten ist eine Struktur an diesen Chitinschichten kaum zu entdecken; beinahe immer zerbröckelt die Cuticula ganz oder wenigstens soweit, daß ihre strukturellen Einzelheiten undeutlich werden. Mit GOLGI'S Chromsilbermethode bekommt man bessere Ergebnisse. Man findet an dem nach dieser Methode behandelten Objekt, daß die beiden voneinander scharf abgegrenzten Cuticulaschichten von sehr feinen Kanälchen durchzogen werden, welche an beiden Schichten von etwa gleichem Durchschnitte, in ihrem Verlauf aber verschieden gestaltet sind (Fig. 18). In der untern, verhältnismäßig dickern Schicht sind die Kanälchen von geradem Verlauf, bündelförmig vereinigt nach oben hin voneinander gespreizt, wodurch besenartige Figuren hergestellt werden. Diese Konfiguration stimmt ganz mit derjenigen bei der Cuticula gewisser Decapoden¹⁾ überein und rührt offenbar wie

1) Siehe PRENANT, *Traité d'histologie*, p. 506, fig. 436, welche die Cuticula der Krabbenart *Xantho floridus* darstellt.

bei jenen von den Zellgrenzen der Epidermis her, indem jedes Fibrillenbündel mit einer Zelle zusammenhängt. An der obern, dünnern, aber offenbar verhältnismäßig härtern Schicht stellen die Kanäle ein Geflecht geschlängelter Fäden dar, die in der nächsten Nähe der Oberfläche einen parallelen Verlauf nach außen annehmen.

An den Gliedmaßen und Mundteilen ist die Cuticula einschichtig und stimmt in ihrem Bau am meisten mit der obern Schicht des Rückenschildes überein. Ihr Chitin ist von derselben Härte, und ihre Kanäle haben dieselbe Form und Richtung. An den Mandibeln sind jedoch die Kanäle größer und von geradem Verlauf und geben dem Chitin der Mandibel an Schnitten ein nahezu palissadenartiges Aussehen. An den Gelenken tritt eine weiche Cuticula an Stelle der harten: sie zeigt in betreff der Struktur und Färbbarkeit große Übereinstimmung mit der untern Cuticulaschicht der allgemeinen Körperhaut. Die Epidermis variiert in betreff ihrer Höhe an diesen Körperteilen: sie ist an gewissen Orten cylindrisch, an andern dagegen flach.

Suchen wir jetzt die verschiedenen Hautstrukturen der Zecke mit denjenigen anderer Arthropoden zu vergleichen, so finden wir in betreff der Epidermis, daß sie, wie auch zu erwarten war, den gewöhnlichen Charakter der Arthropoden-Epidermis zeigt. Nur die obenerwähnte secretorische Funktion der Epidermiszellen steht als etwas eigenartiges da, obwohl vielleicht entsprechende Erscheinungen an den Epidermiszellen anderer benachbarter Tierformen künftig beobachtet werden dürften. Die verschiedenen Cuticulaformen der Zecke bieten wegen ihrer ungleichartigen Entwicklung Anlaß zum Vergleiche mit andern komplizierteren Cuticulastrukturen. Bei den meisten andern Milbenformen ist die Cuticula zu dünn, um auf ihre Strukturverhältnisse studiert werden zu können; die Einteilung in zwei Schichten läßt sich jedoch zumeist durchführen. Weit eingehender läßt sich die Zeckenhaut, wie zum Teil schon oben getan ist, mit der dicken verkalkten Haut der höhern Crustaceen vergleichen, welche bekanntlich Gegenstand einer ganzen Reihe mit großer Genauigkeit ausgeführter Arbeiten gewesen ist.¹⁾ Mit dem vielschichtigen Krebspanzer verglichen erscheint die Zeckencuticula mit ihren zwei Hauptschichten verhältnismäßig einfach gebaut. Eine

1) Siehe TULLBERG, Studien über den Bau und das Wachstum des Hummerpanzers, in: Svenska Vetensk.-Akad. Handl. (Ny följd), Vol. 19. Hef 1, No. 3, und BÜTSCHLI, Untersuchungen über Strukturen, Leipzig 1898, und in diesen Werken angeführte Literatur.

prinzipielle Übereinstimmung ist jedoch schon hervorgehoben worden: wie der Krebspanzer läßt auch die untere Lage der Zeckencuticula eine doppelte Streifung unterscheiden: eine vertikale, die von den protoplasmatischen Fibrillen der Haut herrührt, und eine horizontale, die von der ungleich dicken, geschichteten Zwischensubstanz verursacht wird. Außer diesen Bildungen unterscheidet BÜTSCHLI im Krebspanzer die Kanälchen, welche als spiralig gewundene Röhren sämtliche Lagen des Panzers durchsetzen. Solche Kanälchen gibt es zwar nicht in der untern Lage der Zeckencuticula; dagegen darf an die Poren der obren Cuticulaschicht erinnert werden. Noch auffallender sind nach LEYDIG's¹⁾ Untersuchungen die Hautporen von *Ixodes testudinis*, welche nach ihm schon im Leben luftgefüllt sind. Die Hautkanälchen von *Ixodes redivius* sind, wie oben erwähnt, mit einer protoplasmatischen Masse gefüllt. Ob die dünne Oberflächelage der Zeckenhaut mit der äußersten Lage des Krebspanzers vergleichbar ist, bleibt fraglich: diese bleibt, wie gesagt, zumeist ungefärbt, jene wird als besonders chromophil geschildert. Die Cuticula des Rückenschildes läßt sich mit der allgemeinen Körpercuticula leicht vergleichen. die Fibrillenstreifen in der untern, die Kanälchen in der obren Schicht sind auch hier zu sehen, wenn auch durch die stärkere Chitinisierung außerordentlich verengt. Auffallend ist die gänzliche Abwesenheit von horizontaler Schichtung in der untern Lage, was wohl auch auf Rechnung der großen Erhärtung der Zwischensubstanz gesetzt werden muß.

Gegenüber der Zweischichtigkeit der Körpercuticula ist die Einschichtigkeit derselben an den Gliedmaßen auffallend. Eine einschichtige Cuticula kommt allerdings bei niedern Arthropoden nicht selten vor und ist gewiß auch die ursprünglichste. Die Entwicklungsgeschichte der Zecken zeigt auch, daß die allgemeine Körpercuticula einfach angelegt wird. Um diese darzulegen, werfen wir einen Blick auf die Häutungen der Zecken.

Die Metamorphose der Zecken wie der Milben überhaupt zeigt bekanntlich zwei Larvenstadien, das sechsbeinige und das achtbeinige, die sich durch je eine Häutung weiter entwickeln. Die nähere Darstellung dieser Prozesse gehört zur Entwicklungsgeschichte unseres Untersuchungsobjekts: in betreff der Neubildung der Haut können aber folgende Beobachtungen zur Erklärung der oben gestellten Fragen dienen. An sehr jungen Häutungsstadien wird die neu-

1) LEYDIG, l. c., p. 382.

gebildete von der alten, durch die Histolyse ausgedehnten Cuticula deutlich geschiedenen Haut von der Epidermis und einer darüber gelegenen, dünnen, einfachen, von den Epidermiszellen wellenförmig erhobenen Cuticulaschicht gebildet. Später verdickt sich die Cuticula, ihre wellenförmigen Erhebungen vergrößern sich, indem von den Epidermiszellen zapfenförmige Ausläufer in dieselben hineindringen (Fig. 21). Das Protoplasma der Zellen sowie der Ausläufer zeigt sich sehr reich an Körnern und ist offenbar in sehr intensiver Tätigkeit, was natürlich mit der Cuticulabildung im Zusammenhang steht. An ältern Stufen findet man eine weiter fortgeschrittene Chitinisierung der Cuticula, an welcher die zapfenartigen Höhlen der Protoplasmaausläufer noch zu sehen sind. Auf dieser Stufe verbleibt die Cuticula der Extremitäten, wenigstens die Larvenstadien hindurch; an den Extremitäten der Prosopa ist, wie wir gesehen haben, die Chitinisierung der Cuticula noch stärker geworden. Die untere protoplasmareichere Lage der Cuticula scheint, wenigstens stellenweise, unter die obere durch spätere Neubildung eingeschoben zu werden (Fig. 19 links). Die protoplasmatischen Fibrillen rufen, wie gesagt, die vertikale Streifung dieser Schicht hervor, und von ihnen geht unzweifelhaft die Ausfüllung der Zwischenpartien mit Cuticularsubstanz aus. Übrigens treten schon früh erhebliche Unterschiede in der Struktur der Cuticula hervor: man beobachte z. B. die an Fig. 19 rechts abgebildete Hautpartie, welche bei jüngst ausgeschlüpften Individuen die Seiten des Körpers umgibt. Hier zeigt sich, im Vergleich zur Nachbarpartie, die untere Lage vorgeschrittener, die obere weniger entwickelt. Eingehendere Untersuchungen werden dieses Verhältnis vielleicht aufklären.

Haare und Hautdrüsen.

Die Haut der Zecken ist mit einem spärlichen Haarkleide besetzt: die weiche allgemeine Körperhaut sowohl wie das Rückenschild und die Gliedmaßen tragen einzeln stehende Haare. Am Körper sind die Haare scharf nach hinten gekrümmt, an den Gliedmaßen dagegen mehr oder weniger gerade; alle sind einfach, in eine Spitze auslaufend. In der allgemeinen Haut wie an den gepanzerten Hautteilen sind sie in der obern Cuticulaschicht eingelenkt und zwar dadurch, daß eine ringförmige Öffnung in der Haut den angeschwollenen Basalteil des Haares aufnimmt. Sie sind von hartem Chitin gebildet, brüchig und darum oft der Spitze beraubt. Über die Körperfläche sind sie spärlich zerstreut, wie PAGEN-

STECHER es abbildet; an den Gliedmaßen sind sie etwas dichter. Ihre Funktion ist wie gewöhnlich unter den Arthropoden eine doppelte: jedes Haar ist ein Sinnesorgan und steht zugleich in Verbindung mit einem secernierenden Apparat und bildet also zusammen mit diesen ein sensitiv-secretorisches System. Die wichtigsten Bestandteile desselben sind in der Epidermis gelegen, ragen aber gewöhnlich unter diese in die Körperhöhle hinein (Fig. 9). Jeder Haarbildung entspricht eine einzige secernierende Zelle von breit flaschenähnlicher Form. Ihr Inhalt macht zumeist einen sehr hellen Eindruck, was von dem massenhaften, tropfenförmig angehäuften Secret herrührt. Das Protoplasma selbst tritt in solchen Fällen nur als ein feines Netz zwischen den Secrettropfen hervor. Granulabildungen, immer in der Form sehr feiner Körner, sind auch meistens zu sehen. Ergastoplasmabildungen in Form von Stäbchen u. dgl. habe ich dagegen nicht beobachtet. Der Kern nimmt einen großen Raum in der Drüsenzelle ein. Er ist von länglicher Form mit abgerundeten Enden und oft sichelförmig gekrümmt. Sein Chromatin ist zumeist in sehr reichlichen Mengen vorhanden und in gröbere und feinere Körner und Brocken verteilt. Nucleolen sind in der Mehrzahl, 2—4, vorhanden; sie zeigen sich im Gegensatze zum Chromatin stark basophil. Die Entleerung des Secrets findet in ein oder zwei intraprotoplasmatischen Thecabildungen statt, welche wiederum durch je eine Secretcapillare durch das Protoplasma nach außen münden. Die Wände der Theken sind mit einem feinen Stäbchensaum ausgekleidet. Dicht an den Hals der secernierenden Zelle gedrückt ist eine Zelle zu sehen, welche offenbar als die Bildnerin des Haares anzusehen ist. Sie ist von ausgezogener Form und ragt wie die secernierende Zelle mit ihrem untersten, keulenförmig erweiterten Teile aus der Reihe der allgemeinen Epidermiszellen herunter. Ihr Protoplasma ist durch gröbere Körnelung und stärker acidophile Färbbarkeit von demjenigen der Epidermiszellen unterscheidbar; ihr Kern ist oval mit spärlichem, körnchenförmigem Chromatin und einfachem Nucleolus. Nach oben zu nimmt der Zellkörper eine ausgezogene Form an, dringt zusammen mit der ausführenden Partie der secernierenden Zelle in die Cuticula hinein, indem sie diese Zellverlängerung wie ein Flaschenhals umschließt. In der obern Cuticulaschicht endigt die haarbildende Zelle in dem Chitinringe, welcher die Ansatzstelle des Haares bildet. Der ausführende Kanal der secernierenden Zelle setzt sich dagegen durch das Innere des Haares fort und mündet an dessen Spitze nach außen.

Das sensible Element des Haarapparats wird aus einer bipolaren Zelle gebildet, deren einer Pol sich in das Haar fortsetzt, während der andere mit einem Nervenzweige in Verbindung steht. Das Protoplasma dieser Zelle zeigt sich ausgeprägt acidophil und äußerst feinkörnig; der Kern ist oval mit wenig Chromatin und einigen sehr kleinen Nucleolen. Außer diesen Zellen findet man noch rings um den Drüsenhals einige sehr kleine, lang ausgezogene epitheliale Zellen mit oblongen Kernen; diese werden wohl ihrer Funktion nach am besten als Stützzellen definiert.

Die Hautdrüsen der Zecken zeigen im großen ganzen dieselben Bestandteile wie diejenigen mancher andern Tracheaten. Ihre Hauptbestandteile, die haarbildende oder trichogene Zelle, das secernierende und das sensible Element sind weit verbreitete, verschiedenen Arthropoden-Formen zukommende Bildungen. Besonders auffallend ist die Übereinstimmung mit den Drüsenhaarbildungen gewisser Schmetterlingslarven.¹⁾ Bei diesen wie bei jenen ist das secernierende Element eine einzige Zelle mit mehr oder weniger differenzierten intracellulären Theca- und Secretcapillarbildungen. Bei den Raupen ist freilich oft die secernierende Zelle weit komplizierter gebaut als bei *Ixodes*: sie selbst und ihr Kern kann reich verzweigt und die Secretcapillaren entsprechend entfaltet sein, der Typus bleibt aber unverkennbar. Auch die unter den allgemeinen Epidermiszellen hervortretende trichogene Zelle ist bei den Raupen immer vorhanden und zeichnet sich durch Lage, Form und Struktur deutlich aus. Dasselbe gilt von dem sensiblen Elemente des Drüsenapparats. Um so bemerkenswerter ist es, daß die Hautdrüsen anderer Milbenformen weit mehr von denjenigen der Zecken abweichen. Bei den Hydrachniden, welche vielleicht die am reichsten entwickelten Hautdrüsen besitzen, ist der secernierende Teil von mehreren flaschenförmigen Zellen gebildet, welche von einem kolbenförmigen Chitingerüst eingefast sind und seitlich von der begleitenden Borste durch eine spaltförmige Öffnung nach außen münden. Nach SIG THOR²⁾ treten an den Gliedmaßen einiger Hydrachniden Drüsen auf, die offenbar mehr mit denjenigen der Zecken übereinstimmen; sie sind einzellig und stehen mit Hautborsten in Verbindung. Der Verfasser

1) Siehe HOLMGREN, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens morfologi hos Skandinaviska Makrolepidopterlarver, in: Svenska Vetensk.-Akad. Handl., Vol. 27, No. 4.

2) SIG THOR, Recherches sur l'anatomie comparée des Acariens prostigmatiques, in: Ann. Sc. nat. (8), Vol. 19.

gibt keine nähere Beschreibung seiner Befunde, was einen nähern Vergleich mit unserm Untersuchungsobjekt ausschließt. Bei den nächsten Verwandten der Zecken, den Gamasiden, sind nach WINKLER¹⁾ „auffallend große Zellen, Drüsenzellen“ unter der Rückendecke zerstreut in das Bindegewebe eingebettet. „Dieselben haben vielleicht die Bedeutung von Hautdrüsen. Einen Ausführungsgang habe ich an ihnen nicht beobachtet.“ Auch mit diesen Bildungen läßt sich also kein näherer Vergleich durchführen.

Über die Bedeutung der Hautdrüsen der Zecken läßt sich gegenwärtig kaum etwas Sicheres sagen. Ihr Secret tritt nie in sichtbaren Mengen an der Hautoberfläche hervor. PAGENSTECHER'S Erklärung, daß es zur Fettighaltung der Haut diene, kommt vielleicht der Wahrscheinlichkeit am nächsten. Bei den Jugendformen dient es vielleicht auch wie bei den Schmetterlingsraupen zur Beförderung der Häutungen.

Außer den obenerwähnten, über den ganzen Körper verbreiteten Hautdrüsen bietet *Ixodes* noch ein besonders lokalisiertes, durch die Haut nach außen mündendes Drüsensystem dar. Es ist unter dem Rückenschild gelegen und wird darum auch am zweckmäßigsten Subscutaldrüsensystem benannt. Es besteht aus 4 tubulösen Drüsen, welche, zu zweien jederseits vor den Mandibeln gelegen, in einen gemeinsamen Ausführungsraum ausmünden. Dieses mündet seinerseits dicht unter dem Vorderrande des Rückenschildes nach außen (Fig. 22 u. 23).

Die secernierenden Zellen dieser Drüsen machen einen ganz eigenartigen Eindruck. Sie sind von kurz cylindrischer Form, ohne Stäbchensaum und Schlußleisten. Das Protoplasma gewährt ein sehr gleichmäßig feinkörniges Aussehen, was besonders deutlich gegen das Lumen hin hervortritt. Ergastoplasmatische Bildungen in Form feiner, in der Längsrichtung der Zellen verlaufender Fädchen kommen zuweilen vor. Sie sind beinahe gleichmäßig in der Innen- und in der Außenzone verteilt. Die Secrettropfen sind klein, ganz ungefärbt, verteilen sich ebenfalls durch das ganze Protoplasma der Zelle, am wenigsten in der Nähe des Drüsenlumens, fließen nie zu größeren Massen zusammen, stehen aber durch feine Capillaren miteinander in Verbindung und entleeren ebenfalls durch solche ihr Secret ins Drüsenlumen. Wenn das Secret in höherm

1) WINKLER, Anatomie der Gamasiden, p. 335, in: Arb. zool. Inst. Wien, Vol. 7, p. 317—354.

Maße zunimmt, drängt es den Zellkern zur Seite, nicht nach dem Boden der Zelle. Der Kern ist oval, reich an Chromatin, besonders Oxychromatin, welches in unregelmäßigen Klumpen und Schollen verteilt ist. Ein einziger großer Nucleolus kommt vor. Eine Auflösung der Kernmembran in Zusammenhang mit der Secretion habe ich bei diesen Zellen nicht beobachtet. Das Secret macht einen fadenartigen Eindruck und färbt sich acidophil. Seine wahre Zusammensetzung habe ich nicht darlegen können.

Die Wände des gemeinsamen Ausführungsgangs werden von dünnem Pflasterepithel gebildet. Sie sind immer stark gefaltet, was auf eine Ausstülpbarkeit der Mündung deutet, wie sie bei den Verteidigungsdrüsen gewisser Insecten vorhanden ist.

Das oben geschilderte Drüsensystem hat, soweit es mir bekannt geworden ist, unter den übrigen Milben kein Homologon. Seine Lage ist insofern bemerkenswert, als seine Mündung genau dieselbe Lage einnimmt wie die Stigmen der prostigmalen Milben, ein Umstand, der für die bekannte Theorie von der Herleitung der Tracheen aus Hautdrüsenbildungen ein Interesse haben dürfte. Wegen der wahrscheinlichen Ausstülpbarkeit der Mündung liegt der schon oben angeführte Vergleich mit den Verteidigungsdrüsen, besonders gewisser Raupen, nahe; ob die Funktion auch dieselbe ist, mag dahingestellt bleiben. Freilich werden die Zecken gern z. B. von Vögeln gefressen. Die Secretionsbilder in den Zellen machen einen Eindruck, der auf Fettbildung deuten konnte, wenn nicht Osmiumfixierung einen ganz negativen Aufschluß in dieser Hinsicht gäbe. Die Funktion dieser Drüsen muß also als unbekannt gelten, was ja oft mit dergleichen Bildungen bei niedern Tieren der Fall ist, wenn nicht besondere Umstände, wie ihre Lage, oder auch physiologische Experimente uns auf den rechten Weg leiten können.

Die Muskulatur.

PAGENSTECHER schildert die Muskulatur des Zeckenkörpers in Zusammenhang mit den verschiedenen Organen. Angaben über die Muskeln der Mundteile und Gliedmaßen sind unter den einschlägigen Rubriken zu finden. Von der Körpermuskulatur schreibt er: „Im hohen Grade wichtig sind die Muskeln, welche sich diaphragmenartig senkrecht von oben nach unten durch den Leib spannen, sich an die vorhin geschilderten Streifen ansetzen und, wenn sie thätig sind, tiefe Falten im Hautskelet erscheinen lassen.“ Nähere An-

gaben über den histologischen Bau der Muskulatur der verschiedenen Körperregionen hat er nicht gegeben. Auch bei seinen Nachfolgern sucht man solche vergebens.

Die Muskeln der Zecken sind, wie bei den Arthropoden überhaupt, sämtlich quergestreift, zeigen aber sonst an verschiedenen Körperteilen beträchtliche histologische Unterschiede. Am zweckmäßigsten können sie unter 3 Haupttypen vereinigt werden, nämlich:
die Körpermuskeln,
die Muskeln der Mundteile und Gliedmaßen,
die Muskeln des Verdauungskanals.

Die Körpermuskeln.

Zur Körpermuskulatur werden vor allen Dingen die von PAGENSTECHER mit den oben zitierten Worten dargestellten vertikalen Verbindungsmuskeln zwischen Rücken- und Bauchdecke sowie auch die zum Tracheensystem gehörenden Muskeln gezählt. Am wichtigsten von diesen sind die erstgenannten, die vertikalen Körpermuskeln, welche die gewaltigsten Muskelmassen des Zeckenkörpers bilden. Sie sind an Horizontalschnitten des Tieres besonders deutlich als 4 paarige Gruppen, jedes aus mehreren Muskelbündeln zusammengesetzt, zu sehen: die beiden vordern Gruppen ein wenig nach vorn von der Geschlechtsöffnung, die beiden hintern, etwa dreifach größer, nach hinten von den Tracheenstigmen gelegen. An solchen Schnitten tritt auch der eigenartige Bau dieser Muskeln am auffallendsten hervor (Fig. 24). Jeder Muskel bildet einen groben vieleckigen Pfeiler und zeigt einen zentralen, kontraktilen und einen diesen umgebenden sarcoplasmatischen Teil. Der sarcoplasmatische Teil wird von einer großen Anzahl von Zellen gebildet, welche, dicht aneinander gereiht, die kontraktile Substanz auf allen Seiten umgeben. Die Zellen sind nach außen und nach den Seiten hin von deutlichen Zellgrenzen eingeschlossen; ihre Form ist nach Lage und Kontraktionszustand wechselnd, zumeist jedoch mehr oder weniger prismatisch. Ihr Protoplasma ist gleichmäßig feinkörnig und schließt nur dann und wann spärliche Tropfenbildungen ein. Die Kerne sind oval, zeigen meistens einen hellen chromatinarmen Inhalt und einen einzigen runden Nucleolus. Sind also die Sarcoplasmazellen deutlich voneinander abgegrenzt, so zeigt dagegen die kontraktile Substanz keine Zellgrenzen: die Grenzmembranen der Zellen schwinden beim Eintritt in der kontraktilen Masse, und diese ist also für sämtliche Muskelzellen gemeinsam. Sie wird von einer großen Menge parallel ver-

laufender Fibrillen gebildet, welche in eine spärliche sarcoplasmatische Zwischensubstanz eingebettet sind. Sie sind deutlich quergestreift, zeigen aber nur selten in deutlicher Weise die verschiedenen Querscheiben der typischen quergestreiften Muskulatur, was vielleicht mit dem mangelhaften Extensionszustand zusammenhängt, in welchem die Muskeln bei der Fixierung des Tieres erhalten werden.

Im Vergleich mit den Muskeln der meisten andern Arthropoden zeigen die Körpermuskeln von *Ixodes* sehr auffallende Eigenschaften. Vor allen Dingen ist es der große Reichtum an Sarcoplasma sowie dessen Lage rings um die für sämtliche Muskelzellen gemeinsamen kontraktile Substanz. Das eine wie das andere erklärt sich, wenn wir an das kontinuierliche Längenwachstum der Muskulatur denken, die ja die Größenzunahme des anschwellenden Körpers mitmachen muß. Dieses Wachstum wird hier ebensowenig wie sonst im Zeckenkörper durch Zellteilung bewirkt, sondern durch Wachstum der einzelnen Zellen, welches natürlich eine Längenvermehrung der kontraktile Substanz zur Folge hat.

Die Art, wie die Muskeln an Hautchitin inserieren, zeigt nichts besonders Auffallendes. Das Sarcoplasma folgt der kontraktile Substanz bis in die Nähe der Epidermis, wo diese in der gewöhnlichen Weise aufhört, indem die Fibrillen spitz auslaufen. Die Sehnen, mehrere an der Zahl für jeden Muskel, dringen zwischen den Epidermiszellen durch die untere Cuticulaschicht in die obere hinein, wo sie sich befestigen.

Denselben Bau wie die Körpermuskeln zeigen, wie gesagt, die Muskeln des Respirationssystems, deren Lage in Zusammenhang mit diesem besprochen werden muß. Ihre Form ist gegen das Stigma zu spitz auslaufend, und demgemäß ist die Sarcoplasmaschicht nach dem schmälern Ende zu verdünnt.

Muskeln der Mundteile und Gliedmaßen.

Gegenüber den oben dargestellten Muskeln des Körpers treten die Muskeln der Mundteile und Extremitäten durch unregelmäßige Verteilung und verhältnismäßig geringeres Vorkommen des Sarcoplasmas hervor. Besonders grundlegend ist der Unterschied nicht: mehrfach findet man bei Muskeln dieser Kategorie ebensoviel Sarcoplasma und überhaupt beinahe denselben Bau wie bei den Körpermuskeln; man findet aber auch Fälle, wo das Sarcoplasma sich hauptsächlich in der Gegend der Muskelbasis ansammelt und auf einige unregelmäßige, der kontraktile Substanz aufsitzende Er-

höhungen beschränkt ist. Sowohl Sarcoplasma wie Kerne zeigen hier denselben histologischen Charakter wie bei den Körpermuskeln. Diese verhältnismäßige Reduktion des Sarcoplasmas hängt unzweifelhaft damit zusammen, daß die fraglichen Muskeln wie ihre stark chitinisierten Ansatzstellen verhältnismäßig unbedeutend zwischen jeder Häutung wachsen. Unter denselben Umständen wie die Muskeln anderer Arthropoden vorkommend, haben sie auch mehr den allgemeinen Muskelcharakter beibehalten. Die kontraktile Substanz zeigt den gewöhnlichen Charakter der quergestreiften Arthropoden-Muskulatur sehr auffallend: die einzelnen Querscheiben treten weit deutlicher gegeneinander hervor als bei den Körpermuskeln, was vielleicht von der größern Leichtigkeit, bei ihnen Kontraktions- und Extensionszustände zu fixieren, herrührt.

Die Muskeln des Verdauungskanales.

d. h. des Ösophagus und des Lebermagens, unterscheiden sich bedeutend von den oben geschilderten Muskelformen. Im Verhältnis zur kontraktilen Substanz ist ihr Sarcoplasma sehr reduziert. Die dünnen einander kreuzenden und miteinander verflochtenen Fibrillenbündel, welche sich zwischen den Ausbuchtungen der Epithelzellen an die Membrana propria gedrückt heranziehen, zeigen nur selten einen von einer ganz dünnen Protoplasmaschicht umgebenen Kern. Kern und umgebendes Sarcoplasma liegen bei den Muskeln dieser Art stets von den Fibrillen umgeben, mitten in dem Bündel.

Die Muskulatur des Lebermagens zeigt an Schnitten nur ein Gewirr sich kreuzender Fibrillen, welche zwischen den Ausbuchtungen der Epithelzellen an der Membrana propria gedrückt umherschmiegen und unter welchen hier und da einige mit etwas Sarcoplasma umgebene Kerne zu sehen sind (s. Textfig. A und Fig. 10). An Flächenpräparaten, welche mit EHRlich's Methyleneblaumethode gefärbt wurden, läßt sich dagegen der Bau dieser Muskeln besser überblicken (Textfig. B). Man bekommt an solchen Präparaten zu sehen, daß die Darmmuskulatur in der Tat ein netzförmig verzweigtes, den Magen und ihre Divertikel umspinnendes Syncytium darstellt. An den Maschen dieses Netzes treten besonders die Ringmuskeln kräftig hervor: sie umgeben wie Tonnenbänder die Magendivertikel und sind untereinander durch weit schwächere Längsmuskeln verbunden. Beide Arten von Muskeln verzweigen sich übrigens vielfältig und geben darum zu allerlei dem Bedarfe der einzelnen Magenpartien entsprechenden Kombinationen Anlaß. Hier und da sieht man einen

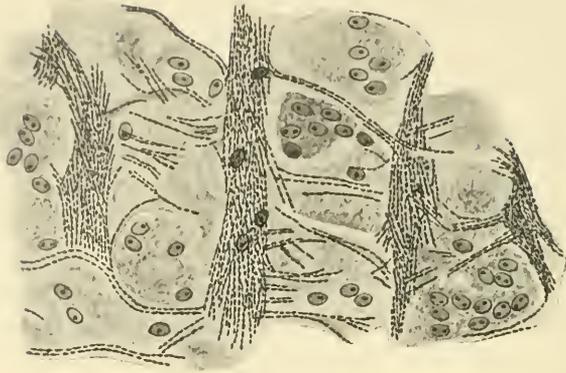


Fig. A.

Aus einem Schnitte durch den Lebermagen: Muskelbündel mit zwischenliegendem Epithel. Alkohol-Chloroform-Eisessig; Eisenhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

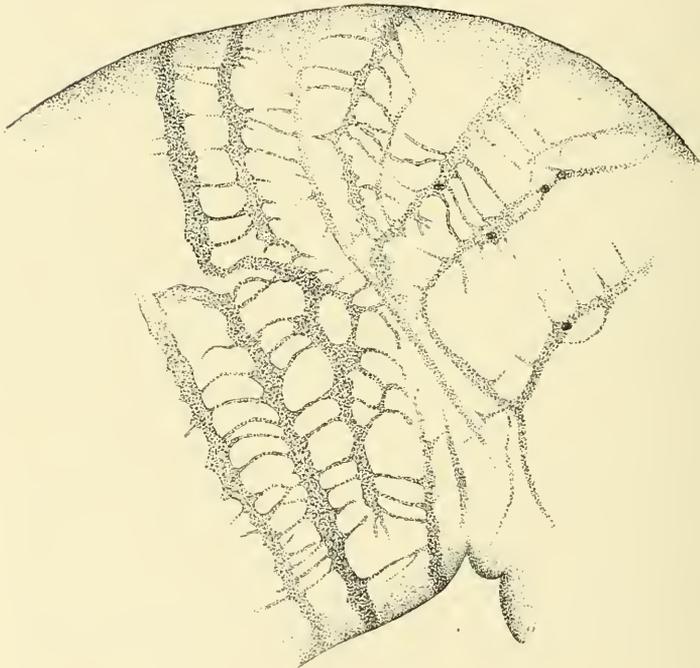


Fig. B.

Aus einem Flächenpräparate des Lebermagens, EHRlich's Methyleneblaumethode. Muskelsyncytium gefärbt.

Kern in der Masse des Muskelsyncytiums eingebettet. Um die kontraktile Substanz näher zu studieren, müssen wir zur Schnittmethode zurückkehren. Wir finden dann, wie gesagt, Bündel von Fibrillen, welche sich kreuzen und in deren Mitte die Kerne, von etwas Sarcoplasma umgeben, gelegen sind. Besonders in den Kreuzungen der Fibrillenbündel sind die Kerne zu sehen, und von diesen geht vermutlich auch der die Erweiterung des Magens folgende intensive Zuwachs der Muskeln aus. Kern und Sarcoplasma zeigen übrigens an und für sich kleine besondere Eigentümlichkeiten gegenüber den oben geschilderten Muskeltypen; die Fibrillen zeichnen sich durch ihre verhältnismäßige Feinheit aus.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind von Fräulein ESTER JOHANSSON in Stockholm mit Hilfe einer ABBE'schen Camera und ZEISS'scher apochromatischer Linsen und Kompensationsokulare gezeichnet worden. Unten sind die Vergrößerungen jeder einzelnen Figur angegeben: S. = Objektivsystem, O. = Okular. Die Fixierungs- und Färbungsmethoden sind ebenfalls angeben.

Tafel 26.

Fig. 1. Aus einem Schnitte durch ein Magendivertikel. Pseudopodienartige Verlängerungen der Verdauungszellen. Die Blutmasse des Magens ist von Krystallen gefüllt. S. 8, O. 8. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Toluidin-Erythrosin.

Fig. 2. Aus einem Schnitte wie oben. Verdauungszellen mit ihren Verlängerungen sowohl nach innen wie nach außen. Secrettropfen und Leucocyten in der Körperhöhle. Links Epidermis. S. 2, O. 4. Behandlung wie oben.

Fig. 3. Eine Verdauungszelle. Auflösung der Kernmembran. In der umgebenden Blutmasse 2 Kerne weißer Blutkörper. Vergr. und Behandlung wie Fig. 2.

Fig. 4. Verdauungszelle einen Blutkrystall spaltend. Vergr. und Behandlung wie Fig. 1.

Fig. 5. Aus einem Schnitt durch die Speicheldrüse. Längsschnitt eines Alveolus und des Hauptausführungsgangs. Seitlich von der Alveole Leucocyten. S. 2, O. 4. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Thiazinrot R-Toluidin.

Fig. 6. Längsschnitt durch einen Speicheldrüsenalveolus nebst Ausführungsgang. Vergr. und Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 7. Querschnitt durch den untern Teil eines Drüsenalveolus. Die KlappenVorrichtung quergeschnitten. S. 2, O. 8. Behandlung wie Fig. 6.

Fig. 8. Schnitt durch die Haut. Epidermis und die beiden Cuticulaschichten, secernierende und trichogene Zelle. Vergr. und Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 9. Schnitt einer Hautdrüse. Secernierende Zelle mit abgeschnittenem Kerne, Thecabildungen und Secretcapillaren. Zwischen den letztgenannten das sensible Element. S. 2, O. 6. Behandlung wie Fig. 5.

Tafel 27.

Fig. 10. Schnitt durch ein Magendivertikel. Epithel und Muskulatur. S. 2, O. 4. Alkohol-Chloroform-Eisessig, Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

Fig. 11. Schnitt durch den Fundusteil eines Speicheldrüsenalveolus. Paranucleolen in den Fermentzellen. S. 2, O. 4. Alkohol absolutus, Thionin.

Fig. 12. Schnitt durch Speicheldrüsen, Mündungszellen, links entleerte mit Ergastoplasmafibrillen, rechts mit Graauula. S. 2, O. 4. Kaliumbichromat-Formalin, Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

Fig. 13. Schnitt durch die Analöffnung. S. 8, O. 8. Behandlung wie Fig. 10.

Fig. 14. Querschnitt durch das Excretionsorgan. S. 2, O. 4. Chromosmiumessigsäure, Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

Fig. 15. Schnitt durch die Epidermis. Secretionsbilder und Insertion eines Muskels. Vergr. und Behandlung wie Fig. 10.

Tafel 28.

Fig. 16. Schnitt durch die Cuticula. S. 2, O. 6. GOLGI-Behandlung.

Fig. 17. Schnitt durch das Grenzgebiet zwischen oberer und unterer Cuticulaschicht. S. 2, O. 8. Behandlung wie Fig. 10.

Fig. 18. Schnitt durch den Rückenschild. Vergr. und Behandlung wie Fig. 16.

Fig. 19. Hautschnitt. Neubildung der Haut zwischen 2. Larvenstadium und Prosopon. S. 2, O. 6. Behandlung wie Fig. 10.

Fig. 20. Schnitt wie Fig. 19; weiter fortgeschrittenes Stadium. Gefaltete obere Cuticulaschicht, Ausführungsgang einer Hautdrüse. Vergr. und Behandlung wie Fig. 19.

Fig. 21. Hautschnitt. Neubildung der Haut zwischen 1. und 2. Larvenstadium. S. 2, O. 8. Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 22. Längsschnitt der Subscutaldrüse. Gemeinsamer Ausführungsgang und 2 Tubuli sichtbar. Rechts Querschnitt der Mandibel. S. 8, O. 8. Behandlung wie Fig. 5.

Fig. 23. Tubulus der Subscutaldrüse. S. 2, O. 4. Platinchlorid-osmiumessigsäure, Eisenalaunhämatoxylin-Säurefuchsin-Orange G.

Fig. 24. Querschnitt eines Körpermuskels. Vergr. und Behandlung wie Fig. 10.

Nachdruck verboten.
Übersetzungsrecht vorbehalten.

Die postembryonale Entwicklung des Darmkanals bei den Trichopteren (*Anabolia laevis* ZETT.).

Von

Ernest Alex L. Russ.

Mit Tafel 29–32.

Im Jahre 1864 hat WEISMANN mit seiner grundlegenden Arbeit über die Metamorphose der Musciden ein neues und vielseitiges Untersuchungsfeld eröffnet, und bald folgte ihm auf derselben Bahn eine Reihe von Forschern, die auch der sich während der Metamorphose im Darm abspielenden Histolyse und Histogenese mehr oder weniger Aufmerksamkeit schenkten.

So hat GANIN¹⁾ (1876) diese Vorgänge bei mehreren Dipteren, Lepidopteren, Hymenopteren und Coleopteren untersucht, FRENZEL (1886) erwähnt bei den Hymenopteren nur beiläufig eine partielle Abstoßung der Epithelzellen im Mitteldarme und den Ersatz derselben durch gleichartige Zellen, bevor das gesamte Epithel abgestoßen und durch ein anderes ersetzt wird, KOWALEWSKY (1887) und VAN REES (1889) haben bei den Musciden, CASAGRANDE²⁾ (1888)

1) Da die Arbeit GANIN's russisch geschrieben ist, können wir uns über seine Mitteldarmuntersuchungen nur aus dem kurzen Referat, das sich in RENGEL's Arbeit über *Tenebrio* findet, eine Vorstellung bilden.

2) Die Arbeit von CASAGRANDE wurde, soviel ich weiß, bis jetzt noch nirgends berücksichtigt, darum werde ich in einigen Zeilen näher auf sie eingehen. Nach CASAGRANDE ordnen sich die Epithelzellen des larvalen Mitteldarms bei der Larve, die sich eben eingesponnen und ihren Darm entleert hat, in einem einschichtigen Epithel an, ihre Kerne wandern gegen den innern Rand der Zellen, bald tritt an der Basis für je eine Zelle noch ein Kern auf, sodaß auf diese Weise in einer Zelle zwei Kerne

bei *Sericaria mori*, RENGEL (1897) bei *Tenebrio molitor*, Verson (1898) bei *Sericaria mori*, KARAWALEW (1899) bei *Anobium paniceum* und andern Hymenopteren, ANGLAS (1901) bei *Vespa* und *Apis*, VANEY (1900 und 1902) bei den Dipteren. PÉREZ (1903) bei den Hymenopteren (*Formica rufa* L.) und endlich DEGENER (1900 u. 1904) bei *Hydrophilus* und *Cybister* weitere Nachforschungen angestellt.

sich befinden; nachher beginnen die Zellen stark zu proliferieren. C. findet die Proliferationsprodukte im Lumen, einzeln oder in Gruppen vereinigt. Er sagt aber nicht, ob diese Produkte einen gelben Körper bilden, es scheint, daß er nie etwas derartiges gesehen hat. Weiter findet er bei der jungen Puppe an der Grenze zwischen dem Vorderdarm und dem Mitteldarm sowie zwischen diesem und dem Enddarm je zwei Zellenmassen (sicher den gelben Körper); in derselben Zeit erleiden die Zellen, welche proliferiert haben, eine Verjüngung: „ci danno adunque un esempio di ringiovanimento cellulare“. Und „Nella crisalide di 4—5 giorni si trova così formato l'epitelio dell' intestino medio, che perdorerà nella farfalla.“ Auf diesem Epithel bildet sich auch eine Cuticula (Stäbchensaum). Die Zellenmassen (je 2), die er an der Grenze des Mittel- und Vorderdarms ebenso an der Grenze des Mitteldarms und Enddarms gefunden hat, bekommen im Innern je ein winziges Lumen, und er sagt dann weiter: „si osserverà chiaramente che le due masse vanno man mano assumendo la forma di due cerchi, due veri cerchi d'epitelio, i quali s'ingrandiscono, si accostano, e nelle rispettive superfici interni formano una quantità di anse. Seguitando ad avvicinarsi, i due cerchi epiteliali si toccano, si fondono, e le due metà interne danno un anello epiteliale ben distinto dell' altro che è formato dalle due metà esterni dei due cerchi epiteliali primitive.“ So besteht nach ihm in einer gewissen Zeit auf Querschnitten die Mitteldarmwand aus drei konzentrischen epithelialen Kreisen (Schichten) mit kreisförmigen Zwischenräumen: Die äußere alte Schicht, die sich bei dem Schmetterlinge erhält, eine innere Schicht, die sich erhält und das Vorder- und Enddarmepithel bilden wird — wie? darüber sagt der Verfasser nichts — und die neue äußere Schicht, zwischen den beiden andern Schichten, welche zur Auflösung und vollständigen Zerstörung bestimmt ist. — Zuletzt kommt er zu der Schlußfolgerung: „che cioè l'epitelio dell' esofago e dell' intestino posteriore dell' insetta perfetta derivi dell' epitelio dell' intestino medio, ed in tal caso nell' insetto a completo sviluppo l'epitelio esofageo e quello dell' intestino posteriore non sarebbero più produzioni ectoblastiche, come nella larva, ma sarebbero derivazioni del l'ipoblasto, come sappiano avvenire nell' embrione pel mesenterore.“ Daß man in dem abgestoßenen larvalen Epithel (dem gelben Körper) den Ursprung des Vorder- und Enddarmepithels sehen kann, wie C. annimmt, kann man sich nicht anders erklären, als daß ihm wichtige Zwischenstadien in der Entwicklung dieses Schmetterlings fehlten. — Aus den Arbeiten Verson's über dasselbe Insect kann man ersehen, daß CASA-GRANDE seine Befunde durchaus falsch gedeutet hat.

Aus allen Arbeiten¹⁾ über die holometabolen Insecten, mögen sie speziell die Veränderungen des Darmtractus während der Metamorphose behandeln oder sie nur beiläufig erwähnen, ergibt sich von WEISMANN her bis zu DEGENER, also während eines Zeitraums von vier Jahrzehnten, daß an der Stelle des abgestoßenen larvalen Mitteldarmepithels — der Mitteldarm hat immer die Forscher mehr beschäftigt —, welches den sogenannten gelben Körper im Darm-lumen bildet, ein anderes entsteht aus Zellen, die ihren Ursprung in der Teilung der Regenerationszellen haben, die sich schon bei der Larve entweder in Nestern (Krypten) oder in den sog. Kryptenschläuchen befinden. — Nachdem dieses neue Epithel in seiner Beschaffenheit gewisse Veränderungen erlitten hat, ohne daß es wieder gänzlich abgestoßen worden wäre, um einem neuen Platz zu machen, bleibt es bis zu dem vollständigen Insect erhalten; die Forscher haben also in ihm schon das imaginale Epithel gesehen.

DEGENER stellt auf Grund der von Verson bei *Sericaria mori*²⁾ und in derselben Zeit von MÖBUSZ (1897) bei der *Anthrenus*-Larve,³⁾ wie von BIZZOZERO (1893) und RENGEL (1898) bei der Imago gefundenen Tatsachen die Frage auf [p. 647] „warum diese Umgestaltung des Darmcanals, welche sogar in periodischer Wiederholung den Darm der Imago betrifft, obwohl hier aus gewissen Gründen die Häutung wegfällt, sich bei der Häutung der Larve zur Puppe einerseits und der Häutung der Puppe zur Imago anderseits nicht jedesmal wiederholt, sondern in einen Vorgang zusammengezogen werde, welcher am Darm auf der Schwelle

1) Ich glaube, daß es überflüssig ist, auf dasjenige zurückzukommen, was man schon früher gefunden hat, da in den Arbeiten von RENGEL, ANGLAS, PÉREZ, DEGENER etc. alle Ergebnisse der frühern Autoren in Form kurzer Referate besprochen sind. Besonders in der Arbeit des letztgenannten über *Cybister* (p. 645—669) findet sich auch eine kritische Erörterung der Ergebnisse seiner Vorgänger und ein Versuch, seine Befunde mit den Resultaten früherer Forschung in Übereinstimmung zu bringen. So werde ich mich nur auf seine Arbeit beschränken und nur seine Gesichtspunkte ausführlicher behandeln.

2) Verson. „Alla totale desquamazione che man mano colpisce di età in età tutto l'epitelio ventricolare della larva, ripara una produzione periodica di nuovi elementi in massa, che parte da speciali nidi di cellule embrionali disseminati nella mucosa sotto l'epitelio.“

3) MÖBUSZ, p. 116. „Auch während des Larvenlebens, und zwar während der Häutungen, finden totale Epithelregenerationen im Mitteldarme der Holometabola statt.“

von der Larven- zur Puppenperiode beobachtet wird,“ und kommt zu der Folgerung: „Es scheint also, wenn mir nicht eine dahingehende Angabe in der Literatur entgangen ist, als sei Niemand das Zusammenfallen zweier Häutungen mit einer nur einmaligen De- und Regeneration des Darmes besonders aufgefallen, sonst hätte man selbst an weniger günstigen Objecten als *Cybister* ein Puppenepithel nicht allein finden, sondern auch als solches erkennen müssen.“ —

Tatsächlich stellt er nach seinen Untersuchungen fest, daß bei *Cybister* während der Metamorphose in dem Darne, und noch besonders deutlich im Mitteldarme, je eine De- und Regeneration des Epithels für jede der beiden Häutungen stattfindet. — Im Mitteldarme der Puppe bildet sich also ein ihr eigentümliches Epithel, „welches sich von dem der Larve und der Imago unterscheidet und dessen physiologische Tätigkeit sich auf die Verdauung des gelben Körpers der Larve beschränkt“.

Diesem nur der Puppe eigenen Epithel, welches ungefähr am 4. Tage der Puppenperiode seiner Auflösung entgegengieht, aber erst nachdem die Reste des larvalen gelben Körpers in den Dünndarm übergetreten sind, gibt er den Namen: Puppenepithel. Gleichzeitig mit der Abstoßung des gesamten Puppenepithels findet auch die Abstoßung der larvalen Basalmembran in das Innere des imaginalen Mitteldarmes statt, „dessen Wand sich aus den Imaginalzellen bildet, welche durch lebhaft karyokinetische Teilungen das hierzu erforderliche Material liefern“. Und weiter „das von den Imaginalinseln losgetrennte Epithel (das Puppenepithel) bildet den von der Basalmembran umhüllten gelben Körper der Puppe, welcher an seiner Peripherie von einem Mantel abortirter Regenerationszellen und zum Teil heterogener, secundär in das Darminnere gelangter Zellen umgeben ist.“ — Das Epithel, welches jetzt das Puppenepithel ersetzt, ist das definitive Epithel, das imaginale.

In betreff des Vorder- und des Enddarmes ist er zu ähnlichen Resultaten gekommen, obwohl hier die Vorgänge nicht so ausgeprägt sind wie im Mitteldarm; er sagt: „Auch hier geht das larvale Epithel zunächst nach einer Umwandlung in das Epithel des Puppensdarmes über und erfährt dann nach vorhergegangener Reduction des Puppenepithels noch eine weitere Umformung, deren Resultat erst die Ausbildung des definitiven imaginalen Epithels ist.“

Die Tatsache, daß bei *Cybister* ein so eigenartiges Puppenepithel existiert, sowie der Umstand, daß DEGENER nach den Beschreibungen und Abbildungen verschiedener Autoren annehmen zu dürfen glaubte,

daß auch in jenen Fällen sich ein mehr oder weniger augenscheinliches Puppenepithel finden könne, haben mir den Gedanken nahe gelegt, ähnliche Untersuchungen bei den Trichopteren vorzunehmen.

Eigene Untersuchungen.

Material und Konservierung.

Das Material, dessen ich mich für das vorliegende Studium bedient habe, habe ich mir aus den verschiedenen Teichen der Umgegend Berlins beschafft und selbst bestimmt nach dem systematischen Werk von G. ULMER (1903), einem Werk, das heutzutage für die Bestimmung der Trichopteren-Larven und -Puppen allein maßgebend ist. Von den Trichopteren-Larven, die in großer Zahl die Teiche der Umgegend Berlins bewohnen, habe ich mir das Genus *Anabolia* (eine Linnophilide), da es nach dem Köcherbau leichter zu erkennen ist, mit der hier verbreitetern Species *Anabolia laevis* ZETT. gewählt. Die Larven wurden in Aquarien im hiesigen Königl. Zoologischen Institut bis zur Verwandlung in die Imagines gehalten nach den Vorschriften, die ULMER in seiner oben zitierten Arbeit gibt. Die Ergebnisse waren relativ gut, obwohl ein großer Prozentsatz, trotz meiner großen Sorgfalt, zugrunde gegangen ist. In regelmäßigen Zeitabständen habe ich reichlich Larven und Puppen fixiert, sodaß ich glaube, daß in ihrer Entwicklungsreihe keine erheblichen Lücken vorhanden sind.

Ich muß gestehen, daß die Altersbestimmung mir gewisse Schwierigkeiten verursacht hat, weil erstens die Larven versteckt in ihren Häuschen leben und also sehr schwer der Moment zu beobachten ist, in dem sie anfangen ihr Netz zu spinnen, mit dem sie die vordere Öffnung ihrer Köcher schließen; und zweitens weil selbst in dem Falle, wenn ich einige beim Spinnen ihres Netzes überrascht und so gewissermaßen ihr Alter festzustellen vermocht hatte, es bei der spätern Untersuchung der Präparate sich häufig ergab, daß die gefundenen Darmumbildungen nicht den nach dem Alter des Tieres zu erwartenden entsprachen. Gewöhnlich fand man eine gewisse Verzögerung der Darmumbildungen. Sicher muß man diese Verzögerungen der Entwicklung der Konstitution der jeweiligen Larve zuschreiben, eine gut ernährte und gesunde Larve wird sich normaler und schneller entwickeln als eine andere, die geschwächt ist, entweder

durch Mangel an ausreichender Nahrung oder durch Endoparasiten, die manchmal gefunden wurden. Diese beiden Ursachen sind wohl die hauptsächlichsten gewesen, denn alle Larven wurden unter gleichen Bedingungen gehalten.

Was die Dauer der Metamorphose anbelangt, das heißt die Zeit von dem Einspinnen in dem Köcher bis zu dem Moment des Ausschlüpfens der Imago oder, besser gesagt, der beweglichen Puppe, die kurze Zeit im Wasser umherschwimmt, bis sie eine Unterlage findet, einen Grashalm oder sonst etwas, mit dessen Hilfe sie aus dem Wasser herauskriechen kann, worauf sie, nachdem sie getrocknet und ihre Puppenhaut dorsal geplatzt ist, als vollständiges Insect erscheint, möchte ich für *Anabolia* ungefähr 20 Tage rechnen. Von diesen 20 Tagen verweilt sie ungefähr 12 im Köcher als Puppe, die übrigen 8 Tage als Larve im Ruhezustand. Ich betone noch einmal, daß diese Daten nur ungefähre sind, da zu den individuellen Schwankungen auch noch Schwierigkeiten in der Materialkontrolle hinzukommen. — E. ZANDER (1901) fand für die Puppenperiode bei *Limnophilus bipunctatus* L. (McLACH.) und *L. rhombicus* L. ungefähr 14 Tage. Ich habe parallel mit den *Anabolia*-Larven auch *L. rhombicus*-Larven gezüchtet und bin imstande, die Angaben von ZANDER für diesen Limnophiliden als richtig zu bestätigen.

In der Behandlung und Fixierung des Materials habe ich immer folgende Methoden angewendet: Die vorsichtig aus dem Köcher herausgenommene Larve bzw. Puppe wurde zuerst durch ein kurze Zeit dauerndes Untertauchen in heißem Wasser (80° C) getötet, nachher wurde sie entweder mehrmals angestochen, doch so, daß der Darm nicht verletzt wurde, oder es wurde auf beiden Seiten des Abdomens ein Streifen Integument abgeschnitten, damit die Fixierungs- und Konservierungsflüssigkeiten, in die sie zuletzt gelegt wurden, leichter und gleichmäßiger in den Körper eindringen konnten. Ich habe ferner auch die Präpariermethode des Darmes aus dem Körper in physiologischer Kochsalzlösung oder Körperflüssigkeit angewendet und nachher die Fixierung des frischen Darmes mit Hilfe der Fixierungsflüssigkeiten vorgenommen. In diesem Falle tötete ich zuerst die Larve oder die Puppe durch Chloroformdämpfe, nachdem sie aus dem Köcher herausgenommen worden war, oder, einmal herausgenommen, wurden sie in ein Gefäß mit Wasser, dem auch ein wenig Chloralhydrat zugesetzt war, geworfen. — In beiden Fällen waren die Ergebnisse fast dieselben, im ersten Falle aber war der fixierte Darm so erhalten, daß das Verhältnis der ver-

schiedenen Teile derselben zueinander dem Normalverhältnis genauer entsprach.

Als Fixierungsflüssigkeiten habe ich diejenigen benutzt, die schneller in den Körper eindringen, wie die GILSON'sche (Sublimat, Eisessig, Salpetersäure, Alkohol) und die CARNOY'sche Flüssigkeit (Absol. Alkohol 6, Chloroform 3, Eisessig 1), dann die gewöhnliche Pikrinsalpetersäurelösung und Formolpikrinsäure nach BOULIN (konz. wässrige Lösung von Pikrinsäure 15, Formaldehyd 5, Essigsäure 1). — Die besten Ergebnisse, was die Fixierung betrifft, habe ich mit Pikrinsalpetersäure, Formolpikrin und CARNOY'scher Flüssigkeit erzielt.

Das immer in Paraffin eingebettete Material wurde sagittal oder transversal 10 μ oder 5 μ geschnitten. — Bei denjenigen Larven oder Puppen, die in toto fixiert wurden, habe ich, bevor ich sie mikrotomierte, sowie sie im Paraffinblock waren, zuerst mit einem feingeschliffenen Rasiermesser diejenigen Teile weggeschnitten, die das glatte Schneiden verhindern konnten, wie die Beine, bei den Puppen auch die Flügel und andere chitinöse Platten an dem Kopf oder Abdomen, umgebettet und dann mikrotomiert. Die Längsschnitte wurden immer mit Hilfe von Mastix-Collodium (HEIDER) gemacht, indem zuerst die Schnittfläche bestrichen und dann geschnitten wurde. — Die erzielten Resultate waren immer gut.

Die Schnitte wurden mit Hämatoxylin (GRENACHER)-Eosin, Karmin-Pikrinsäure oder nach der VAN GIESON'schen Methode (Hämat.-Pikrins. und S-Fuchsin) auf dem Objektträger gefärbt, und wie DEGENER (1904) kann ich auch sagen, daß die schönsten Färbungen nach der Dreifachfärbung (VAN GIESON) erzielt wurden. Nur in besonderen Fällen, wenn ich unbedingt die Querstreifung der Darmmuskulatur konstatieren wollte, habe ich das Eisenhämatoxylin nach HEIDENHAIN angewendet, da die Pikrinsäure nicht immer für die Querstreifung zuverlässig war.

A. Der Vorderdarm der erwachsenen Larve.

In dem Ernährungskanal der erwachsenen Larve unterscheidet man drei deutlich gegeneinander abgegrenzte Regionen (Fig. 1). Die Vorderregion, gewöhnlich die engste, bildet den Vorderdarm, die mittlere, fast zylindrisch, bildet den Mitteldarm, und die hintere den Enddarm. Alle diese drei Partien sind sowohl morphologisch als auch durch die Natur und den Bau der sie bildenden Gewebe voneinander leicht zu unterscheiden.

Der Vorderdarm (Ösophagus), der sich bis in das erste Viertel des 3. Thoraxsegments erstreckt, unterscheidet sich durch seinen im allgemeinen, besonders in dem Vorderteil (Pharynx), kleinern Durchmesser von den beiden andern Regionen, insofern er durch die Nahrungsstoffe, die sich in seinem Innern befinden und noch nicht den Mitteldarm erreicht haben, übermäßig ausgedehnt wird. Seine mittlere und hintere Partie bis in die Nähe der Grenze, die ihn von dem Mitteldarm trennt, besitzt immer einen größern Durchmesser und bildet eine Art Kropf, welcher nicht die große Entwicklung und Ausdehnung der entsprechenden Region bei der Imago hat. Auf diese Region des Vorderdarms folgt gleich der Mitteldarm, welcher äußerlich von dem vordern durch eine ringförmige Einschnürung getrennt ist, welche, wie wir später sehen werden, einer Verschlussvorrichtung im Darmlumen, einer Art Cardia, entspricht.

Das Epithel (Fig. 3, 4), welches die Wand des Vorderdarmes der erwachsenen Larve bildet, ist mit einem kleinen Unterschiede in der ganz vorn gelegenen Partie, also im Kopfe, und in der Sphincterregion (Fig. 2. 5) schwach entwickelt, fast ein Plattenepithel, in welchem die Grenzlinien der mehr oder weniger abgeflachten Zellen wenig zum Vorschein kommen und in welchen die Kerne, gewöhnlich elliptisch und so angeordnet, daß ihre längere Achse parallel mit der Zelloberfläche verläuft, keine regelmäßige Verteilung haben; an einigen Stellen sind nämlich mehrere zusammengelagert, an andern vereinzelt, eine Anordnung, die sie wegen der zufällig vorkommenden Längsfalten der Vorderdarmwand zeigen.

In der oralen Gegend, im nervösen Schlundringe, wo der innere Durchmesser des Darmrohres viel kleiner ist als in der Mittel- und Endregion, ist das Lumen nicht mehr kreisförmig, sondern die Wand legt sich immer in 6 in der Form unregelmäßige Längsfalten, die mehr oder weniger ins Lumen vorspringen; in diesen Falten sind die Zellen höher und mehr cylindrisch, die radiär angeordneten Kerne oval oder nur wenig abgeflacht mit feinkörnigem von Hämatoxylin schön gefärbtem Chromatin (Fig. 2). Die Zellgrenzen sind wie feine Streifen, die von dem innern Epithelrand bis an die sehr dünne Basalmembran reichen, die allen Epithelfalten folgt und sich, unterm Mikroskop betrachtet, wie eine sehr zarte Linie zeigt. Diese Längsfalten befinden sich nur auf einer sehr kleinen Partie des Vorderdarmes, im Kopfe, und verschwinden allmählich nach hinten wie nach vorn. — In dem übrigen Teil des Vorderdarmes ist das Epithel abgeflacht bis in die Cardialsphinctergegend. Wenn

diese Darmregion mit soliden Nahrungsstoffen oder mit Wasser — die Larven leben nur unter Wasser — außergewöhnlich gefüllt ist, so erscheint die Wand im Querschnitte vollständig kreisförmig, und nur wenn die Muskulatur kontrahiert ist, zeigt die Wand eine Menge von nach dem jeweiligen Kontraktionszustand größern oder kleinern Längsfalten, die auch in Form und Zahl unregelmäßig sind.

Das Epithel des Vorderdarmes ist in seiner ganzen Ausdehnung von einer Chitinschicht bekleidet, die ebenso dick, wenn nicht noch dicker ist als die Höhe der Zellen, von denen ihre Bildung ausgeht. Die chitinöse Intima in der hintern Gegend des Vorderdarmes zeigt Gruppen von spitzigen, chitinösen Zähnen, die, braungelb gefärbt — natürliche Farbe —, alle nach hinten gerichtet sind (Fig. 4 *izh*). — In dieser Intima konnte ich manchmal zwei deutliche Schichten unterscheiden: eine gegen das Darmlumen gerichtete, hyaline, rötlichgelbe mit Pikrinsäure und S-Fuchsin gefärbte Schicht und die andere mächtigere, nur rosa mit S-Fuchsin gefärbt, zwischen dieser und der Matrix, aus übereinanderliegenden dünnern Schichten gebildet; sie zeigt nämlich feine konzentrische Strichelungen, die mit der innern hyalinen Schicht parallel verlaufen. — In der äußern, mächtigern Schicht habe ich wieder manchmal bei einigen Larven eine größere Zahl von sehr kleinen mit Hämatoxylin blau gefärbten Granula gefunden, welche der Schicht ein wenig kompaktes und spongiöses Aussehen verliehen (Fig. 3 *gr*); sicher hatte ich in diesem Falle ein Entwicklungsstadium dieser chitinösen Intima vor den Augen gehabt. — ich bin übrigens derselben Erscheinung auch im Enddarme begegnet.

Die Vorderdarmmuskulatur besteht, wie gewöhnlich bei den Insecten, aus zwei muskulösen Schichten, aus einer äußern, aus Ringfasern bestehenden Schicht, die auch stärker entwickelt ist, und einer zweiten innern Schicht aus Längsmuskelfasern. Diese Schicht ist auch verhältnismäßig schwächer entwickelt. Die Muskelfasern zeigen eine deutliche Längs- und Querstreifung. Das Sarcolemma ist immer mit S-Fuchsin gefärbt, dagegen die kontraktile Substanz immer gelb mit Pikrinsäure. Die Kerne sind weit voneinander entfernt und in die Länge gezogen, entsprechend der Faserrichtung. Außer diesen in die Länge gezogenen larvalen Kernen, welche, da sie eine größere Affinität für die Farbstoffe haben, auch dunkler gefärbt sind, findet man auch kleine, fast ovale Kerne, in Gruppen von zweien oder dreien vereinigt oder gar auch einzeln. Man sieht sie immer leichter in den Längsfasern als in den Ringfasern, weil diese viel

dünnere sind und ihre larvalen Kerne auch kleiner und mehr oval und in viel geringerer Anzahl erscheinen. Diese Kerne scheinen auch viel blässer, da das Chromatin in geringerer Menge vorhanden und meist auf die Kernmembran verteilt ist und die achromatische Substanz sich nur schwach rosa färbt. Man findet auch gewöhnlich einen Nucleolus. Diese Kerne, die von einer kleinen Menge Sarcoplasma umgeben sind, sind wahrscheinlich mit denjenigen, die von DEEGENER bei *Cybister* und von KARAWALEW bei *Lasius flavus* gefunden wurden, identisch. Sie sind also diejenigen, denen der letztgenannte den Namen „imaginale Myoblasten“ gegeben hat und die die Aufgabe haben, während der Regeneration das Kernmaterial der Muskulatur zu vermehren und so zu den Kernen der Muskulatur der Imago werden. Ähnliche Kerne habe ich auch in der Muskulatur der übrigen Teile des Darmes gefunden, und da während der Metamorphose ihre Zahl wächst, obwohl ich keine Gelegenheit gehabt habe, Teilungsfiguren zu finden, glaube ich demnach ihnen die Fähigkeit zuschreiben zu müssen, welche die obengenannten Autoren ihrem Homologon zuschreiben. Der Gegensatz zwischen den beiden Kernarten ist zu auffallend, als daß man sie zu derselben Kategorie rechnen und für sie dieselbe Funktion vermuten dürfte wie für die larvalen Kerne. — Zu diesen beiden Muskelfaserschichten in der Gehirnregion, wo die Darmwand im Querschnitte die 6 Längsfalten zeigt, kommen noch einige Paare Muskelbündel hinzu, die als Dilatatoren angesehen werden dürfen (Fig. 2 *ml*) und die sich einerseits an die Basalmembran und andererseits an die Wände der Kopfkapsel ansetzen. Hier sind ebenfalls die Fasern der Längsmuskulatur entwickelter als im übrigen Teil des Ösophagus und zeigen auf Querschnitten sehr deutlich die sog. COHNHELM'schen Felder (Fig. 2 *lm*).

Manchmal ist es mir gelungen, das Vorhandensein einer sehr dünnen mit S-Fuchsin rosa gefärbten kernlosen Membran gänzlich außerhalb der Muscularis festzustellen, einer Membran, die übrigens den ganzen Verdauungstractus einhüllt, denn ich habe sie auch in den Mitteldarm- sowie in den Enddarmregionen gefunden. — Auf Längsschnitten kann man sie als eine sehr zarte Linie, im allgemeinen rosa, sehen, welche die Ringmuskelfasern verbindet. Diese peritoneale Membran, oder vielmehr seröse Hülle, ist fast immer unterbrochen, als ob sie große Lücken hätte; auch muß ich betonen, daß ich sie nicht immer bei jeder Larve ganz deutlich gefunden habe.

Im Vorderteil des Metathorax befindet sich, wie schon gesagt, die Grenze zwischen dem Vorder- und dem Mitteldarme. Auf Querschnitten ebenso wie auf Längsschnitten findet man einen stark entwickelten Verschlussapparat, der die Funktion hat, den Rücktritt der Nährstoffe, die schon im Mitteldarme sich befinden, in den Vorderdarm zu verhindern (Fig. 5). — Dieser Verschlussapparat hat die Form einer gelappten doppelten Ringfalte, die wie ein hineinragender Zipfel in dem vordern Teile des Mitteldarmes hängt und die durch das Spiel der stark entwickelten Muskulatur dieser Region ein Öffnen und Schließen der zwischen diesen beiden Parteien des Darmkanals befindlichen Öffnung ermöglicht. — Die Zellen, welche die Ringfalte bilden, sind hoch cylindrisch, eng aneinander geschmiegt, die Grenzlinien zeigen sich als sehr feine Linien, die von der Basalmembran gegen das Innere hinlaufen. Das Protoplasma ist schwach färbbar und dichter in der Nähe der Basalmembran. Die spindelförmigen Kerne finden sich ungerähr in der Mitte der Zelhöhe. Das Epithel dieser Region unterscheidet sich also vollständig von dem Plattenepithel des übrigen Vorderdarmes, der Übergang zwischen diesen beiden Epithelien ist unvermittelt.

Im Grunde der Bucht, welche von der gelappten Ringfalte mit der Mitteldarmwand ringsherum gebildet wird, und auf der äußern Wand der Falte, direkt in der Nähe des Mitteldarmepithels, befindet sich eine Zellengruppe (Fig. 5 *ai*), die einen vollständigen Ring bildet. Diese Zellen unterscheiden sich vollständig von den andern cylindrischen, Zellen dieser doppelten Ringfalte. Ihr körneliges Plasma, welches die ganze Zelle füllt, hat für S-Fuchsin eine größere Affinität und erscheint immer dunkler gefärbt als in den andern. Die spindelförmigen Kerne, deren längere Achse die Richtung der Längsachse der Zellen einnehmen, sind nebeneinander gehäuft, sodaß man auf den ersten Blick glauben kann, daß mindestens 2 Zellschichten vorhanden sind. Sie sind reich an Chromatinkörnchen, und die achromatische Substanz ist mit S-Fuchsin gefärbt. Mit einem Worte besitzen diese Zellen, die einen vollständigen Ring bilden, das Aussehen von Zellen mit embryonalem Charakter und bilden den vordern Imaginalring, welcher schon bei der erwachsenen Larve zum Vorschein kommt. Caryokinetische Figuren konnte ich, wie ich bekennen muß, bei der erwachsenen Larve, trotz der Mühe, die ich mir gegeben habe, nicht feststellen. In der ganzen Sphinctergegend ist die Basalmembran (*bm*) rötlichgelb gefärbt, stärker entwickelt im Vergleich mit der Entwicklung, die sie im Vorderdarme

hat, und dies ist sehr natürlich, da an sie eine sehr große Zahl von Längsmuskelfasern der vordern Partie des Mitteldarmes sich ansetzen, welche als Dilatatoren dieses Verschlußapparats dienen; die Ringmuskulatur, die aus kräftigen quergestreiften Fasern besteht, die sich in der äußern ringförmigen, durch die doppelte Faltung der Wand dieser Gegend gebildeten Einschnürung befinden, hat die Funktion der Constrictoren auszuüben. Man muß noch hinzufügen, daß nicht alle Längsmuskelfasern des Mitteldarmes hier enden, indem sie sich an die Basalmembran ansetzen, vielmehr setzt sich eine große Zahl in die Längsmuskulatur des Vorderdarmes fort, indem sie die äußere ringförmige Einschnürung überspringen, früher oder später zwischen die Ringfasern und die Basalmembran eindringen und dann einen Teil der innern Längsmuskulatur bilden; weiter nach vorn machen sie den eigentlichen Vorderdarm-Längsmuskelfasern Platz. Man findet also auf einer ziemlich großen Partie des Vorderdarmes, besonders gegen sein hinteres Ende hin, auf Querschnitten auch Längsmuskelfasern außerhalb der ringförmigen.

Die chitinöse Intima (*li*) erstreckt sich auch bis auf die Ringfalte, sie unterscheidet sich aber von derjenigen der Vorderpartie durch ihre viel größere Dicke und durch Mangel an Zähnen. Sie wird allmählich dünner gegen den Imaginalring hin, wo sie uns im mikroskopischen Bilde als zartes Häutchen entgegentritt.

Wie wir sehen, kann man im Vorderdarme drei histologisch differente, wenn auch äußerlich nicht so sehr ausgeprägte Regionen unterscheiden: eine orale, in der Kopfkapsel, die die Funktion eines Leitungsrohres hat, in der Gehirngegend von dem übrigen Teil etwas mehr differenziert, dann eine zweite Region, die, mit einem abgeflachten Epithel und einer dünnen gezähnten Intima versehen, die größte Partie des Vorderdarmes umfaßt, und die hinterste Region, die den Verschlußapparat bildet und dem Orte entspricht, wo sich der Vorderimaginalring entwickeln wird.

B. Die Regeneration des Vorderdarmepithels.

Am ersten und zweiten Tage der Ruheperiode ist die Form wie die Beschaffenheit der Vorderdarmwand noch nicht von dem, was man bei der Larve findet, verschieden. Gegen den dritten Tag ist die allgemeine Beschaffenheit noch immer dieselbe wie bei der erwachsenen Larve, doch kann man auf Längsschnitten feststellen, daß im Sphincter, welcher noch die Form, die sich bei der Larve findet, beibehält, der Imaginalring eine größere Partie von der äußern

Wand der Ringfalte einnimmt. — Die Zellen sind stärker entwickelt als bei der Larve, länger, mit körneligem Plasma, welches in der Nähe des Kernes, der jetzt mehr basal liegt, eine größere Affinität für S-Fuchsin hat als der übrige nach innen gelegene Teil, welcher viel mehr Affinität für Pikrinsäure zeigt. Die Kerne sind oval geworden. Ihr granulöses Chromatin ist mehr an der Peripherie des Kernes angeordnet und färbt sich stark mit Hämatoxylin. In jedem Kerne kann man einen aus Paranauclein bestehenden Nucleolus unterscheiden, welcher ebenfalls Affinität für S-Fuchsin besitzt, denn er zeigt einen Stich ins rosa. — Eine Vermehrung der Zellelemente im Bereiche des Imaginalringes hat noch nicht stattgefunden.

Bei einer Larve von 2—3 Tagen merkt man noch, daß wegen der Kontraktion der Vorder- und Mitteldarmmuskulatur, welche schon jetzt beginnt, die lappenförmigen Fortsätze der diese Sphinctereinrichtung bildenden Ringfalte gegenseitig im Darmlumen so aneinander getreten sind, daß sie die Verbindung zwischen Ösophagus und Mitteldarm fast verschließen, sodaß höchstens eine ganz kleine Öffnung bleibt; wegen der Kontraktion der Längsmuskulatur ist besonders die äußere Wand der Falte, welche bei der Larve gegen die Mitteldarmwand gewendet war, jetzt gegen das Mitteldarmlumen gerichtet, indem sie auf seiner Längsachse senkrecht steht. Dieser Wechsel der Lage der Ringfalte zur Darmachse tritt später noch mehr hervor, da die Verkürzung des Mitteldarmes später mehr und mehr zunimmt. Indem diese Verkürzung, wie man es auf spätern Stadien konstatieren kann, immer weiter fortschreitet, bringt sie endlich ein Verschwinden der ringförmigen Einschnürung mit sich (Fig. 7), die bei der erwachsenen Larve und in den ersten Tagen ihrer Ruheperiode an der Grenze zwischen dem Vorder- und dem Mitteldarme noch vorhanden war.

Etwas später findet die Abstoßung der Intima auf der ganzen Strecke des Vorderdarmes statt. Diese Intimaabstoßung ist die unmittelbare Konsequenz der Muskelkontraktion, besonders der Ringmuscularis, die stattgefunden hat, und der darauffolgenden Vorderdarmausdehnung. — Infolge der Kontraktion sind in der Vorderdarmwand und in seiner Intima eine Menge unregelmäßiger Längsfalten entstanden, die in seiner Achse zusammenstoßen, sodaß sie von einem eigentlichen Lumen nichts mehr, höchstens nur kleine Zwischenspalten, übrig lassen. Das Epithel zieht sich später aus den Falten zurück, indem es nur in den größten Falten noch eine Gruppe von längern Zellen zeigt (Fig. 6 u. 8), die die allgemeine

Form noch nicht wieder aufnehmen konnten, weil sie von der noch in Kontraktion sich befindenden Muskulatur daran verhindert waren. Später flachen sich auch die Falten vollständig ab. — Bei derselben Larve ist zu bemerken, daß man oralwärts gehend beobachten kann, wie den Falten der Intima auch die Epithelschicht folgt, von der jene noch nicht vollständig abgetrennt ist. Und dies würde bedeuten, daß der Gang der Intimaabstoßung vom Analende des Vorderdarmes gegen das orale hin stattfindet oder, mit andern Worten, daß die Kontraktion der Vorderdarmmuscularis an dem hintern Ende des Vorderdarmes ansetzt und dann gegen das vordere Ende sich hinzieht. —

In diesem Stadium unterscheidet sich das Vorderdarmepithel von demjenigen der erwachsenen Larve nur durch die Art seiner Färbung, gewisse Abweichungen in der Form und dadurch, daß die Intima nicht mehr in Verbindung mit ihm steht. Sein körneliges Plasma nimmt verhältnismäßig sehr begierig S-Fuchsin auf, die Zellgrenzen kann man nur mit Schwierigkeit sehen, und die Zellen sind, was die Form anbelangt, dort, wo sie nicht mehr dem gegenseitigen Druck unterworfen sind, da sie nicht in so großer Zahl auftreten, fast kubisch; dort aber, wo das Epithel noch den Intimafalten folgt, sind die Zellen wegen der Kompression radiär in die Länge gezogen, die Zellgrenzen sind nur schwer und nicht in ihrer ganzen Ausdehnung zu sehen, — hier sind auch die Kerne, gewöhnlich in kleiner Anzahl, was auf eine kleine Menge von Zellen schließen läßt, ebenfalls in die Länge gezogen und radiär angeordnet. Ihre Form variiert von oval bis spindelförmig je nach dem Orte, an dem sie sich befinden. Das Chromatin erscheint in Form kleiner mit Hämatoxylin tiefblau bis schwarz gefärbter Granula in einer mit S-Fuchsin stark gefärbten achromatischen Substanz, sodaß der Grundton der Kerne auf Querschnitten rot bis ins violette erscheint. — Wegen der Kontraktion zeigt sich die Basalmembran wie eine feine mehr oder weniger gekräuselte rosa gefärbte Linie, welche die frühere enge Apposition an die Zellenbasis an den meisten Stellen verloren hat (Fig. 8 *bm*).

Ich muß noch bemerken, daß ich zwischen der abgestoßenen Intima und der Epithellage nirgends in der ganzen Vorderdarmlänge Protoplasmafetzen und Kerne gefunden habe, die aus der inneren Partie der Zellen abgerissen worden wären, als die Intima abgestoßen wurde, wie DEEGENER bei *Cybister* und PÉREZ bei *Formica rufa* L. beobachtet haben. Diese Tatsache, daß ich in diesem Stadium, ebenso wie auch in den spätern Stadien, solche Zellenreste nicht

gefunden habe, die in einer partiellen Abstoßung des larvalen Epithels ihren Ursprung hätten, führt mich zur Annahme, daß diese Abstoßung nicht stattfindet. Sollte sie aber trotzdem stattfinden, so müßte mir das Stadium, in welchem ich ihre Anwesenheit hätte feststellen können, gefehlt haben und sich so rasch abspielen oder so reduziert sein, daß zuletzt nur eine fast ungefärbte Masse ohne bestimmte Struktur zurückbleibt, welches ich nur manchmal und schwierig in dem Vorderdarmlumen feststellen konnte, die aber ebensovot anderer Natur und andern Ursprungs sein kann. — Ein anderes Moment, welches mich zu der Meinung führt, daß eine partielle Abstoßung der epithelialen Elemente überflüssig ist, ist auch die Spärlichkeit des Zellenmaterials, welche in die Zusammensetzung des Vorderdarmes von dem Imaginalring oralwärts eintritt. Niemals, außer in der Imaginalringgegend, habe ich in einem Stadium im Epithel so viel übereinander angehäufte Kerne gefunden, daß das Epithel auf Querschnitten den Anschein eines mehrschichtigen gehabt hätte, immer habe ich die Kerne auf Schnitten in einer Reihe angeordnet gefunden, voneinander entfernt und nur hier und da einige übereinander angehäuft.

In der ganz vorn befindlichen Region des Vorderdarmes sieht das Epithel noch genau wie bei der erwachsenen Larve aus.

Bei einer andern auch seit 3 Tagen in der Ruheperiode befindlichen Larve war das folgende Entwicklungsstadium zu finden.

In der Imaginalringgegend ist der ringförmige Einschnitt, welcher an der Außenseite des Darmes sichtbar war, wegen der nunmehrigen Kontraktion der Längsmuskulatur, die als Wirkung eine Verkürzung des Mitteldarmes hervorgerufen hat, fast vollständig verschwunden, sodaß auf einem Längsschnitte das Aussehen des Imaginalringes demjenigen eines ältern Stadiums, welches in Fig. 7 abgebildet ist, sehr nahe steht. Der einzige Unterschied zwischen dem in der Fig. 7 dargestellten und diesem Stadium ist der Umstand, daß der Übergang zwischen der Gegend, wo sich der Imaginalring befindet, und dem Vorderdarmepithel noch schroff ist.

Auf Querschnitten durch die Gegend des Imaginalringes, welcher an der Stelle des larvalen Sphincters sich befindet, sieht man, daß die Längsfalten, die er zeigt, nicht mehr so weit in das Lumen hineinragen, in dessen Achse sich die gefaltete Intima befindet. Die hochcylindrischen Zellen, die ihn bilden, haben einen jugendlichen Charakter. Ihr sehr dichtes Plasma färbt sich stark mit S-Fuchsin und Hämatoxylin, sodaß die Farbe eine rotviolette ist. Die runden

oder elliptischen Kerne sind infolge der Kompression, die sie durch ihre Zusammenhäufung in einem beschränkten Raume erleiden, nebeneinander und aufeinander gelagert, sodaß man glauben könnte, daß mehrere Zellschichten den Imaginalring bilden. Ihr Chromatin erscheint in Form kleinerer Granula in ihrer Mitte und etwas größerer Granula an ihrer Peripherie, die gleichsam an die Kernmembran stoßen. Hier und da findet man auch einen Nucleolus. Die achromatische Substanz zeigt keine Affinität mehr für S-Fuchsin, sodaß die Kerne im allgemeinen weniger gefärbt erscheinen.

Der große Reichtum an Kernen in dieser Gegend sowie ihr charakteristisches Aussehen nötigt mich, trotzdem es mir nicht glückte, caryokinetische Figuren zu finden, eine sehr rege Vermehrung der Zellen dieser Gegend anzunehmen, um so mehr, da die andern Autoren immer solche Figuren in dieser Gegend gefunden haben, sei es, daß sie ein günstigeres Material zur Hand gehabt haben, sei es, daß sie das Material in dem Momente fixiert haben, in welchem in dieser Region die Zellen sich sehr rege vermehrten. Daß in der Gegend des Imaginalringes eine Vermehrung durch Caryokinesis stattfindet, konnte auch ich in einem spätern Stadium feststellen, — die Zellenvermehrung wird also auch hier sich nur auf mitotischem Wege vollziehen. — Der Umstand, daß ich so selten und auch dann nur in kleiner Zahl caryokinetische Figuren gefunden habe, führt mich zur Annahme der Ansicht DEGENER'S, daß die aktive Kernteilung im allgemeinen periodisch ist und daß sie, wie man bei Pflanzen beobachtet hat, vielleicht nur nachts stattfindet, was ich allerdings nicht mehr kontrollieren konnte, da mein ganzes Material schon fixiert war und zwar bei Tage. — Die Basalmembran am Analende des Imaginalringes läßt sich als eine fein gekräuselte, schwach rosa gefärbte Linie erkennen; mehr oralwärts, doch noch im Imaginalringe, konnte ich sie nicht mehr sehen. In der eigentlichen Ösophaguspartie trachtet seine Wand die kreisrunde Form zu erlangen, indem sie sich mehr und mehr aus den von ihr und der Intima gebildeten Falten, die jetzt nur diese beibehält, zurückzieht, hier und da aber schiebt das Epithel noch eine, jetzt aber viel schwächer als früher entwickelte Verlängerung in das Darm-lumen. Die Form der Zellen ist immer eine abgeflachte, und die Kerne sind tangential wie bei der Larve angeordnet. Im Epithel sieht man dunkler gefärbte Kerne, die in der Form nicht mehr so regelmäßig und typisch wie die andern sind; man muß diese Kerne ihrem Äußern nach als senil betrachten, und ich bin dazu berechtigt,

denn ich habe hier und da, in kleiner Zahl nur (auf einem Querschnitte 3—4), Kerne gefunden, die vollständig einem caryolytischen Verfall unterworfen waren (Fig. 6 *ltr*). Da ich diese degenerierten Kerne nie abgestoßen im Lumen fand und da sie auch verhältnismäßig nur in kleiner Zahl vorhanden sind, glaube ich, daß sie später resorbiert werden, und zwar in der dem Imaginalringe benachbarten Region von den Imaginalzellen, die vom Imaginalringe her nach vorn in die Oralgegend des Vorderdarmes ziehen und die senilen Zellen seines Epithels zugleich ersetzen, und weiter nach vorn von denjenigen larvalen Zellen, die später wieder zu dem embryonalen Charakter zurückzukehren scheinen, um hier das Puppenepithel zu bilden. — Die Basalmembran läßt sich als feiner, gekräuselter, rosa gefärbter Strich erkennen. — In der ganz nach vorn gelegenen Region hat sich die Intima noch nicht von dem Epithel losgetrennt; es hat hier noch larvalen Charakter. Etwas später (4—5 Tage) wird die Intima auch in dieser Gegend abgestoßen, und die Darmwand wird kreisrund.

Am 5. oder 6. Tage sieht man folgendes: Die vollständig von der Matrix losgetrennte Intima befindet sich von einem Ende bis zum andern im Lumen des Vorderdarmes. Auf Längsschnitten hat der Imaginalring die in der Fig. 7 dargestellte Form. Seine Dicke ist nicht mehr die frühere, sodaß der Zugang von dem Vorderdarm zum Mitteldarm weit geöffnet ist; die Zahl der Zellen, die ihn zusammensetzen, ist nicht mehr so groß wie früher, was man auch auf Querschnitten durch diese Region sehen kann, wo die 4—5 Längsfalten, die er zeigt, nicht mehr die frühere Höhe erreichen. Ebenso sind in der Analregion des Ösophagus, das heißt dort, wo er an den Imaginalring stößt und wo das Epithel keine Falten mehr bildet, die Zellen cylindrischer, die Kerne gleichsam frischer und haben in ihrer Färbbarkeit, ihrem allgemeinen Aussehen mit denen des Imaginalringes große Ähnlichkeit. Ebenda konnte ich die Anwesenheit von in Caryolyse begriffenen Kernen feststellen. — Alle diese Tatsachen lassen uns in dieser Vorderdarmpartie ein Vorschreiten der jungen Zellelemente aus dem Imaginalringe in den oralen Teil erkennen. Weit nach vorne aber konnte ich trotz der Anwesenheit von caryolytischen Tropfen im Epithel keinen markierten Unterschied zwischen den larvalen, noch nicht degenerierten Kernen und denjenigen der jungen Zellen des Imaginalringes beobachten, die etwa bis hier vorgeschritten wären, sodaß man noch nicht sagen kann, wie weit nach vorne diese Regeneration geht und welches

die Charaktere sind, die uns eine Unterscheidung dieser Elemente ermöglichen. Dasselbe kann man auch von der vorne im Kopfe befindlichen Vorderdarmpartie sagen. Hier finden wir auch Kerne in caryolytischer Degeneration und Kerne, welche scheinbar schon an Ort und Stelle eine Renovation ihrer Substanz erfahren haben. So scheint die Vermutung einer lokalen Renovation mindestens eines Teiles der Larvenzellen nicht ausgeschlossen zu sein.

Bei kurz vor der Verpuppung stehenden Larven, wenn man unter der Larvenhülle schon die junge Puppe erkennen kann, findet in der Imaginalringgegend wieder eine reiche Vermehrung der Zellen statt, doch habe ich keine caryokinetischen Figuren gefunden, und als Folge ergibt sich wieder eine Verengung des Lumens dieser Region. Ebenso treten die 4 oder 5 Falten wieder sehr deutlich hervor, und die sie bildenden Zellen sind hochcylindrisch im Vergleich zu den andern, die sich in den Zwischenräumen der Falten befinden, weil die Basalmembran nicht den Falten folgt und als eine ringförmige, gekräuselte, rosa gefärbte Linie erscheint. Das Plasma der Zellen hat eine große Affinität für S-Fuchsin, eine nicht so große Affinität dafür besitzt die achromatische Substanz der Kerne. Hier und da findet man auch Kerne in Caryolysis. — Diese großen Falten machen, wenn man vom Imaginalring aus oralwärts geht, allmählich andern, ebenso hohen, aber dünnern und der Zahl nach unbestimmten Längsfalten Platz, die auch eine ziemlich große Strecke des Ösophagus einnehmen. Da das Aussehen der sie bildenden Zellelemente mit dem der Imaginalringzellen identisch ist, kann man sagen, daß die Imaginalzellen schon soweit nach vorne bis in diese Gegend vorgeschritten sind. Weiter nach vorne flachen sich die Falten mehr und mehr ab, bis sie vollständig verschwinden. Die Basalmembran läßt sich in dieser ganzen Gegend erkennen. Die Herkunft dieser Falten erkläre ich mir folgendermaßen: Das vom Imaginalring gelieferte Zellenmaterial konnte, da die Basalmembran sich nicht über ein gewisses Maß ausdehnen kann und die Muskulatur noch kontraktionsfähig ist, keine epitheliale Anordnung annehmen; infolgedessen versucht es, sich mehr und mehr nach vorne zu schieben, aber hier setzen ihm die bereits dort befindlichen Zellen einen ziemlich großen Widerstand entgegen, sodaß es endlich genötigt ist, vorläufig sich in Falten zu legen, die in das Lumen mehr oder weniger vorspringen. Im vordern Teil des Ösophagus ist das Lumen kreisrund und das Epithel von einer zarten rosa gefärbten Intima bedeckt, welche sich in die chitinöse Cuticula fortsetzt, welche die

Kopfhypodermis der sich als solche schon unter dem larvalen Integument befindenden Puppe bedeckt. — Nach hinten kann diese dünne Intima bis in die Imaginalringgegend verfolgt werden; im Lumen findet man die larvale Intima weit nach vorn geschoben, wahrscheinlich infolge der peristaltischen Kontraktionen, deren die Darmmuskulatur noch fähig ist, sowie infolge der Kontraktionen der Körpermuskulatur, da die Puppe aus der larvalen Hülle herauszuschlüpfen trachtet.

Die Tatsache, daß auch das Epithel der oralen Vorderdarmpartie schon eine Puppenintima produziert hat, nötigt uns zu der Annahme, daß hier in dieser Region eine Verjüngung ihrer Zellen in loco stattgefunden hat; ein circumoraler imaginaler Ring, welcher für diese Region junge Zellen hätte liefern können, kommt nicht vor, und da auch diese Region von derjenigen des Ösophagus, wo das Epithel sichtlich schon regeneriert ist, durch eine große Strecke getrennt bleibt, innerhalb welcher das Epithel seiner Wand noch aus abgeflachten Zellen mit senilem Aussehen besteht, wird die Annahme einer auf der Stelle stattfindenden Regeneration dieser Zellen umso begründeter.

Ich muß noch hinzufügen, daß ich bei 2 Larven, die kurz vor der Verpuppung standen, in dem Vorderdarmlumen, auf einer kleinen Strecke nur, an der Grenze zwischen Imaginalring und dem eigentlichen Ösophagus, eine Masse ohne bestimmte Struktur, mit Pikrinsäure gefärbt, gefunden habe; in dieser Masse waren neben degenerierten Kernen und caryolytischen Tropfen auch unförmige Stücke, so gefärbt (gelblich-braun) und so aussehend, daß man eher sagen könnte, es seien Fremdkörper (parasitischer Natur?), die zufällig in den Darm eingedrungen sind, und die durch ihre Anwesenheit eine partielle pathologische Abstoßung der Zellelemente hervorrufen konnten.

Bei einer jungen Puppe von ungefähr 1—2 Tagen zeigt das Epithel eine ganz andere Beschaffenheit als früher. In der Imaginalringgegend bewahren die Längsfalten ihre frühere große Entwicklung, ja man kann sagen, daß sie noch etwas größer geworden sind (Fig. 9); da diese 5 Längsfalten in den Darm noch mehr vorragen, geben sie dem Lumen die Form eines fünfzackigen Sternes, in welchem die Puppenintima von der Matrix, wohl infolge der Konservierung, abgelöst liegt. — Das Epithel ist hochcylindrisch, in den Falten noch höher. Die Zellgrenzen können, wegen der großen Affinität, die das Plasma für S-Fuchsin und Hämatoxylin hat, nur

mit Schwierigkeit in der innern das Lumen begrenzten Partie des Epithels als sehr feine, zarte, tiefrot gefärbte Striche erkannt werden. — Der innere Rand dieser Zellen setzt sich auf Querschnitten nicht ringsherum in ununterbrochener Linie fort, sondern er zeigt kleine protoplasmatische Fortsätze, welche ihm ein zackiges Aussehen geben. — Von diesen Fortsätzen kann ich nicht mit Sicherheit sagen, ob sie für dieses Stadium charakteristisch sind — auf spätern Stadien fehlen sie — oder ob sie auf traumatischem Wege im Augenblick der Fixierung oder infolge der Konservierung entstanden sind, da ich für dieses Stadium nur eine einzige Puppe gehabt habe. Ich neige mehr zu der Ansicht, daß sie Kunstprodukte sind. Die Kerne sind in großer Zahl neben und übereinander gehäuft. Ihre Form ist aber oval, das Chromatin ist nicht mehr in so großer Menge vorhanden und in größern Körnchen vereinigt, die sich der Kernmembran anlegen. Die achromatische Substanz hat keine große Affinität mehr für S-Fuchsin, sodaß die Kerne blaß sind. Ein gewöhnlich rosa gefärbtes Kernkörperchen findet man in jedem. Die Basalmembran ist nicht mehr zu erkennen. Mehr oralwärts, in der Mitte des Vorderdarmes (Ösophagusregion), haben dessen Wände das in Fig. 10 wiedergegebene Aussehen, woraus zu ersehen ist, daß das Epithel, wie bei der kurz vor der Verpuppung stehenden Larve, in das Lumen dieser Darmpartie in Form einiger Längsfalten hineinragt, sodaß das Lumen fast obliteriert ist. Die Form der Falten ist unbestimmt und ebenso ihre Zahl. Das Epithelplasma dieser Region zeigt, was ihre Färbbarkeit betrifft, dasselbe Verhalten wie in dem Imaginalring. Die Kerne sind regelmäßiger, das Chromatin etwas reicher und das Achromatin mit S-Fuchsin schwach gefärbt. Die Basalmembran zeigt sich wie eine ganz scharfe Linie, welche äußerlich die Zellschicht begrenzt. Wie in der Imaginalringgegend — besonders in ihrem Vordertheil — habe ich auch in dieser Gegend Kerne in Caryolysis gefunden. — Wenn man die Abbildungen Fig. 9, 10 u. 11 vergleicht, kann man sehen, daß in dieser Gegend eine Verengung, eine Kontraktion, stattgefunden hat, da diese Abbildungen nach Querschnitten aus derselben Serie gefertigt wurden [Fig. 9 u. 11 bei 275facher Vergrößerung, Fig. 10 bei 400facher, also fast doppelt so starker]. Diese Kontraktion ist der Ringmuskulatur zuzuschreiben, welche, obwohl man nur mit Schwierigkeit eine Querstreifung in ihr erkennen kann, doch, mindestens in einigen Fasern, kontraktionsfähig ist. — Gegen das Vorderende der Ösophagusregion derselben Puppe wird das Lumen

kreisrund, etwas dorsoventral abgeflacht und ist von einem cylindrischen Epithel begrenzt. Die dünne Intima scheint nur zufällig vom Epithel losgetrennt zu sein, weil sie den innern Umriß des Epithels, von dem sie nur durch einen sehr kleinen Zwischenraum getrennt ist, wiedergibt. Ihre Beschaffenheit an dieser Stelle unterscheidet sich durch nichts von der in der mehr nach hinten gelegenen Region. In der Oralgegend des Vorderdarmes, in der Gehirnregion zum Beispiel, ist das Lumen viel größer und das Epithel ebenfalls cylindrisch (Fig. 11).

Die Zellgrenzen sind leicht sichtbar, das Zellplasma färbt sich nicht so intensiv, und die chromatinreichen Kerne befinden sich regelmäßig angeordnet ungefähr in dem zweiten Drittel der Zellhöhe.

Von jetzt an beginnt in der ganzen Vorderdarmlänge, die Kopfregion ausgenommen, also ungefähr so weit nach vorn, wie der Kropf der Imago reichen wird, sich eine Tendenz zur Lumenerweiterung bemerkbar zu machen, die allmählich auf Kosten des Epithels dieser Region vorschreitet, welches neben einer Vermehrung der es bildenden Elemente auch eine zunehmende Reduktion erleidet, sodaß zuletzt aus einem mehr oder weniger cylindrischen Epithel, wie es sich bei der jungen Puppe fand, ein bei der ältern Puppe sehr reduziertes Plattenepithel entsteht, welches bei dem vollständigen Insect fast unverändert sich erhält.

Bei einer 3—4 Tage alten Puppe merkt man schon, daß das Vorderdarmlumen in seiner Mittel- und Hinterpartie eine Erweiterung erleidet und besonders Längsfalten, doch ohne bestimmte Ordnung, zeigt. Gegen seinen hintern Teil, gegen den Imaginalring hin, an dessen Stelle bei der alten Puppe und bei der Imago sich ein komplizierter Apparat befindet, der als Verschuß- und als Siebapparat der mehr flüssigen Nahrungsstoffe dient, welche das vollständige Insect zu sich nimmt, ist die Erweiterung am allergrößten. — Auf Längsschnitten stellt sich die Gestalt der analen Vorderdarmregion wie in der Fig. 12 dar, ist aber nicht so weit vorgeschritten, da diese Abbildung nach einem Längsschnitt von einer etwas ältern Puppe gezeichnet wurde. Im Lumen sieht man die sehr dünne Puppenintima, hier und da von der Matrix abgelöst und schwach gefärbt. Das Epithel dieser Gegend, wo die Lumenerweiterung schon angefangen hat, besteht aus Zellen, die nicht mehr cylindrisch, sondern abgeflacht und mehr kubisch geworden sind. Das Plasma nimmt sehr gierig Farbstoffe auf, sodaß die Zellgrenzen nicht sichtbar sind;

ebensowenig ist es die Basalmembran, die sicher resorbiert wurde, damit auf diese Weise den Zellen, die sich abflachen, eine Ausdehnung nach den andern 2 Dimensionen hin ermöglicht werde. Die Kerne sind sehr zahlreich, sodaß man schließen kann, daß eine Zellvermehrung stattgefunden hat; sie befinden sich nebeneinander, sind aber nie mehrere aufeinander gehäuft und haben ovale Form, oft mit der längern Achse senkrecht zur Zellhöhe; sie sind reich an Chromatin, welches sich mit Hämatoxylin tief blau färbt, sodaß die Kerne sehr dunkel aussehen. In der ganzen Vorderdarmlänge — ausgenommen die ganz vorn befindliche Region — konnte ich eine Zellvermehrung auf caryokinetischem Wege und auch die Anwesenheit von in Caryolysis befindlichen Kernen feststellen. Dies war einer von den wenigen Fällen, wo ich mit Sicherheit feststellen konnte, daß im Bereich des Vorderdarmes eine caryokinetische Vermehrung seiner Elemente stattfindet. Bis jetzt habe ich immer nur Kerne gefunden, die vor einer caryokinetischen Teilung standen; dies bzw. die große Zahl der Kerne zeigte mir, daß eine Zellvermehrung stattfindet. Die Spindelrichtung ist immer senkrecht zur Zellhöhe gerichtet, und die Spindel nimmt fast die ganze Zelle ein.

Später, bei 5 Tage alten Puppen, ist das Lumen in der Gehirngegend kreisrund. Die Wand besteht aus einer Schicht von kubischen Zellen mit körneligem Plasma. Die Kerne sind oval und radiär angeordnet, haben das Chromatin in Form von Granula, die etwas größer, aber in geringerer Anzahl vorhanden sind als früher. Hier habe ich auch Kerne in Caryolysis, aber keine caryokinetische Teilungsfiguren gefunden. Die Intima ist so wie früher. Die Basalmembran erscheint wie eine dünne tiefrot (S-Fuchsin) gefärbte Linie. Mehr nach hinten, dort wo das Lumen erweitert und das Epithel reduziert ist, habe ich sie ebenfalls nicht gefunden. In dieser Gegend, wie im übrigen Teile des Vorderdarmes, bewahrt das abgefachte Epithel den Charakter, den es schon bei der nur einen Tag jüngern Puppe gehabt hatte. Die Lumenerweiterung aber, kann man sagen, ist noch ausgesprochener geworden. Hier muß ich auch erwähnen, daß keine degenerierende Kerne mehr zu finden waren.

Schon bei der nur einen Tag jüngern, also 4 Tage alten Puppe beginnen in der hintern Region des Vorderdarmes manche Veränderungen sichtbar zu werden, welche als Endresultat die Umbildung des Imaginalringes und der benachbarten Region in den Verschlußapparat haben, welcher schon bei der ältern Puppe fertig ist und

als solcher ohne weitere Umbildungen bei der Imago erhalten bleibt. Infolge der Erweiterung der Mittel- und Endregionen des Vorderdarmes, welche zum Kropf der Imago werden, wie auch wegen der Erweiterung des vordern Theiles des Mitteldarmes, die schon früher stattgefunden hat, bemerkt man an der Außenseite des Nahrungskanals, an der Grenze zwischen diesen beiden Darmabschnitten, den Anfang einer neuen äußerlichen Ringfurche, die mit der Zeit deutlicher wird. In dem Stadium, von dem wir sprechen, ist diese Ringfurche äußerlich nicht so ausgesprochen, aber trotzdem stark genug, um auf Längsschnitten (Fig. 12) als eine ins Darmlumen hineinragende Querfalte sichtbar zu werden, die nicht nur epithelialer Natur ist, sondern eine wahre Ringfalte der gesamten Darmwand bildet, der auf der Außenseite eine Ringfurche entspricht. In dieser Gegend sieht man auf Längsschnitten (Fig. 12) einen Unterschied in der Zellhöhe: von hinten — von der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm — nach vorn zu werden die hinten kubischen Zellen mehr und mehr cylindrisch, und auf dem Kamm der Ringfalte haben sie die größte Höhe erreicht und sind zugleich am meisten gehäuft, was man aus der größern Zahl der Kerne an dieser Stelle ersehen kann. Von hier bleibt die Epithelhöhe auf der ganzen Ausdehnung der Querfalte bis zu ihrer vordersten Grenze fast dieselbe, hier geht sie in fast schroffem Übergang in das kubische Epithel der hintern erweiterten Partie des Ösophagus über. — Am vordern Teil der Ringfalte, an der Grenze des erweiterten Ösophagus, unterscheidet man in diesem Stadium mit Leichtigkeit eine Gruppe von cylindrischen Zellen, die auf Querschnitten derselben Serie als ein vollständiger nicht allzu breiter Ring zum Vorschein kommt; diese Zellen unterscheiden sich von den andern durch ihr fein körneliges Plasma, das für die Farbstoffe eine große Affinität besitzt, ebenso wie durch manche protoplasmatische Fortsätze, die ins Darmlumen hineinragen (Fig. 12 u. 13). In Fig. 13, die einen Querschnitt zeigt, sind die plasmatischen Fortsätze (*p. f.*) vom Schnitt nur an ihrer Basis getroffen, da sie lang und nach hinten gebogen sind; in ihrer ganzen Länge kann man sie nur auf einem Längsschnitt sehen, wie in Fig. 12, wo man auch erkennen kann, daß sie ebenso lang sind wie die Höhe der Zelle, die sie trägt. Diese feinen Fortsätze, je einer für eine Zelle, wachsen auf Kosten der sie tragenden Zellen und werden später, wenn sie sich chitinisieren, zu starken Borsten, die schräg nach hinten bis zur Mitte des Darmlumens in dieses hineinragen, sich gewissermaßen durcheinander wickeln und eine Art

Siebapparat bilden (Fig. 14 *ist*). Die Kerne dieser Zellen sind an die dünne Basalmembran näher herangerückt, als es in den andern Zellen der Fall ist, in welchen sie auch etwas kleiner sind. Ihr granulöses Chromatin färbt sich mit Hämatoxylin besonders intensiv, sie besitzen auch einen Nucleolus, mit S-Fuchsin gefärbt, und eine nur schwach gefärbte achromatische Substanz. — Zwischen diesem Zellenring und demjenigen, welcher von den Zellen mit der längsten Achse gebildet wird, findet man auf Querschnitten, wenn man die Serie untersucht, gegen die hintere Partie dieser Gegend hin, wieder einen vollständigen Zellenring, dessen Zellen sich von den andern durch die Abwesenheit der plasmatischen Fortsätze, durch die Lage der Kerne, die sich mehr an der Innenseite befinden, und durch ihr Plasma, welches von den Kernen nach außen hin, fast ungefärbt ist, unterscheiden. In dieser Partie des Imaginalringes bilden diese Zellen sich später in eine ringförmig geordnete, aber ganz besonders aussehende Zellengruppe um. Von diesem Stadium bis zu dem endgültigen, wie es sich bei der Imago befindet, müssen sich die weiteren Umbildungen sehr rasch abspielen, denn das oben beschriebene Stadium ist von einer ungefähr 5 Tage alten Puppe, und schon bei den 6 Tage alten Puppen habe ich das in der Fig. 14 wiedergegebene Stadium gefunden, [diese Figur ist aber nach einer 10 Tage alten Puppe gezeichnet, weil der Schnitt günstiger war], sodaß ein Zwischenstadium in meinem Material fehlt.

Aus dem Vergleiche dieser beiden Abbildungen (Fig. 13 u. 14) können wir uns nichtsdestoweniger eine Vorstellung bilden, wie das endgültige Stadium (Fig. 14) entsteht und welche Umbildungen ungefähr der ganze Imaginalring durchmachen muß, um einen so komplizierten Apparat, wie es der Verschlußapparat der Imago ist, zu bilden. Ich habe fast nur Längsschnitte verwendet, da es auf Querschnitten fast unmöglich ist, eine klare Vorstellung seines Baues zu gewinnen. — Auf Längsschnitten (Fig. 14) wird er als eine doppelwandige Querfalte sichtbar, die auf Querschnitten auch schwach gelappt erscheint. Diese doppelwandige Querfalte hängt in dem vordern Teile des Mitteldarmes. — Auch diesmal muß ich eine Vermehrung des Zellenmaterials, obwohl ich keine Teilungsfiguren gefunden habe, annehmen, da die sie bildenden Zellen sehr zahlreich sind. Als Ergebnis dieser Vermehrung fand ein Wachsen der Ringfalte statt, die jetzt ringsherum in den Mitteldarm hineinhängt, und ebenso ein schärferes Hervortreten der sich zwischen Vorder- und Mitteldarm befindlichen äußern Ringfurchen. Die Zellen des Imaginalringes, die

in dem vorstehenden in der Fig. 12 abgebildeten Stadium keine so große Verschiedenheit zeigten, haben sich nach dem Orte und der Rolle, die sie später spielen werden, spezialisiert. Die cylindrischen Zellen von der vordern Seite der Ringfalte, welche die plasmatischen Fortsätze besaßen, haben jetzt eine reduzierte, mehr kubische Form und einen Kern, der fast die ganze Breite der Zelle einnimmt. Der Kern hat sich noch mehr an die Basalmembran zurückgezogen; der von ihm aus innere Teil der Zelle hat sich chitinisiert und eine Intima produziert, auf der sich die charakteristischen Borsten (*ist*) befinden. Die Intima (*i*) ist wie überall mit S-Fuchsin rosa gefärbt, während die Borsten die natürliche Farbe, bräunlich-gelb, behalten. Der aus den cylindrischen Zellen bestehende Ring, der nach hinten gleich auf den mit den plasmatischen Fortsätzen folgte, zeigt in dem ausgebildeten Verschlußapparat eine charakteristische Gestaltung. Die Zellen haben sich außerordentlich in die Länge gestreckt, die Kerne sind spindelförmig geworden; auf Längsschnitten sieht man, daß die Zellen fächerförmig angeordnet und die Zellgrenzen leicht sichtbar sind. Nach außen, d. h. gegen ihre Basis hin, sind sie enger aneinander gedrängt, und wird der Durchmesser jeder Zelle allmählich kleiner, so bilden sie zipfelartige Gruppen, die, ringförmig angeordnet und nach hinten gerichtet, zwischen den Ringfasern der sehr entwickelten Muskulatur dieser Region hinziehen. — Diese Zipfel setzen sich in Verbindung mit dem Vorderrand des Mitteldarmes, und zwar wahrscheinlich mit dem Vorderrand der Basalmembran desselben (Fig. 14 *x*). Ich sage wahrscheinlich, weil es wegen des hier befindlichen großen Reichtums an Muskelementen sehr schwer festzustellen ist. Sehr wahrscheinlich ist es ferner, daß die Verbindung mit dem Mitteldarm auch mit Hilfe der Längsmuskelfasern der Mitteldarmmuskulatur zustande kommt, obwohl ich, trotz vieler Mühe, nie eine Muskelfaser gefunden habe, von der ich mit Sicherheit hätte sagen können, daß sie sich direkt an die Basis dieser langgezogenen Zellen ansetzt. Jedenfalls müssen wir diese Zellen samt einigen Längsmuskelfasern des Mitteldarmes als die Antagonisten der hochentwickelten Ringmuskulatur dieses Abschnittes ansehen, da auf diese Zellen, in deren Bereich auch die Intima die größte Dicke erreicht, das Maximum des Zuges der Dilatoren ausgeübt wird. Ich kann diesen Zellen keine große Widerstandsfähigkeit zuschreiben, weil ich sie meistens entweder von der Intima, die doch mit der Matrix an andern Stellen die enge Apposition beibehalten hatte, abgetrennt oder über den Kernen zer-

rissen gesehen habe, in welchem letztem Fall der abgerissene Teil noch an der Intima haftete. In diesen Fällen war der Riß sicher traumatischer Natur entweder infolge einer plötzlichen Kontraktion der Muskulatur im Augenblick der Fixierung oder infolge der Darmpräparation, in welchem Falle Verletzungen nur mit Schwierigkeit vermieden werden können. Der übrige Teil der Ringfalte, der in den vordern Teil des Mitteldarmes hineinhängt, hat seinen Ursprung in dem hintern Teile des Imaginalringes. Die Zellen haben sich vermehrt, sind aber keineswegs einer Reduktion unterlegen bei der Bildung des scheinbar niedrigeren Epithels dieses Abschnittes; sie sind gleichlang geblieben, weil aber ihre Längsachse nicht mehr senkrecht zu der Basalmembran steht, sondern schief und nach hinten gerichtet ist, scheint das Epithel nicht mehr so hoch zu sein wie früher. Das ist an der Richtung, welche die Kerne haben, und an den Zellgrenzen, die nach außen mit der Basalmembran immer einen spitzen Winkel bilden, leicht ersichtlich. Gegen das Vorderende des Verschlußapparats geht das Epithel, welches die chitinisierten Borsten trägt, direkt in das Epithel derjenigen Vorderdarmpartie über, welche den Kropf der Imago bildet. Der Kropf, der sich bis in die Kopfgegend erstreckt, hat seine größte Ausdehnung im 3. Thoraxsegment, während die Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm bei der Imago sich zwischen dem letzten Thoraxsegment und dem 1. Abdominalsegment befindet. Die Form ist die eines Sackes, welcher nach vorn hin immer enger wird. Sobald der Imaginalring die in der Fig. 12 wiedergegebene Form erreicht hat, fahren die Epithelzellen, die die Wand des Vorderdarmes in dieser Region bilden, bei einer jüngern Puppe (ungefähr 5 Tage alt), nachdem sie sich vermehrt haben, fort, nur nach zwei Richtungen hin zu wachsen, wobei die Zellhöhe immer kleiner wird, sodaß zuletzt ein Plattenepithel (Fig. 14 *oep*) entsteht, in welchem von dem Zellkörper nichts als ein feinkörniger doppeltkonturierter Streifen zu sehen ist, der dort, wo sich ein Kern befindet, etwas breiter ist. Auf diesem Epithel, welches schon das imaginale ist, hat sich bereits eine Intima gebildet, welche bei der Imago sich auf Kosten der Matrix immer weiter entwickelt, sodaß zuletzt fast nur sie in diesem Darmteile zu sehen ist, während an ihrer Außenseite vom Epithel kaum etwas sichtbar bleibt. Der ganze Kropf bildet wegen seiner großen Ausdehnung einerseits und andererseits wegen des besonders in den beiden vordern Thoracalringen verhältnismäßig geringen zur Verfügung stehenden Raumes in seinen Wänden eine Menge Längs-

und Ringfalten, die nur dann ausgeglichen werden, wenn der Kropf sich mit Nährstoffen angefüllt hat.

In der ganz nach vorn gelegenen Region, in der Gehirngegend (Fig. 15), hat das Epithel schon sein endgültiges Aussehen bekommen und erhält sich von jetzt an unverändert bis zur Imago. Das Epithel ist im Vergleich zu demjenigen einer jungen Puppe mehr reduziert, aber noch cylindrisch und zeigt kleine, unregelmäßige, oft nur aus einer kleinen Zellenzahl gebildete Längsfalten, denen die Basalmembran nicht folgt. Das Epithel hat schon eine zarte Imagointima (*i*) gebildet, während die Puppenintima (*p. i*) sich in dem Darmlumen befindet.

Der ganze Umbildungsprozeß des Vorderdarmepithels ist nach allem, was wir gesehen haben, verhältnismäßig einfach, weil der Vorderdarm der Larve ebensowohl als auch derjenige der Imago keine erheblichen Komplikationen irgend welcher Art zeigen, vielleicht den Verschlusßapparat der Imago ausgenommen, welcher etwas komplizierter erscheint, obwohl auch dieser in seinen allgemeinen Zügen demjenigen der Larve gleicht. Um zusammenzufassen: Der ganze Prozeß kann auf die Abstoßung der Chitinintima und auf eine Regeneration des teilweise der Degeneration anheimgefallenen larvalen Epithels zurückgeführt werden. Diese Regeneration findet in dem ganz nach vorn gelegenen Vorderdarmabschnitt nur auf Kosten der larvalen Zellen und ohne einen Zusatz von imaginalen Zellen statt. Da der Unterschied zwischen dem bei der Larve und dem bei der Imago Gesehenen kein großer ist, konnten auch die Umwandlungen in dieser Region keine erheblichen sein: zugleich mit der Epithelregeneration fand in der Wand dieser Region nur eine Glättung der bei der Larve befindlichen Falten statt, indem das Lumen bei der Imago kreisrund wurde. In dem übrigen Teile des Vorderdarmes ist der Umbildungsprozeß etwas intensiver: es bildet sich aus der Imaginalringgegend nach vorn hin zuerst ein Puppenepithel aus, welches sich ebenso von dem larvalen wie auch von dem imaginalen Epithel, das später seinen Platz einnehmen soll, wohl unterscheidet. Dieses Epithel hat, besonders in der hintern Gegend und im Sphincter, seinen Ursprung in den imaginalen Elementen, da sehr viele von den larvalen Zellen, welche an der Zusammensetzung dieser Region teilgenommen hatten, infolge seniler Degeneration schon sehr früh zugrunde gegangen sind. Da ich aber ihre Reste in dem Lumen nie finden konnte, glaube ich, daß sie von den jungen Imaginalzellen, die auch ihren Platz einnehmen, zu ihrem

eigenen Wachstum und Entwicklung verbraucht werden. Sobald das ganze Vorderdarmepithel wieder hergestellt ist — entweder in loco oder (hinten) durch neue imaginale Elemente —, bemerkt man sogleich den Beginn einer andern Reihe von Umwandlungen in seinen Zellen, deren Ergebnis die immer weiter fortschreitende Reduktion dieses Epithels bis zum charakteristischen Plattenepithel des vollkommenen Insects ist. — In derselben Zeit erleidet die Imaginalringgegend die oben beschriebenen Umwandlungen, um in den Sieb- und Verschlußapparat des Insectes überzugehen.

A. Der Mitteldarm der erwachsenen Larve.

Der Mitteldarm der erwachsenen Larve (Fig. 1) besitzt die Form eines Hohlzylinders, welcher an seinem hintern Ende nur sehr wenig weiter wird. Er erstreckt sich aus dem 3. Thoraxsegment bis in das 6. Abdominalsegment. Die Grenze wird äußerlich kenntlich durch die Eimmündung der 6 Vasa Malpighii.

Histologisch kann man in seiner Wand 3 Gewebearten unterscheiden: Ein Epithel, eine Basalmembran und eine Muskulatur.

Auf Längsschnitten wie auf Querschnitten durch den Mitteldarm erkennt man an der Epithelbasis, auch bei einer schwächern Vergrößerung, eine wellenförmige doppelkonturierte Linie, welche auch in den ungefärbten Präparaten wegen ihrer starken Lichtbrechung sehr leicht zu erkennen ist. Dies ist die Basalmembran oder die sogenannte Membrana (Tunica-FRENZEL) propria, die, wie wir später sehen werden, während der postembryonalen Umwandlungen nur zum Teil zu verschwinden bestimmt ist. Diese Basalmembran ist durch ihre außergewöhnliche Dicke ebenso wie durch ihr Aussehen und ihre Beziehungen zum Mitteldarmepithel nach der Beschreibung und den Abbildungen, welche RENGEL (1896) gibt, derjenigen von *Tenebrio* sehr ähnlich. — Sie ist eine ununterbrochene Membran, welche äußerlich die zylindrische Epithelwand des Mitteldarmes umhüllt. Genau so wie bei *Tenebrio* bildet sie gegen das Darmlumen vorspringende Längs- und Querfalten, deren Höhe je nach der Kontraktionsstärke der Muskulatur oder jenachdem der Mitteldarm leer oder mehr oder weniger mit Nahrungsstoffen gefüllt ist, wechselt. Diese Längs- und Querfalten sind so angeordnet, daß die Basalmembran wie bei *Tenebrio* auf einem dünnen Schmitte, welcher die Fläche des Zylinders tangential berührt, in mehr oder

weniger regelmäßige viereckige Felder zerlegt erscheint, deren längste Seite zu der Darmachse parallel läuft.

Bei Anwendung der dreifachen Färbung nach VAN GIESON konnte ich feststellen, daß sie immer nur für Pikrinsäure große Affinität hat, sodaß sie in den so behandelten Schritten wie eine dicke gelbe Linie erscheint. Sie ist gänzlich strukturlos, und ich habe nirgends eine Differenzierung in mehrere Schichten gesehen, wie sie DEGENER bei *Cybister* gefunden hat.

Die Epithelwand des Mitteldarmes besteht aus zwei verschiedenen Zellelementen (Fig. 16). Die Mehrzahl dieser Zellen ist hoch-cylindrisch (55—65 μ), und sie bilden das eigentliche Mitteldarm-epithel, sie sind secretions- und absorptionsfähig, sind also in dem Verdauungsprozesse tätig. Die andern sind in mehr oder weniger regelmäßigen Häufchen (*Kn*), die direkt auf der Basalmembran liegen, vereinigt. Diese Zellenhäufchen oder, besser gesagt, Zellen-nester — NEEDHAM (1898) hat solchen Zellenhäufchen aus dem Mitteldarmepithel der Libelluliden-Larven den Namen „nidi“ gegeben — sind von den andern ganz verschieden und gewöhnlich in den viereckigen Feldern der Basalmembran zu finden; sie liefern das Zellenmaterial, das bei der Larve die Zellen ersetzt, welche ihre Bestimmung erfüllt haben und abgestoßen wurden, und ebenso dasjenige Material, welches später während der Histogenese dieser Darmregion das Imagoepithel bildet. Darum können auch wir mit Recht die Benennung, welche FRENZEL diesen Zellen gibt, das heißt Epithelmutterzellen [s. RENGEL (1896) und FRENZEL (1882)], beibehalten. Die Zellen dieser Nester sind kleiner als die des eigentlichen Epithels und übereinander gehäuft; nicht selten kann man auch die Grenzlinien erkennen. Sie bewahren, solange sie in den Nestern sind, einen embryonalen Charakter, was man an ihrer von der andern Zellen sehr verschiedenen Färbbarkeit leicht erkennen kann. Sie nehmen die Farbstoffe immer in größern Mengen auf. — Wenn man nach der VAN GIESON'schen Methode färbt, zeigen sie eine größere Affinität für S-Fuchsin, indem ihr Plasma mehr einen Stich ins Rötliche erhält, während das Plasma der cylindrischen Zellen größere Affinität für Pikrinsäure hat und gelb gefärbt erscheint. Die Kerne der Epithelmutterzellen sind rund und reich an Chromatin, welches gierig Hämatoxylin aufnimmt, sodaß die Kerne bei einer schwachen Vergrößerung als dunkle Punkte erscheinen und ihr Chromatin nur bei stärkerer Vergrößerung als aus lauter kleinen Körnchen bestehend sichtbar wird. In den Kernen konnte

ich auch einen rotgefärbten Nucleolus erkennen. Nur in den Keimzellen der Nester habe ich auch bei der erwachsenen Larve caryokinetische Figuren gesehen. Wie schon gesagt, liefern sie dem Cylinderepithel des Mitteldarmes das erforderliche Material zum Ersatz der infolge der Verdauungstätigkeit verbrauchten Epithelzellen, während die eigentlichen, schon in bestimmter Richtung differenzierten Epithelzellen sich nicht mehr, nicht einmal amitotisch, zu vermehren vermögen [VEERSON (1897)¹⁾], was nach FRENZEL'S Ansicht²⁾ in dem Darm aller Insecten stattfinden soll. Ich wenigstens habe nie etwas derartiges gefunden. Diese cylindrischen Zellen bilden ein einschichtiges Epithel, in welchem die Grenzlinien als feine, manchmal wegen der Zusammenschumpfung bei der Fixierung gekräuselte Striche bis an die Basalmembran leicht zu verfolgen sind. Der Zelldurchschnitt ist verhältnismäßig klein. Ihr körneliges Plasma färbt sich im Vergleich zu demjenigen der Epithelmutterzellen gelb; öfter sind kleine Einschlüsse in ihm, und dann hat es ein vacuolenartiges Aussehen. Die freie Lumenfläche hat nicht immer dasselbe Aussehen. Manchmal ist sie ganz nackt und scheint gegen das Lumen hin von einer fein punktierten Linie (auf Schnitten) begrenzt zu sein (Fig. 16). Manchmal wieder wölbt sich die innere Partie des Zellkörpers in das Lumen hinein und ist ebenso von einer fein punktierten Linie begrenzt. Andere Male zeigt es einen Randsaum (Fig. 25, 5, *sts*), der sich auf die ganze Lumenfläche des cylindrischen Epithels erstreckt, nicht immer dieselbe Beschaffenheit und Dicke hat und nicht überall mit derselben Klarheit hervortritt. In diesem Randsaum kommt ich jene zur Zelloberfläche senkrechte Streifung, welche dem sog. Stäbchensaum (Härenchensaum nach FRENZEL, Plateau nach VAN GERUCHTEN, 1886) eigentümlich ist, erkennen. Unter dieser außerhalb des Zellplasmas befindlichen gestreiften Schicht, welche sich mit S-Fuchsin schwach

1) VEERSON (1897): „Gli elementi del ventricolo serbano li dimensioni pressochè eguali per tutta la vita larvale; ma, raggiunta la forma tipica di cellula epiteliale, sogliono perdere essi pure ogni attitudine alla divisione.“

2) FRENZEL (1886). „Die eigentlichen Epithelzellen im Mitteldarm der Insekten, gleichgültig ob sie dem Darmschlauche selbst oder auch dessen Ausstülpungen angehören, gleichgültig ferner ob sie dem Typus der langgestreckten Cylindereellen oder dem der rüchlichen Schleimzellen zuzählen sind, pflanzen sich auf dem Wege der direkten (amitotischen) Kernteilung (Holoschisis) fort, während die spezifischen Drüsenzellen der Krypten sich auf dem Wege der indirekten (mitotischen) Kernteilung (Karyolyse) vermehren“ (p. 293).

rosa färbt, konnte ich, aber nicht immer, eine entsprechende dichtere Schicht im Zellplasma unterscheiden. Nur selten konnte man an der Grenze zwischen diesen beiden Schichten, der extra- und der intracellulären, eine dunkle feine Linie erkennen, welche, mit starker Vergrößerung beobachtet, aus dunklen, sehr kleinen Pünktchen besteht. Nie habe ich anstatt dieses Stäbchensaumes eine homogene Schicht, wie man sie bei *Tenebrio* findet (RENGEL, 1896, fig. 2), bemerken können. Manchmal war der Stäbchensaum allerdings deutlicher, zu andern Malen verwischt oder gänzlich fehlend, aber eine so homogene Schicht, wie sie RENGEL bei einer jungen *Tenebrio*-Larve gesehen hat, habe ich nie feststellen können; das will aber nicht sagen, daß sie fehlt, und es ist wohl möglich, daß das, was RENGEL gesehen hat, ein Entwicklungsstadium dieses Gebildes ist, dem ich bei *Anabolia* nicht begegnet bin. (C. T. VORHIES¹⁾ (1905) sagt in seiner Arbeit über die Larve von *Platyphylax designatus* WALKER: „Am Anfange des Mitteldarmes erkennt man eine Veränderung in der epithelialen Natur der Zellen, welche hier cylindrisch sind und auf ihrer nach dem Lumen gerichteten Oberfläche eine leicht erkennbare peritrophe Membran tragen, deren Dicke ungefähr der der Zellen entspricht.“ Was aber VORHIES peritrophe Membran nennt, ist nichts anderes als der Stäbchensaum (FRENZEL'S Hähchensaum), eine kleine Verwechslung. Eine peritrophische Membran findet man zwar auch bei den Trichopteren (MARTYNOW, 1903), und ich habe sie auch bei *Anabolia* in Form einer oft unterbrochenen Membran gefunden, welche in dem Mitteldarmlumen die Nahrungstoffe einwickelt; diese habe ich sogar im Enddarme gefunden, wohin sie infolge der peristaltischen Darmbewegungen mit den Nahrungstoffen und Fäces gelangte. — Eine genetische Vorstufe dieser peritrophen Membran (Hülle) sieht MARTYNOW in dem sog. Stäbchensaum. Aus seinen Arbeiten über einige Trichopteren ergibt sich, daß die cylindrischen Epithelzellen des Mitteldarmes von einer gestreiften Schicht bedeckt sind, welche sowohl auf der Zellmembran als auch unter ihr zu erkennen ist. Die extracelluläre Schicht ist lichtbrechend, färbt sich kaum und zeigt sehr zarte parallele Streifen, welche sich bis an die Zellmembran erstrecken und intracellulär in diejenigen fortsetzen, welche weniger deutlich von der unter der Zellmembran liegenden Schicht gezeigt werden. Nach MARTYNOW

1) Ich zitiere nur in Übersetzung, da mir die Originalarbeit beim Niederschreiben dieser Arbeit nicht mehr zugänglich war.

ist die intracelluläre Schicht eine besonders differenzierte peripherische Plasmaschicht. Und weiter¹⁾: „Die extracelluläre Schicht ist bisweilen noch von einer scheinbar strukturlosen Membran bedeckt, welche sich von der Schicht abheben und ablösen kann, und zwar in Gestalt einzelner Auftreibungen ganzer Bezirke, oder durch einzelne Fäden mit dem Epithel verbunden bleiben“ u. s. w. — Bei dem jedesmaligen Auftreten einer solchen Membran fand MARTYNOW, daß die Regelmäßigkeit und Feinheit der Strichelung in der extracellulären Schicht mehr oder weniger beeinträchtigt wurde (also nach ihm Degenerationserscheinungen). Diese sich von dem Darmepithel ablösenden Membranen sind identisch mit den peritrophen Membranen, indem MARTYNOW in einigen Fällen beobachtete, wie die einen mit den anderen zusammenhängen.

Die von MARTYNOW beobachtete strukturlose Membran habe ich nicht feststellen können; doch habe ich geglaubt, bei dieser Gelegenheit diese Arbeit erwähnen zu müssen, da ich nach den wenigen Beobachtungen, die ich nach dieser Richtung hin gemacht habe — das Thema meiner Arbeit ist ja ein ganz anderes —, zu der Vermutung gekommen bin, daß eine gewisse Beziehung zwischen dem Stäbchensaum und der peritrophischen Membran besteht. Die Tatsache, daß der Stäbchensaum in der Zeit, wo das Epithel im Ruhezustand ist, am stärksten entwickelt ist, nötigt mich, anzunehmen, daß auch zwischen ihm und der Secretionserscheinung eine Beziehung existiert. Dasselbe ist z. B. später in dem Epithel der Puppe auch zu sehen, wenn im Darm keine Nahrungsstoffe, keine Reste mehr von dem alten abgestoßenen larvalen Epithel, welches vollständig verdaut wurde, vorhanden sind.

Die Kerne der cylindrischen Zellen unterscheiden sich von denjenigen der Epithelmutterzellen dadurch, daß sie größer und daß die Chromatinkörnchen regelmäßig in dem Kerne verteilt sind. Manchmal findet man auch je einen mit S-Fuchsin rosa gefärbten Nucleolus. Die achromatische Substanz hat weniger Affinität für die Farbstoffe als die der Kerne der Epithelmutterzellen, und daher erscheinen sie auch heller. Die Kerne befinden sich ungefähr in der

1) Da MARTYNOW's Arbeit in russischer Sprache geschrieben ist, mußte ich mich auf das Referat, welches VON ADELUNG im Zool. Ctrbl., Vol. 11 gegeben, beschränken; hieraus habe ich auch die Zitate entnommen, soweit sie für meine Arbeit in Betracht kamen.

halben Zellhöhe, manchmal auch der Basalmembran näher. In den Kernen dieser Zellen habe ich nie Krystalle oder Krystalloide (Protein) gesehen, wie FRENZEL, RENGEL und später BIEDERMANN (1898) bei *Tenebrio* und MINGAZZINI (1889) bei den Lamellicornier-Larven gefunden haben und welche nach BIEDERMANN Reservestoffe sein sollen. In manchen Zellen habe ich Kerne in seniler Degeneration beobachtet (Fig. 16 *sk*). Ihre chromatophile Substanz ist in mehr oder weniger große Tropfen zusammengeflossen. Diese Tropfen bewahren noch längere Zeit die Affinität für Farbstoffe, indem sie eine dunkle braune Farbe mit einem Stich ins Rötliche haben, und sind von einer ungefärbten Substanz eingehüllt, welche an ihrer Peripherie von einer scheinbar strukturlosen Membran begrenzt ist. Sie waren nie in großer Zahl vorhanden. Diese caryolytischen Tropfen finden sich manchmal auch frei im Plasma eingebettet.

Öfter hatte ich die Gelegenheit, dieses cylindrische Epithel in secernierender Tätigkeit zu finden (Fig. 17). Das Secret wurde gewöhnlich aus der Zelle, welche infolge der Secretaufspeicherung fast doppelt so lang wie gewöhnlich war, in Form eines in das Lumen hineinwachsenden Fortsatzes ausgeschieden. Das freie Ende dieses Fortsatzes, welcher gegen das Lumen birnförmig angeschwollen ist, trennt sich allmählich durch eine einfache Einschnürung der proximalen Partie vom Zellkörper ab, bleibt im Darmlumen frei und nimmt die Form einer größern oder kleinern Kugel an, welche eine ähnliche körnelige Struktur hat wie das Plasma. Nach der Anwendung der VAN GIESON'schen Methode konnte ich feststellen, daß diejenigen Zellen, welche noch nicht das gesamte Secret, über dessen chemische Natur ich mich nicht aussprechen kann, ausgeschieden haben, ihr Plasma in zwei verschieden gefärbte Partien getrennt haben. Die Hälfte der Zelle vom Kerne gegen die Basalmembran hin war mit Pikrinsäure hellgelb gefärbt, während das Plasma vom Kerne gegen das Mitteldarmlumen hin mehr rosaviolett (S-Fuchsin) gefärbt war, welche Farbe auch der Secrettropfen annahm, der noch nicht durch Abschnürung getrennt war.

Die Struktur des Plasmas der gelb gefärbten Hälfte, deren Secret schon abgesondert ist, während die andere innere Hälfte noch mit ihm gefüllt ist, unterscheidet sich vollständig von der Struktur der letztern. Während das Plasma der innern Hälfte in Aussehen und Struktur demjenigen secretgefüllter Zellen gleicht, hat das äußere gelb gefärbte die Struktur des Plasmas der in Ruhezustand befindlichen Zellen. — Dieses Plasma ist homogen, zeigt keine Einschlüsse,

und in ihm kann man eine Anordnung der Körnchen (Chondri) in mit der Längsachse der Zelle parallel laufenden Streifen (die sog. Plasmafäden) sehr leicht erkennen. Nach meinen Beobachtungen wurde in der Mehrzahl der Fälle, zugleich mit dem Secret, in der oben geschilderten Weise auch ein Teil des Plasmas abgesondert, doch wurde nur selten mit dem Plasma- und Secretausscheiden zugleich auch der deformierte Kern abgestoßen, in welchem Falle die ganze Zelle aus dem Epithel herausgedrängt wurde, indem der nunmehr kernlose Plasmateil, welcher die Basalmembran berührte, später durch den Druck der von den Epithelmutterzellennestern aus nachwachsenden Zellen, die im Epithel entstandenen Lücken zu füllen versuchen, in das Darmlumen abgetrieben wird. Oft findet man in dem Mitteldarmepithel der erwachsenen Larve wie in demjenigen der Puppen verschiedenen Alters Gebilde, die mehr oder weniger regelmäßig oval sind. Diese Gebilde, die im allgemeinen als im Plasma eingebettete Tropfen erscheinen, färben sich immer intensiv gelb mit Pikrinsäure. Ihr Vorkommen in einigen Epithelzellen von einem Mitteldarmende zum andern sowie die Tatsache, daß man sie auch im Mitteldarmlumen, wenn in ihm etwas zu verdauen ist, manchmal auch zusammen mit den körneligen von andern cylindrischen Zellen nach dem oben beschriebenen Modus erzeugten Secretkugeln findet, nötigt mich, diesen Gebilden eine, wenn auch scheinbar mit andern physiologischen Eigenschaften ausgestattete, secretartige Natur zuzuschreiben. Daß im Mitteldarmepithel zwei Arten von cylindrischen Zellen existierten, welche morphologisch oder durch ihr verschiedenes Verhalten zu den Farbstoffen (wie DEGENER in den Cryptenhalszellen bei der jungen Imagines von *Cybister* gefunden hat) zu unterscheiden wären, konnte ich nicht feststellen. Es ist wahrscheinlich, daß wir es nur mit einer temporären Differenzierung zu tun haben, die dadurch entsteht, daß dieselbe Zelle imstande ist, zeitweilig die eine oder die andere Secretart zu produzieren, denn ich habe nur selten auf demselben Querschnitt die beiden Arten von Secreten nebeneinander gefunden und selbst dann ohne jede Regelmäßigkeit. Wenn das Epithel in Tätigkeit war, fast immer konnte man im Mitteldarme nur eine Art Secret finden. — Man könnte zwar meinen, daß diese hyalinen Tropfen nur ein Produkt der weitem Umbildungen des andern Secrets seien, welche schon im Plasma infolge mancher noch dunkler Verdauungsprozesse stattfinden, bevor das Secret abgeschieden wurde. Nach der Art und Weise, wie diese Tropfen entstehen — ein Vorgang, dem ich folgen konnte

— haben diese Gebilde mit dem körneligen Secret nichts gemein, beide entwickeln sich absolut unabhängig voneinander. — Auf ein und demselben Querschnitte kann man die Entstehungsart dieser Gebilde verfolgen: Als erste Vorstufe in ihrer Bildung muß man die hyalinen Vacuolen betrachten, welche, gewöhnlich eine oder höchstens zwei an der Zahl, sich in manchen Zellen befinden. Der Inhalt dieser Vacuolen, die in ihrer Größe nicht den Kern überschreiten, ist durchaus hyalin und ungefärbt, sodaß man an ihm gar keine Struktur erkennen kann. Als eine gleich darauffolgende Stufe muß man diejenigen Vacuolen betrachten, welche in Form und Größe den ersten ähnlich sind, deren Inhalt sich aber mit Pikrinsäure nur ganz schwach gelb färbt. Von hier ab zeigt die zunehmende Färbbarkeit des Secrettropfens die weiteren Stufen seiner Entwicklung an. Und ganz zuletzt ist im Plasma ein Tropfen zu finden, dessen Form nur im Bereiche des Epithels weiter variieren kann. Ich muß noch hinzufügen, daß ich die farblosen und manchmal auch die schwach gefärbten Vacuolen schon in den Epithelmutterzellen, allerdings nur in den an der Peripherie des Nestes befindlichen, gefunden habe, welche eben im Begriffe sind, zu eigentlichen Epithelzellen zu werden.

Die verbreitetste Form dieser Gebilde der Epithelzellen des Mitteldarmes ist, wie ich schon gesagt habe, die sphärische. Sie zeigen jedoch einen gewissen, wahrscheinlich infolge der Verschiedenheit des von den Zellen ausgeübten Druckes entstandenen Polymorphismus, welcher auch von dem Zustande der secretorischen Zellthätigkeit abhängig ist oder auch eine Folge der Fixierung sein kann, da meine Beobachtungen sich nur auf fixiertes Material beziehen.

Fast immer befinden sich auf Längs- oder Querschnitten neben der verbreiterten kreisrunden Form auch andere Formen, welche in optischem Schnitte mehr oder weniger regelmäßig hexagonal oder dreieckig mit abgerundeten Ecken, erscheinen. Nur durch Hoch- und Herunterschrauben des Tubus konnte man bei einigen eine krystalline Form, diejenige eines Tetraeders, erkennen. — Diese Secrettropfen findet man im Plasma sowohl über dem Kerne gegen das Darmlumen hin, als auch unter ihm gegen die Basalmembran hin. — Wenn sie sich im Epithel in großer Zahl befinden, so kann man in diesem gar keine Anordnung seiner Elemente mehr erkennen. Die Kerne sind in der Mehrzahl deformiert, wegen der Secretanhäufung verlieren sie auch ihre Lage, und in ihrer Anordnung existiert keine Regelmäßigkeit mehr.

Wie im Falle der früher besprochenen Secretion, bei der mit dem abgesonderten Secret manchmal der Kern samt Protoplasma abgestoßen wurde, habe ich auch hier im Lumen runde Plasmamassen mit ihrem Kern und dem gelbgefärbten Secrettropfen gefunden. Sehr oft hatte der Kern, bevor die Zelle mit ihrem Secrettropfen aus dem Zellenkomplex abgestoßen wurde, schon eine caryolytische Degeneration erlitten, sodaß an seiner Stelle gefärbte Tröpfchen zu finden waren. Diese Erscheinung habe ich in noch größerem Maße später in dem larvalen Epithel einer in Ruheperiode befindlichen Larve beobachtet (Fig. 18 u. 19), wo das larvale Epithel in der Mehrzahl seiner Kerne um so deutlicher einen Anfang der Degeneration zeigte, obwohl es noch secretionsfähig war, da es dicht vor der Abstoßung stand. — Da man diese Gebilde auch in dem Mitteldarmlumen findet, müssen wir an einen Ausscheidungsmodus aus dem Plasma in das Lumen denken. An meinen wenigen Präparaten, die ich in dieser Richtung gemacht habe (alle meine Larven waren schon fixiert, und ich hatte kein frisches Material mehr zur Hand, um vielleicht noch manche physiologische Beobachtungen machen zu können) —, konnte ich die Anwesenheit der gelben Tropfen an verschiedenen Höhen in der Zelle feststellen, manchmal auch an dem gegen das Darmlumen gerichteten Rand der Zelle, und allem Anscheine nach gelangen sie durch eine Dehiscenz der innern Zellfläche als Folge des im Zelleninnern herrschenden Druckes (Tension) nach außen. Mit Sicherheit kann ich mich über das Wesen dieses Phänomens nicht aussprechen, und ich begnüge mich hier damit, es nur festzustellen. — Die Tatsache, daß manche dieser Produkte der Tätigkeit der Mitteldarmzellen krystallinische Form, fast die eines Tetraeders, haben, hat mich auf die Frage gebracht: Sind sie in Wirklichkeit das Ergebnis einer Secretion oder eher Excretionsprodukte, mit andern Worten, sind die Epithelzellen des Mitteldarmes bald secretionsfähig und bald excretionsfähig, oder haben manche Zellen die Rolle des Secernierens und andere die des Excernierens? Die letzte Frage ist überhaupt sehr schwer zu beantworten, denn man kann trotz der größten Mühe eine morphologische Differenzierung unter den cylindrischen Epithelzellen nicht einmal mit Hilfe der Farbstoffe nachweisen. So muß ich vorläufig annehmen, daß dieselben Zellen imstande sind, in verschiedenen Zeiten 2 verschiedenartige Secrete zu produzieren. Für ihre excretorische Natur würde die Tatsache sprechen, daß einige von ihnen krystallinische Form besitzen, und auch der Umstand, daß eine

Arbeitsteilung zwischen den Epithelzellen des Mitteldarmes und den Zellen der Vasa Malpighii sehr leicht möglich wäre, da die beiden Zellenarten dieselbe ectodermale Herkunft haben. Jedenfalls bekenne ich, daß nur eine mikrochemische Analysis der mit Pikrinsäure gelb gefärbten Produkte und ein auf physiologische Experimente begründetes, ausführliches Studium ihrer Entstehungsart eine präzise und endgültige Beantwortung dieser Frage, obwohl ich vorläufig mehr zur Annahme neige, daß sie Secrete und nicht Excrete sind, ergeben können.

Was RENGEL (p. 23) über die Muskulatur des Mitteldarmes der Larve von *Tenebrio* sagt, kann auch für die erwachsene Larve von *Anabolia* fast genau gelten, nur vielleicht mit der Einschränkung, daß die Ringmuskelfasern, die fast halb so dick sind wie die Längsfasern, keinen so ununterbrochenen Zylinder bilden, da sie oft in Abständen angeordnet und zum Teil auch durch Seitenäste verbunden sind. Wie in der Vorderdarmmuskulatur so kann man auch hier leichter in den Längs- als in den Ringfasern feststellen, daß außer den larvalen langgezogenen Kernen noch kleine, blasse, ovale Kerne, in Gruppen von 2—3 oder vereinzelt, vorhanden sind, welche die Funktion haben, mindestens einen Teil der Kerne der imaginalen Muskulatur zu produzieren. — Ich muß noch auf das, was VORHIES (1905) über die Mitteldarmmuskulatur der *Platyphylax*-Larve sagt, näher eingehen. Er schreibt: „Die Ringfasern bilden eine fast kontinuierliche Hülle und sind ungestreift.“ Da ich bei *Anabolia* eine Ringmuskulatur aus quergestreiften Fasern fand, fiel mir auf, daß bei einem nahe verwandten Insect wie *Platyphylax* (auch einem Linnophiliden), in der Ringmuskulatur des Mitteldarmes ausschließlich glatte Fasern vorhanden sein sollten. Dank der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Dr. ST. MARSHALL bekam ich 2 Exemplare von *Pl.*-Larven, von denen ich die notwendigen Präparate gemacht habe, und konnte mit Genugtuung erkennen, daß mein Zweifel begründet war. In der Tat konnte ich auf nach HEIDENHAIN (Eisenhämatoxylin) wie nach VAN GIESON gefärbten Querschnitten in den Ringmuskelfasern eine typische Querstreifung so deutlich feststellen, daß man in den isotropen Bändern auch die Zwischenscheiben sehr gut erkennen konnte. — Man erkennt zwar auch bei *Anabolia* die Querstreifung nicht immer deutlich, aber sie existiert trotzdem, und wenn man sie nicht sehen kann, so hängt das sicher mit dem Kontraktionszustand der Faser im Augenblicke der Fixierung, mit der Konservierung und der Weiterbehandlung des Materials und mit andern unbekanntem Momenten zusammen.

Außerhalb der Muskulatur existiert noch eine seröse Hülle (Fig. 17—18 *sh*), eine kernlose Membran, die auf Querschnitten als dünner Streifen von einem Längsmuskelfaser-Querschnitte zum andern hinzieht; sie ist immer schwach rosa gefärbt und oft unterbrochen.

B. Die Regeneration des Mitteldarmepithels.

Die Veränderungen, welche der Mitteldarm bei den holometabolen Insecten während der Metamorphose erleidet, sind das Ergebnis der histolytischen und histogenetischen Prozesse, die die Umbildung des larvalen Darmes in den imaginalen Darm bezwecken. Und da die Lebens- und Ernährungsart der Larve von der der Imago fast immer ganz verschieden ist, werden diese Umbildungen während der Metamorphose mehr oder weniger groß sein, je nachdem die vorhandenen Unterschiede größer oder kleiner sind. Wie gewöhnlich bestehen die Unterschiede in der Länge und Form des Darmes sowie in der histologischen Beschaffenheit seiner Wände. Bei den Trichopteren (*Anabolia*) sind die Unterschiede, was die histologische Beschaffenheit, die allgemeine Anordnung der Zellen und deren Form anbelangt, nicht groß. Auch bei der Imago findet man ein cylindrisches, dem larvalen sehr ähnliches Epithel, mit Regenerationsnestern von derselben Form und demselben Aussehen, mit einer identischen Basalmembran usw. Der größere Unterschied besteht in der Form des Mitteldarmes sowie in seiner Länge. — Ich will aber, bevor ich die Beschreibung der Umbildungsprozesse des Mitteldarmes anfangen, soweit möglich die Länge- und Formunterschiede zwischen dem larvalen und dem imaginalen Darm hervorheben. Vor allem muß ich aber betonen, daß der Unterschied zwischen der Körperlänge der Larve und der der Puppe nicht groß ist; diese variiert zwar sehr nach dem Individuum, aber eine bestimmte Zahl festzustellen ist schwierig. Ich erwähne die von KLAPÁLEK (1893) und ULMER (1903) für *Anabolia* gegebenen Zahlen, um das zu beweisen. Diese Autoren sind Systematiker, die diese Insectengruppe ausgezeichnet kennen, und sind also ganz zuverlässig. ULMER gibt für die Körperlänge der Larve 16—24 mm und für die der Puppe 17—21 mm, also ist in einem Falle die Puppe kürzer als die Larve, in dem andern extremen Falle etwas länger. KLAPÁLEK gibt für die Larve 16—20 mm, für die Puppe 17—21 mm, also diese durchschnittlich etwas länger. Über die Abdomenlänge ist bei beiden Autoren gar keine Angabe zu finden; wie ich aber feststellen konnte, ist das Abdomen der

Puppe immer ungefähr um ein Drittel kürzer als bei der Larve. Die ganze Körperlänge bleibt fast dieselbe, da der übrige Körperteil, besonders der Thorax, wo sich die Flügel und die Beine entwickeln, welche bei der Puppe und der Imago stärker sind als bei der Larve, mehr in die Länge wächst. — Mit der Verlängerung des Mitteldarmes steht es aber anders: diese hängt mit der Form, welche er später bei der Imago annehmen wird, zusammen. Nach dem, was man bei der Larve findet, wenn der Mitteldarm mäßig von den Nahrungsstoffen ausgedehnt ist, also durchschnittlich, erstreckt er sich von dem vordern Rande des Metathorax als gerades Rohr bis in das 6. Abdominalsegment hin; bei der Puppe dagegen erstreckt er sich, wenn seine Form infolge der erlittenen Umwandlungen schon diejenige ist, welche sich auch bei der Imago erhält, ohne irgend eine Windung von dem vordern Rande des 1. Abdominalsegments bis in das 5. hin; manchmal auch konnte man auf Längsschnitten an der Grenze zwischen dem 4. und 5. Abdominalsegment sein Analende finden. Sein Vorderteil ($\frac{3}{4}$) ist bei der Puppe zu einer eiförmigen Blase erweitert, der übrige Teil (das letzte Viertel) ist noch etwas enger als der entsprechende Teil bei der Larve.

Unbestreitbar hat der Mitteldarm eine Verkürzung, aber zugleich auch eine Erweiterung seines vordern Teiles erfahren, sodaß man auf den ersten Blick glauben könnte, es habe das, was während des Überganges von der Larve zur Puppe in der Länge verloren ging, bei der Erweiterung des Mitteldarmes im vordern Teil Verwendung gefunden. Wir werden aber später sehen, daß man das nicht annehmen kann, da die Verkürzung in der vollständigen Destruktion einer großen Partie des larvalen Mitteldarmes ihren Ursprung hat.

Als erstes Stadium in den Vorgängen, welche während der larvalen Ruheperiode stattfinden, müssen wir dasjenige der Abstoßung des larvalen Epithels ansehen. — Wenn der Darm der Larve, die schon in die larvale Ruheperiode eingetreten ist, noch mit Nahrungsstoffen gefüllt war, so kann sich das Mitteldarmepithel anfangs noch in secretorischer Tätigkeit befinden (Fig. 18). Ebendasselbe kann auch der Fall sein, wenn der Darm geleert war und das Mitteldarmepithel Zeichen der bevorstehenden Abstoßung an sich trägt. Die Vorgänge dieses Stadiums lassen sich etwa folgendermaßen charakterisieren: Die Epithelmutterzellen der Keimnester sind zahlreicher

geworden und treten, wenn man nach ihrer Färbbarkeit urteilen soll, deutlicher hervor als bei der Larve. Sie bewahren noch ihre charakteristische Lage in größeren oder kleineren gegen den übrigen Teil des Epithels abgegrenzten Haufen; in diesen Haufen macht sich aber eine Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen schon bemerkbar.

Die Zellgrenzen im cylindrischen Epithel sind, höchstens den innern Rand ausgenommen, nicht mehr so leicht zu erkennen und auch nicht mehr so regelmäßig und parallel gerichtet wie bei der Larve. Wenn das noch lebensfähige cylindrische Epithel sich auch noch in secretorischer Tätigkeit befindet, so ist die Unregelmäßigkeit in der Anordnung der Zellen noch größer (Fig. 18). Ihre Kerne sind nicht mehr regelmäßig angeordnet; sie sind größer, angeschwollen und scheinbar chromatinärmer als früher; die Mehrzahl von ihnen bewahrt aber die kuglige Form. — Die Zellen der Nester fangen bald nachher an sich rege zu vermehren. So sehr ungünstig auch in dieser Beziehung mein Material war, da es nur während des Tages fixiert worden war, habe ich doch darin in verhältnismäßig großer Zahl caryokinetische Figuren gefunden. Das Ergebnis dieser caryokinetischen Teilung war eine Vermehrung der in den Nestern befindlichen Zellen, eine Erzeugung von jungen Elementen, welche allmählich die alten, entkräfteten, larvalen ersetzen sollen, um ein neues Epithel zu bilden, das zum Teil nur bei der Puppe existiert, während der übrige Teil sich auch bis zur Imago erhält und tätig ist.

Die Zellen der Nester erzeugen somit junge Elemente, um so eine kontinuierliche Schicht zu bilden, in der Weise, daß die einzelnen Nester, deren Zellen zunächst inselförmige Komplexe bilden, durch Vermehrung ihrer Elemente nach allen Richtungen hin sich vergrößern, bis sie sich endlich gegenseitig berühren und eine kontinuierliche Epithelschicht bilden. Der nach außen von der dicken und widerstandsfähigen Basalmembran und nach innen von der larvalen Epithelschicht begrenzte Raum, den die jungen Zellen einzunehmen haben, ist beschränkt; und da die Basalmembran den jungen Zellen von außen her einen Widerstand entgegenstellt, können diese sich nicht entfalten, ohne die alten Zellen gegen das Lumen zu erheben. Die neuen jungen Zellen schieben sich also unter die larvalen Zellen ein und heben diese gegen das Mitteldarmlumen hin, indem sie die Verbindung zwischen ihrer Basis und der Basalmembran aufheben, sodaß sie zuletzt den Platz der larvalen Zellen einnehmen (Fig. 19). Daß in der Tat schon jetzt die Mitteldarm-

wand aus zwei verschiedenen Zellenarten, den larvalen Epithelzellen und den jungen Zellen, besteht, kann man leicht an ihrem Aussehen im mikroskopischen Bilde erkennen. Ein Blick auf die Abbildung (Fig. 19) zeigt den auffallenden Unterschied im Aussehen, den ich möglichst genau in der Zeichnung wiederzugeben trachtete. Die durch die aktive Teilung der Epithelmutterzellen entstandenen jungen Zellen sind die einzigen, welche jetzt mit ihrer Basis auf der bisher noch unveränderten Basalmembran ruhen. Die Form dieser jungen Zellen ist noch nicht cylindrisch, da sie durch die larvalen Zellen noch behindert werden, sich nach dem Lumen hin zu strecken. Ihr sehr dichtes und feinkörniges Plasma färbt sich mit S-Fuchsin sehr intensiv, was bei dem Plasma der larvalen Zellen nicht der Fall ist, sodaß schon beim ersten Blick der Gegensatz zwischen dem jungen und dem larvalen Epithel auffällt. Ihr kugliger an Chromatin sehr reicher Kern färbt sich mit Hämatoxylin violett. In ihm findet man auch ein Kernkörperchen. Hier und da habe ich auch bläschenförmige Kerne (*blk*) gefunden, deren Chromatin in größern Tröpfchen gruppiert war und deren achromatische Substanz sich fast gar nicht färbte; auch caryokinetische Figuren, in welchen die Spindel immer eine radiäre Richtung hatte (*m*), waren zu finden. Die larvalen Zellen bilden eine kontinuierliche Schicht, welche noch auf der andern ruht und bei welcher die nach dem Darmlumen gerichtete Oberfläche manchmal auch einen Stäbchensaum (*Sts*) zeigt; in dieser Schicht aber herrscht keine Regelmäßigkeit mehr; die Zellgrenzen sind verwischt, und in dem vacuolisierten mit Pikrinsäure gelbgefärbten Plasma liegen die Kerne ohne Ordnung auf- und nebeneinander, die Mehrzahl von ihnen bewahrt noch ihre runde oder ovale Form und unterscheiden sich von denjenigen der normalen Larve nicht. Doch sind schon viele von ihnen der Auflösung verfallen, und ihre Zahl ist größer als die Zahl der caryolytischen Kerne, wie man sie gewöhnlich im Mitteldarmepithel der Larve findet. Ist einmal das neue Epithel in der ganzen Mitteldarmlänge gebildet, so bleibt nur noch übrig, daß das alte larvale Epithel, welches noch auf dem andern ruht, abgestoßen werde. — Wie bei *Cybister*, *Tenebrio*, *Musca* und sicher bei allen Insecten ist die Ursache dieses Vorganges die Kontraktion der gesamten Mitteldarmmuskulatur, welche eine Verminderung des Querdurchmessers sowie eine Verkürzung des Mitteldarmes mit sich bringt. Infolge der Muskelkontraktion nehmen die Falten der Basalmembran, welche auch bei der Larve vorhanden waren, wenn der Mitteldarm von Nahrungs-

stoffen nicht ganz ausgedehnt war, an Zahl zu und werden in der Radiärriichtung größer, doch so, daß die distalen Punkte der Falten mit der Muskulatur in Berührung bleiben. Das jetzige Aussehen der Basalmembran ist das einer doppelt konturierten, stark geschlängelten Linie, indem die entstandenen Falten einander sehr nahe liegen, sich an mehreren Stellen sogar berühren. Wegen der Kontraktion ist auch das an dem Darmlumen befindliche larvale Epithel genötigt, sich in mehrere — meist 5 oder 6 — Längsfalten zu legen, da es nicht mehr den frühern Raum zur Verfügung hat. Diese Falten ragen später beim Vorschreiten der Kontraktion in das Lumen immer mehr hinein, sodaß an manchen Stellen ihre Seitenflächen in Berührung geraten, an andern kleine Spalten hinterlassen, sodaß auf Querschnitten das Mitteldarmlumen oft ein sternförmiges Aussehen bekommt. Anfangs, da die Berührung zwischen den jungen Zellen, die eine epitheliale Anordnung und eine cylindrische Form erstreben, und dem Larvenepithel noch besteht, ist die Grenze zwischen diesen beiden Epithelien mehr oder weniger kreisrund und nur an dem Kontrast, welcher infolge der verschiedenen Färbung der Zellen entsteht, erkennbar. Daher tritt uns auch, nachdem das alte Larvenepithel abgestoßen wurde, indem die Kontraktion der Muskulatur aufgehört und der Mitteldarm seine frühere Ausdehnung erreicht hat, auf einem Querschnitte die innere Fläche des neuen Epithels sowie die äußere des abgestoßenen Epithels im großen und ganzen als eine fast kreisrunde Linie entgegen (Fig. 20).

Wegen des von der Muskulatur aus in radiärer Richtung ausgeübten Druckes und wegen der Degeneration, die sich schon in dem noch nicht abgestoßenen Larvenepithel bemerklich macht, sieht man in ihm die Zellgrenzen nicht mehr; die Kerne haben ihre Form verändert und sind in radiärer oder tangentialer Richtung, je nach dem Orte, den sie jetzt im Epithel infolge der örtlichen Dislokationen bekommen haben, abgeflacht. So sind die Kerne, welche mehr gegen das Lumen hin liegen, wegen des durch die Anhäufung der Zellen in einen immer enger werdenden Raum entstandenen gegenseitigen Druckes, abgeflacht und haben ihre längere Achse radiär gerichtet, diejenigen aber, welche mehr gegen die Grenze zwischen dem in Entstehung befindlichen Epithel und dem alten hin sich befinden, sind mehr tangential abgeflacht. — So findet man bei der Betrachtung eines Querschnittes alle Übergänge vor zwischen den Kernen, die in ihrer Längsachsenrichtung, bis zu denen, welche senkrecht zur Längsachse abgeflacht sind.

Unter den Zellen des alten Epithels, die sich in der Nähe der Grenze zwischen diesem und dem neuen Epithel befinden, wenn die Berührung noch existiert, sowie unter den ganz peripherisch gelegenen Zellen des larvalen Epithels, wenn dieses in seiner Gesamtheit von dem andern getrennt ist und sich von einem Ende des Mitteldarmlumens bis zu dem andern als wurstförmiger Körper hinreckt, in dessen Achse noch das larvale Lumen fortbesteht, findet man noch Zellen (Fig. 20 *ax*) oder auch Zellengruppen, welche nach ihrer Färbbarkeit denselben Ursprung haben wie die Zellen, die das neue Epithel bilden. — Wegen der reichen Vermehrung der in demselben Komplex befindlichen Zellen haben diese Zellengruppen bzw. Zellen ihre enge Beziehung sowohl zu der Basalmembran als auch zu den andern gleichartigen Zellen verloren und wurden von diesen, die sich epithelial zu ordnen trachteten, gegen das Lumen hin ausgetrieben, da kein Platz mehr für sie war.

In dem gegenseitigen Kampfe zwischen den jungen Zellen, die sich zu entwickeln und auf der Basalmembran zu verbreiten streben, haben einzelne weniger widerstandsfähige den andern besser ausgerüsteten gleichsam den Platz geräumt, und, so in das Lumen gedrängt, sind sie zu den Zellen, welche sich an der Außenseite des wurstförmigen von dem abgestoßenen Larvenepithel gebildeten Körpers befinden, hinzugetreten.

Einen andern Ursprung, etwa einen solchen von außen her, kann man diesen Zellen nicht zuschreiben, da die Basalmembran von einem Mitteldarmende bis zu dem andern einen vollständigen Zylinder bildet und den Zutritt fremder Elemente in sein Inneres nicht gestattet. Da sie nie etwas leisten — übrigens ist auch ihre Anzahl klein —, können sie „Abortivzellen“ genannt werden, eine Benennung, welche DEGENER bei *Cybister* (p. 581) gewissen blassen Zellen gibt, die sich zwischen den Imaginalinseln und dem Puppenepithel innerhalb der Kryptenhüllen befinden und die nie zu einer Funktion gelangen. Später kann man einen Unterschied zwischen ihnen und den andern tangential abgeflachten Zellen aus dem larvalen Epithel nicht mehr erkennen, da ihre der der jungen Epithelzellen gleiche Färbbarkeit allmählich verschwindet.

Indem die Kontraktion der Muskulatur aufhört und der Mitteldarm zu seiner frühern Ausdehnung wieder zurückkehrt, findet die Lostrennung des Larvenepithels von dem andern und seine Hebung resp. Abstoßung statt. Hier und da bleiben noch kleine Plasmafetzen, die nur vorübergehend eine Verbindung zwischen den beiden

Epithelien bilden; und auch sie verschwinden bald, sodaß man zwischen beiden nur eine flüssige, durch Reagentien gerinnende Masse findet. Auf einem Querschnitte durch den Mitteldarm einer seit ungefähr 5 Tagen eingesponnenen Larve finden wir das klassische Bild, welches nach der Abstoßung des larvalen Epithels entsteht (Fig. 20). Im Innern des Mitteldarmlumens findet man das gesamte abgestoßene Larvenepithel (*el*) und die an seiner Peripherie befindlichen Abortivzellen (*az*); diese ganze Zellenmasse bildet den sogenannten „larvalen gelben Körper“. Äußerlich befindet sich das junge Epithel, welches die zylindrische Wand des Mitteldarmes bildet und auf der Basalmembran, die bis jetzt noch keine Veränderungen erlitten hat, ruht; nach seiner Bestimmung in seiner Gesamtheit kann es weder ein pupales noch ein imaginales genannt werden, denn wir werden später sehen, wie ein großer Teil desselben, nachdem es eine gewisse Zeit in seiner ganzen Ausdehnung funktioniert, das heißt sich mit der Verdauung des larvalen gelben Körpers beschäftigt hat, in einer sehr eigentümlichen Weise in das Lumen ausgestoßen wird; und mit dieser Ausstoßung gelangt auch die entsprechende Partie der Basalmembran mit der Muskulatur ins Lumen, um zusammen mit ihnen den gelben Körper der Puppe zu bilden. Der übrige Teil der Mitteldarmwand aber bleibt auch bei der Imago, wie wir sehen werden, erhalten, indem er nur kleine Formveränderungen seiner Zellelemente erleidet. So kann man den Namen eines Puppenepithels im Sinne DEEGENER'S nur jenem Teil des Epithels geben, welcher später in das Lumen ausgestoßen wird; den übrigen Teil des Epithels, nämlich den, der sich bis zur Imago erhält, können wir vom Standpunkt aller übrigen Autoren außer DEEGENER schon jetzt das imaginale Epithel nennen. — Das Epithel dieses Stadiums aber, in welchem keine besondere Differenzierung existiert und welches jetzt keine andere Rolle hat, als den larvalen gelben Körper zu verdauen, können wir pupoimaginales Epithel nennen, da er aus Zellen besteht, deren einer Teil bis zur Imago, der andere hingegen nur bei der Puppe (das Puppenepithel) erhalten bleibt.

Der larvale gelbe Körper fällt früh der Degeneration anheim und wird verhältnismäßig schnell von den Secreten, welche von den Zellen des pupoimaginalen Epithels geliefert werden, verdaut. Schon frühzeitig, während die Berührung zwischen dem larvalen Epithel und dem jungen noch existiert, und später, wenn das larvale Epithel in das Lumen abgestoßen ist, kann man, wie schon erwähnt, leicht erkennen, daß viele der Zellen, die es bilden, bereits auf dem Wege

der Auflösung sind. In ihrem Plasma färben sich nur die körneligen Bestandteile stärker mit Pikrinsäure, sodaß es vacuolisiert erscheint. Eine Regelmäßigkeit in der Zellenanordnung erkennt man nur unter denjenigen, welche sich mehr gegen das larvale Lumen hin befinden. Auch die Kerne sind in dieser Gegend regelmäßiger angeordnet, und ihre Form ist weniger angegriffen. In dem übrigen Teile des gelben Körpers aber: an seiner Peripherie, befinden sich alle Zellen samt ihren Kernen in einem unbeschreiblichen Durcheinander. Überall in ihm findet man Kerne auf dem Wege einer Auflösung und Degeneration chromatolytischer Art, was später noch stärker hervortritt. Bei einer seit 5 Tagen eingeschlossenen Larve (Fig. 20 *cl*) sind die Kernreste noch färbbar, und in dem larvalen gelben Körper findet man alle Stadien dieses chromatolytischen Vorganges, so wie ihn DEGENER beschreibt, bis zu dem der färbbaren Tröpfchen, die sich in einer gemeinschaftlichen Plasmamasse verteilt befinden. In dieser körneligen Masse sieht man auch zahlreiche größere oder kleinere farblose Vacuolen. Die größern Vacuolen scheinen aus mehreren kleinern Vacuolen entstanden zu sein. — Im Mitteldarmlumen eines ältern Individuums, welches noch nicht in das Puppenstadium übergegangen ist, aber bei welchem unter dem larvalen Integument die fertige Puppe zu sehen ist, findet man keine Reste des larvalen gelben Körpers mehr. Es liegt auf der Hand, daß er vollständig verdaut wurde und daß die entstandenen Säfte von den Mitteldarmzellen sowie von den großen Zellen des Dickdarmes, in welchem noch sehr kleine Reste vom larvalen gelben Körper zu finden sind, absorbiert wurden. Eine vollständige Verdauung in so kurzer Zeit ist aus folgenden Gründen möglich: Erstens besteht das Mitteldarmepithel (das pupoimaginale) aus physiologisch leistungsfähigen Zellen, die somit Secrete zu liefern (in manchen Fällen konnte ich das feststellen) und zu verdauen imstande sind; zweitens besteht der larvale gelbe Körper nur aus Zellen, sodaß er, ohne Reste übrig zu lassen, vollständig verdaut werden kann, und drittens ist er den Verdauungssäften überall zugänglich, da er äußerlich von keiner schwer durchdringlichen Membran umschlossen ist, wie zum Beispiel der gelbe Körper bei *Tenebrio*, der gelbe Körper der Puppe bei *Cybister* und bei *Anabolia*, bei denen die Zellenmasse von der abgestoßenen Basalmembran umschlossen ist, sodaß er noch ziemlich spät im Darmlumen zu finden ist. — Bei einer Larve also, die kurz vor der Verpuppung steht, findet man im Darmlumen nichts anderes mehr als eine geronnene, mit Pikrinsäure sich färbende Masse, in

welcher keine Spuren von Zellelementen mehr zu erkennen sind. Ob diese geronnene Masse nur Secret ist oder eine Substanz, die infolge von durch die Verdauungssäfte bewirkte chemische Umwandlungen des larvalen gelben Körpers entstanden ist und welche jetzt nur ihre Absorption erwartet, kann man nicht mit Sicherheit sagen, da jeder Anhaltspunkt vollständig fehlt; jedenfalls ist der larvale gelbe Körper aus dem Mitteldarme verschwunden, und man findet an seiner Stelle diese durch Reagentien coagulierende Substanz.

Die jungen Zellen, welche aus der regen caryokinetischen Teilung der in den larvalen Nestern befindlichen Zellen entstanden sind, fahren fort, nachdem sie sich auf der Basalmembran verbreitet haben, in die Länge zu wachsen und cylindrisch zu werden, sodaß sie in der Form den Epithelzellen des Mitteldarmes der erwachsenen Larve gleichen. Sie bilden also jetzt ein von einem Ende zu dem andern des Mitteldarmes ununterbrochen sich hinziehendes cylindrisches Epithel (Fig. 20 *ep*). Auch die Anordnung der etwas kleinern Kerne bleibt dieselbe. Wenn das Epithel vollständig entwickelt ist, beobachtet man, wie schon gesagt, auf seiner freien Innenfläche einen deutlich sichtbaren, mit S-Fuchsin sich rosa färbenden Stäbchen-saum. Hier und da findet man an der Basalmembran und nicht bis ins Lumen reichend eine oder zwei kleine, mehr runde Zellen mit einem intensiv gefärbten Kerne; in diesen müssen wir die Zellen erkennen, welche später die imaginalen Nester bilden werden.

Bei der Larve, die kurz vor ihrer Verpuppung steht, merkt man in den verschiedenen Mitteldarmpartien in den Form- und Größenverhältnissen der cylindrischen Zellen eine gewisse Verschiedenheit, welche bei der eben ausgeschlüpften Puppe sowie auch bei der jungen Puppe immer ausgeprägter wird; ebenso merkt man auch eine Änderung in der Form des Mitteldarmes, welcher in diesem Stadium nicht mehr zylindrisch ist wie bei der erwachsenen Larve oder in den vorhergehenden Stadien. — Aber um die regionale Verschiedenheit, welche jetzt in der Zellform des von uns „pupoimaginal“ genannten Epithels vorhanden ist, zu verstehen, müssen wir näher betrachten, was mit der Basalmembran und in ihrer direkten äußerlichen Umgebung bis auf diesen Moment geschehen ist. Wie schon gesagt, ist der Mitteldarm der Puppe in seiner Form sowie in seiner Länge von dem der Larve verschieden: er ist kürzer. Der larvale Mitteldarm muß, um in den Mitteldarm der Puppe überzugehen, eine Verkürzung erleiden, welche infolge der Kontraktion seiner Längsmuskulatur vor sich geht. Merkwürdig ist es, daß nicht die

gesamte Muskulatur des Mitteldarmes daran beteiligt ist, und so findet keine gleichmäßige Verkürzung des gesamten Mitteldarmes statt. Nur ein Teil verkürzt sich allmählich infolge der Kontraktion der betreffenden (lokalen) Muskulatur. — Nachdem die Kontraktion der Mitteldarmmuskulatur aufgehört hat, sodaß er die frühere Ausdehnung wieder erlangt hat, und das Larvenepithel als gelber Körper sich im Lumen befindet, merkt man bei der ruhenden Larve auf Längsschnitten sowie auf Querschnitten (Fig. 20 *bgt*) schon früh, daß in der Darmpartie, welche dem zweiten Drittel und einem Teil des letzten Drittels seiner Länge entspricht, an der Außenseite der gefalteten Basalmembran, zwischen ihr und der Muskulatur, in der Muskulatur sowie auch an ihrer Außenseite, sehr kleine Zellen, dem Anscheine nach bindegewebsartig, erschienen sind. In dieser Gegend ist ihre Zahl eine viel größere als in den übrigen Mitteldarmregionen, in denen man ihre Anwesenheit wohl konstatieren kann, in denen sie aber wahrscheinlich nur eine untergeordnete Rolle in dem Regenerationsprozesse der Muskulatur spielen. Indem sie sich vermehren, bilden sie hier in kurzer Zeit einen ziemlich starken Mantel, in welchem die ganze Muskulatur mit eingeschlossen ist. Über ihre Herkunft ist schwer etwas Bestimmtes zu sagen, sie befinden sich auf einmal in dem ganzen Darmbereich, anfangs in kleiner, später in immer größer werdender Zahl, ohne daß ich irgend eine amitotische oder mitotische Teilung sehen konnte. Die Tatsache besteht, daß sie sich hier finden und ihre Zahl mit der Mitteldarmverkürzung wächst. Nicht minder sicher ist es, daß bei der Bildung dieses Mantels zu diesen Zellen, denen ich eine mesodermale Herkunft zuschreibe, später auch die Kerne der zerstörten Muskulatur sowie allem Anscheine nach auch Leucocyten hinzutreten. — Bei einer ältern Larve befindet sich die quergestreifte Längsmuskulatur dieser Partie in Kontraktionszustand. Ich betone: nur die Längsmuskulatur, denn das Mitteldarmlumen dieser Gegend ist fast so weit wie in seinem übrigen Teile und die Epithelhöhe dieselbe. — Die gesamte Wanddicke — die Basalmembran, die Muskulatur und die aus Bindegewebszellen bestehende Schicht mitgerechnet — ist erheblich größer als in den andern Gegenden. Wegen der Kontraktion hat sich die Basalmembran in zahlreiche dicht aneinander gedrängte Querfalten gelegt. Bald tritt auch die Ringmuskulatur in Tätigkeit, und das Ergebnis ist eine Verengung des Darmlumens dieser Gegend sowie ein noch ausgeprägteres Hervortreten der Längsfalten der Basalmembran, sodaß bei einer ruhenden Larve, bei welcher in dem

Mitteldarmlumen keine Spur von dem larvalen gelben Körper mehr ist, die Basalmembran zahlreiche und unregelmäßigere Quer- und Längsfalten zeigt als früher (vgl. z. B. Fig. 19 mit 21). Während derselben Zeit haben sich die Bindegewebszellen vermehrt und bilden rings um diese Partie eine kontinuierliche Schicht, in welcher sich die gesamte Muskulatur gleichsam eingebettet befindet (Fig. 21 *bgwm*). Diese Zellen sind spindelförmig, was man nur dann erkennen kann, wenn man eine von dem ganzen Komplex isoliert trifft, denn im allgemeinen ist es sehr schwer, ihre Form zu erkennen, da sie in sehr großer Zahl vorhanden, verhältnismäßig klein und sehr ineinander gedrängt sind. Ihr kleiner chromatinreicher Kern ist länglich. Diese Bindegewebszellen bilden eine Art Flechtwerk miteinander, das aus Streifen besteht, welche sich besonders rings um die Längsmuskelfasern vorfinden und welche an der Peripherie am meisten entwickelt sind. In der Ringmuskulatur, die schon größtenteils der Auflösung entgegengeht, kann man die Fasern nur erkennen, wenn man die Eisenhämatoxylinfärbung anwendet, und dann wird in ihnen auch eine Querstreifung sichtbar, die allerdings nicht so deutlich ist wie in den frühern Stadien oder wie bei der erwachsenen Larve. — Dagegen lassen sich die Längsfasern noch deutlich erkennen; auf Querschnitten zeigen sie einen runden oder ovalen Umriß, das Sarcolemma färbt sich mit S-Fuchsin rot, der übrige Teil, in welchem noch die COHNHEIM'schen Felder zu erkennen sind, mit Pikrinsäure gelb. Auf Längsschnitten zeigen sie auch eine deutliche Querstreifung.

Die Kontraktion der Ringmuskulatur ist nicht nur auf diese Gegend beschränkt, ihre Wirkung zeigt sich auch in dem vordern sowie in dem hintern Teile des Mitteldarmes, allerdings mit verschiedener Intensität. Wenn man eine Querschnittreihe von der Oralpartie des Mitteldarmes gegen das anale Ende hin verfolgt, merkt man eine Verschiedenheit in seinem Aussehen nach den verschiedenen Gegenden. In der Oralgegend ist sein Lumen groß und der innere Rand des cylindrischen pupoimaginalen Epithels wellenförmig; es bildet kleine Falten, die in dieser Gegend infolge der schwachen Muskelkontraktion entstanden sind und die später wieder verschwinden werden. — Auf einem Querschnitte, der durch die Mitteldarmgegend geht, dort wo die Kontraktion ihr Maximum erreicht hat, ist das Lumen wegen der infolge der Kontraktion entstandenen Falten sternförmig. Die Sternarme werden gegen das dritte Viertel immer enger, bis endlich die Seitenflächen der Längsfalten einander

berühren und das Lumen auf diese Weise verschwindet. Wegen des gegenseitigen Druckes haben sich die Epithelzellen hier in die Länge gezogen, wobei sie auch schmaler geworden sind, die Kerne scheinen übereinandergelagert, bleiben jedoch in der Nähe der Basis, und die Zellgrenzen sind nur gegen das Lumen hin leicht zu erkennen. In dem letzten Viertel ist die Kontraktion viel energischer als in der Oralgegend, und ihr Resultat ist eine Zusammenlegung der Basalmembran in kleine Falten; das Lumen ist hier eng, aber kreisrund, und die sehr hohen Zellen haben ihre Kerne ebenfalls meist an der Basis.

Dieses Aussehen des Mitteldarmes findet man auch bei der Larve, die daran ist, ihr larvales Integument abzuwerfen.

Bei einer 1 Tag alten Puppe hat die Kontraktion in dem zweiten Drittel des Mitteldarmes ihr Maximum erreicht. Das Mitteldarmlumen ist im entsprechenden Teile auf einer größeren Strecke obliteriert.

Auf Längsschnitten erscheint die Mitteldarmpartie da, wo die Kontraktion ihr Maximum hat und wo sich die Bindegewebszellen angehäuft und vermehrt haben, wie eine mächtige Ringfalte, ein echter Ringwulst, welcher in das Lumen soweit hineinragt, daß seine Innenfläche die Darmachse erreicht und so die der Gegenseite berührt und die Verbindung zwischen dem vordern und dem hintern Teile des Mitteldarmes unterbricht. Parallel mit dem Vorschreiten der Kontraktion der Ringmuskulatur hat, wie wir gesehen haben, auch die der Längsmuskulatur stattgefunden. Im Augenblicke aber, in welchem die Puppe ihr larvales Integument abgeworfen hat, oder kurze Zeit nachher muß im Mitteldarme eine reiche Secretion stattgefunden haben, denn man findet seine vordere Partie auf einmal stark ausgedehnt und prall mit einer durch Reagentien gerinnende Flüssigkeit gefüllt. Außerdem muß in der Gegend, wo sich der bindegewebige Mantel befindet, eine plötzliche Verkürzung stattgefunden haben, denn sie ist jetzt viel kürzer, $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{5}$ so lang, wie sie bei der ruhenden, kurz vor der Verpuppung stehenden Larve war. Die Oralpartie des Mitteldarmes hat also infolge der Anhäufung der mit Pikrinsäure sich gelb färbenden Flüssigkeit eine Ausdehnung erfahren und die Form eines Eies bekommen, wobei ihr Epithel wegen des von der Flüssigkeit darauf ausgeübten Druckes die kubische Form angenommen hat (Fig. 22 *pie*). Wir werden sehen, daß später, wenn der Druck in der ganzen Ausdehnung des Mitteldarmes durch Wiederherstellung der Verbindung zwischen seinem

Vorder- und Hinterteil eine Ausgleichung erreicht hat, diese Zellen zu der cylindrischen Form zurückkehren.

Da die Falten, welche die Basalmembran schon ziemlich früh (am 4. oder 5. Tag der Ruheperiode) in der Gegend zeigt, welche den Ringwulst bilden wird, sich nicht von den andern der vordern und hintern Gegend unterscheiden und da die Kontraktion auch langsam vor sich geht, ist es sehr schwer, die Länge der Mitteldarmpartie, welche an der Bildung des Ringwulstes teilnimmt, festzustellen. Nach den Messungen, die ich in den verschiedenen Stadien auf Längsschnitten gemacht habe, sowie auch mit Hilfe der graphischen Rekonstruktion kann ich sie auf ungefähr $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$ der Mitteldarmlänge der erwachsenen Larve schätzen.

Bei einer jungen Puppe sehen wir in der Ringwulstgegend (Fig. 22), wie die ununterbrochene Basalmembran (*B. M*) hier eine reiche Zahl von sehr unregelmäßigen und hohen Falten bildet. Man kann ihr Aussehen besonders auf Längsschnitten mit dem Aussehen der komplizierten Lobenlinie eines Ammoniten vergleichen. In der Fig. 22 erscheint sie nicht mehr als eine einfache doppeltkonturierte Linie, da beim Schneiden einige Falten infolge ihrer Anhäufung auch zu ihrer Seitenfläche parallel getroffen wurden. An ihrer Außenseite sind die Bindegewebszellen (*bgw*) sehr zahlreich und bilden eine kompakte Schicht, in der nur noch die Längsmuskelfasern (*lm*) zu sehen sind. Die Zellen sind, wie schon gesagt, in Streifen oder Zügen angeordnet, welche an der Peripherie einen dichtern Zellenkomplex bilden. — Sie füllen die Falten der Basalmembran und stellen die Verbindung zwischen ihr und der Längsmuskulatur her. Zwischen diesen Zellen befindet sich auch eine feinkörnige protoplasmaartige Masse, die infolge der Auflösung der Ringmuskelfasern entstanden ist und in welcher deren Kerne, welche man nicht mehr von denjenigen der Bindegewebszellen unterscheiden kann, eingebettet sind. Die Rolle dieser Bindegewebschicht, die doch bestimmt ist, mit der ganzen sie umgebenden Mitteldarmpartie zugrunde zu gehen, ist etwa die folgende: Sie ist unbestreitbar bestimmt, so lange die ganze Mitteldarmwand festzuhalten, nachdem die Ringmuskulatur einmal zerstört ist, bis das vordere und hintere Ende der erhalten bleibenden Mitteldarmteile von beiden Seiten her über den Ringwulst gleiten und in unmittelbare Nachbarschaft gelangen (Fig. 23). Ob die Bindegewebszellen, besonders die, welche Längsstreifen bilden, an diesem Vorgang einen aktiven Teil nehmen, kann ich nicht sagen. — Bei einer 2—3 Tage alten Puppe findet

man auf Längsschnitten (Fig. 23) diesen mächtigen Ringwulst noch ausgeprägter. Er steht noch mit der Mitteldarmwand durch eine noch engere Partie in Verbindung, welche auf Längsschnitten das Aussehen eines Stieles hat. In dieser Abbildung sieht man auch, wie das Epithel und auch die Basalmembran noch in unmittelbarem Zusammenhang mit dem Epithel und der Basalmembran des übrigen Mitteldarmes stehen. — Im Bereiche der in das Lumen hineinragenden Einschnürung (Wulst) sieht man unter der sehr gefalteten und zerknitterten Basalmembran eine chaotische Anhäufung von Zellelementen, Bindegewebszellen und Bestandteilen der vollständig in Zerfall befindlichen Muskulatur. Nur einige Fasern der Längsmuskulatur lassen sich als solche erkennen, indem sie ihre Form noch in groben Umrissen bewahren. Das Sarcolemma färbt sich mit S-Fuchsin, die Querstreifung ist vollständig verschwunden, und das feinkörnige Sarcoplasma färbt sich gelb mit Pikrinsäure.

Zuletzt findet ringsherum die Trennung dieser ringförmigen Einschnürung statt. Ob sie nur infolge der peristaltischen Bewegungen des Mitteldarmes, dessen Muskulatur schon regeneriert ist, stattfindet oder ob auch die Bindegewebszellen dabei irgend eine Rolle spielen, muß ich dahingestellt sein lassen. Jedenfalls reißt an dieser Stelle ringsherum die Basalmembran, welche allein widerstandsfähiger ist, und findet eine Lostrennung des in dieser Region befindlichen Epithels von dem übrigen statt. Zwischen der Basalmembran der vordern Mitteldarmregion und der der hintern Region besteht also eine Zeitlang keine Kontinuität mehr, da während dessen die beiden Epithelenden sich berühren, aber noch keine zusammenhängende Schicht bilden. Die freien Enden werden, bis ihre Verwachsung stattfindet, von einem gemeinschaftlichen äußern Bindegewebsring zusammengehalten, welcher aus den Bindegewebszellen gebildet wird, die bei der Abtrennung des Wulstes (der ringförmigen Einschnürung) nicht mit in das Darmlumen gelangt sind (Fig. 23 u. 24 *bgwr*). Wenn man annimmt, daß die Basalmembran ein aus der Tätigkeit der Epithelzellen des Mitteldarmes hervorgegangenes Gebilde ist, dann muß man auch die Verwachsung der Basalmembranränder ihrer Tätigkeit zuschreiben, indem die Mitteldarmzellen hier sich ringsherum ansetzen und ein kontinuierliches Epithel bilden. In Anbetracht dessen aber, daß in dieser Gegend äußerlich sich auch Bindegewebszellen befinden und daß die Basalmembran bei der Imago von *Cybister* nach DEGENER ihren Ursprung in Bindegewebszellen hat, scheint doch die Möglichkeit, daß die beiden Enden

der Basalmembran der Tätigkeit der Bindegewebszellen ihr Zusammenwachsen verdanken, nicht ganz ausgeschlossen zu sein. Über diesen Punkt aber ist es sehr schwer, etwas Endgültiges zu sagen, weil man dies nur auf einem genau durch diese engbegrenzte Stelle geführten Querschnitte feststellen könnte. Allmählich wird die Zahl der Bindegewebszellen, welche sich an der Außenseite der Basalmembran befindet, immer kleiner, bis sie endlich vollständig verschwinden.

Das ganze zweite Drittel der Mitteldarmwand findet man bei der 5—6 Tage alten Puppe im Mitteldarmlumen (Fig. 24). Diese ganze zusammengeballte und -geknitterte Partie bildet den sogen. „gelben Körper der Puppe“. Er hat ellipsoidale Form und befindet sich im dritten Viertel des nunmehrigen kürzern Mitteldarmes. Er ist also nicht mehr wurstförmig wie der gelbe Körper der Larve und unterscheidet sich von diesem auch durch die Natur der Elemente, die ihn bilden. In der Tat, während sich bei der in der Ruheperiode befindlichen Larve (am 5. Tage) in der Achse des Mitteldarmes von einem Ende bis zum andern ein langer wurstförmiger, nur aus Zellelementen, die früher das larvale Epithel gebildet hatten, und aus den Abortivzellen zusammengesetzter Körper befindet, ist bei der Puppe an seiner Stelle auf einem ganz andern Wege ein ellipsoidaler Körper, der gelbe Körper der Puppe, erschienen, welcher auch seiner Beschaffenheit nach ein ganz verschiedener ist. Er besteht aus dem cylindrischen Puppenepithel (in DEGENER'S Sinne), welches sich früher auf die ganze Mitteldarmpartie, die jetzt sich im Darmlumen befindet, erstreckt hatte, aus der entsprechenden Basalmembran, sowie aus der Muskulatur jener Region und aus den Bindegewebszellen, welche sich zwischen der Basalmembran und der Muskulatur sowie auch an ihrer Außenseite angesammelt hatten. — Das spätere Schicksal des gelben Körpers der Puppe ist dasselbe wie das des larvalen, Degeneration und Resorption: Schon früh bei der jungen (1—2 Tage alten) Puppe (Fig. 22 *ep*) haben die Zellen, welche sich in der Gegend der größten Falten der Basalmembran, das heißt dort, wo die ringförmige Einschnürung, der Ringwulst, schon ausgeprägt ist, befinden, eine Veränderung ihrer Lage erlitten. Sie sind wegen der Verminderung der Fläche, auf der sie ruhen, gegeneinander gepreßt, darum werden sie noch länger, die Zellgrenzen lassen sich nicht mehr erkennen, und an mancher Stelle haben sich die Zellen auch von der Basalmembran losgetrennt. Die Kerne sind ebenfalls infolge des gegenseitigen Druckes über- und nebeneinander-

gehäuft und auch in der Mehrzahl deformiert. Sie besitzen wie auch das Plasma noch eine ausgesprochene Affinität für die Farbstoffe. Je weiter die Kontraktion vorschreitet und je mehr der Ringwulst in das Lumen hineinragt, bis er es zuletzt ganz obliteriert, desto schwieriger ist zu erkennen, daß das Epithel einst palissadisch gewesen ist. Die Zellen sind in einem gänzlichen Durcheinander. Sie nehmen die Achse des gelben Körpers der Puppe ein, ringsherum liegt die gefaltete und zerknitterte mit Pikrinsäure gelb gefärbte Basalmembran und endlich an ihrer Außenseite die Masse der Bindegewebszellen, in der keine Spur der Muskelfasern mehr zu erkennen ist. Es ist ganz natürlich, daß diejenigen Bestandteile des gelben Körpers der Puppe zuerst der Degeneration anheimfallen, welche eine Zellennatur haben, und in der Tat sind sie diejenigen, welche früher verschwinden, sodaß zuletzt von dem gelben Körper nichts übrig bleibt als die Basalmembran, die als eine doppeltkonturierte, hyaline, schwach mit Pikrinsäure gefärbte Linie erkennbar und in einer geronnenen mit Pikrinsäure stark gefärbten Substanz eingebettet ist, in welcher sich nur spärliche Reste von Kernen befinden, die später gegen das Ende der Puppenperiode nicht mehr zu finden sind. Alle zellenartigen Elemente wurden von den Secretionsprodukten des Mitteldarmepithels verdaut und dann von den Mitteldarmzellen resorbiert. Dieses Epithel ist also seinem Entwicklungszustand nach secretionsfähig, wie ich es denn gelegentlich auch bei der Ausscheidung der beiden Arten von Secretprodukten (s. Mitteldarm der erwachsenen Larve) gefunden habe.

Wir haben schon früher gesehen, daß bei der kurz vor der Verpuppung befindlichen Larve die Epithelwand des Mitteldarmes aus gut entwickelten cylindrischen Zellen besteht, die manchmal auch einen Stäbchensaum besitzen. In diesem Epithel, welches in seiner ganzen Länge dieselbe Beschaffenheit zeigt, beginnt zu gleicher Zeit mit den Formveränderungen des Mitteldarmes, deren Folge zuerst der Puppen- und später der Imaginalmitteldarm ist, auch eine Umgestaltung in der Form der Zellen, je nach der Gegend, in der sie sich befinden. Die Formveränderungen des Mitteldarmes haben bei der jungen Puppe, ohne eine Abstoßung und eine Ersetzung des abgestoßenen Epithels durch ein anderes neues, welches aus den schon kleine Nester bildenden Keimzellen herrühren könnte, einen nach den Regionen verschiedenen Polymorphismus der Zellen mit sich gebracht. Und zwar: in der erweiterten Partie des Mitteldarmes besteht die Wand aus Zellen, die früher cylindrisch waren und jetzt

infolge des zentrifugal wirkenden, durch die Anhäufung der gewonnenen Flüssigkeit (Secret) entstandenen Druckes abgeplattet sind. Auf der Basalmembran, die keine Falten bildet, findet man hier und da einzelne Zellen oder Gruppen von 2—3 sehr kleinen runden Zellen, die nicht bis in das Lumen stoßen und ganz kleine Kerne haben. Diese Zellen unterscheiden sich von den eigentlichen Epithelzellen erstens durch ihre Form und zweitens schon durch die Art, wie sie sich färben. Sie sind die Initialzellen der Keimzellennester, welche sich später in diesem jetzt noch pupoimaginalen Epithel entwickeln werden. Sie vermehren sich und bilden Nester, die immer deutlicher und größer werden und denen — bei der alten Puppe — der erwachsenen Larve ähnlich sind (Fig. 14 *km*). In der Gegend der ringförmigen Einschnürung findet man die zweite Epithelart (das cylindrische), in welchem wegen der Kompression die Zellen noch deutlicher cylindrisch und deformiert sind. Was mit ihm geschieht, haben wir schon gesehen. — Die dritte Epithelform endlich befindet sich in der hintern Gegend des Mitteldarmes. Dieses Epithel unterscheidet sich vollständig von dem, welches sich in der vordern Partie befindet, weil es hier eben eine Mitteldarmpartie bekleidet, welche eng bleibt und sich auch bei der Imago so erhält. In dieser Gegend, welche, wie auch bei der Larve nach außen von einem ziemlich mächtigen Bindegewebismantel umschlossen ist, sind die Zellen noch mehr in die Länge gewachsen und der Kern mehr an der Basis gelagert. Was die Plasma- und Kernbeschaffenheit anbelangt, so sind diese denen der Larve ähnlich. Zwischen den Epithelzellen befinden sich, an der Basalmembran liegend, auch hier kleine Keimzellennester. Die Basalmembran, die wie in dem vordern Teile dieselbe ist, welche bei der Larve vorhanden war, unterscheidet sich von derjenigen der Vordergegend nur durch die Anwesenheit von Längs- und Querfalten, welche die Form der Falten besitzen, die sich im Mitteldarme der Larve befanden, wenn dieser in Kontraktionszustand war.

Die Veränderungen, welche das Mitteldarmepithel während der übrigen Zeit der Puppenperiode bis zum Ausschlüpfen der Imago erleidet, sind minimal: Das nach der Abstoßung des eigentlichen Puppenepithels zurückgebliebene Epithel bleibt im großen und ganzen dasselbe. In der Analpartie des Mitteldarmes bleibt es, wie es bei der jungen Puppe war, während es in der Vorderpartie, wie gesagt, wieder cylindrisch wird, erstens, weil die im Lumen befindliche Flüssigkeit, welche darauf einen Druck ausübte, entweder resorbiert wurde

oder, nachdem der gelbe Körper (der Ringwulst) sich von der Darmwand losgetrennt hat und so die Verbindung mit dem hintern Teile des Mitteldarmes — obwohl das Lumen hier noch eng ist — und mit dem Enddarme wiederhergestellt wurde, auch in diese Darmpartie übergegangen ist und sich gleichmäßig verteilt hat; und zweitens, weil die Menge der Epithelzellen durch die Vermehrung der in den Nestern befindlichen Zellen, in welchen ich gelegentlich caryokinetische Teilungsfiguren gefunden habe, eine größere geworden ist, so waren die Zellen genötigt, in die Länge zu wachsen, da sie jetzt weniger Raum zur Verfügung hatten als früher, als sie weniger zahlreich waren. Ihre Innenfläche zeigt auch bei der alten Puppe oft einen gut entwickelten Stäbchensaum (Fig. 23 *sts*). Wenn das Epithel einmal zu diesem Aussehen gelangt ist, erhält es sich so bis zur Imago.

In kurzer Zusammenfassung sind die Veränderungen des larvalen Mitteldarmes während der Metamorphose folgende:

Das gesamte Larvenepithel¹⁾ wurde in das Mitteldarlumen abgestoßen, wobei es den gelben Körper der Larve bildet; dieser zerfällt und wird, bevor die Larve in das Puppenstadium übergeht, von dem neuen durch die rege caryokinetische Vermehrung der Epithelmutterzellen der larvalen Nester entstandenen Epithel verdaut, welches auf der larvalen Basalmembran den Platz des abgestoßenen eingenommen hat. Die Zellen haben sich auf der Basalmembran verbreitet, cylindrische Form angenommen und bilden ein kontinuierliches Epithel. Aus diesem Epithel, welches bei der noch in der Ruheperiode befindlichen Larve in seiner ganzen Ausdehnung die für die Verdauung des gelben Körpers der Larve notwendigen Säfte produziert hat, also tätig war, wurde ein Teil, $\frac{1}{3}$ — $\frac{2}{5}$, infolge der Formveränderungen des Mitteldarmes und der Verkürzung, die er erleiden muß, um die Form und Dimensionen des imaginalen anzunehmen, abgeworfen, und diesem begegnet man nicht mehr in der Mitteldarmwand der ältern Puppe. Dieser samt der entsprechenden larvalen Basalmembran, Muskulatur und dem Binde-

1) Während ich vorliegende Arbeit schrieb, fiel mir die Untersuchung von C. BETTEN, 1902 (siehe Literaturverzeichnis) über *Molanna cinerea* HAGEN, in die Hände. Indem er kurz den Darm dieser Larve bespricht, erwähnt er beiläufig auch die später im Mitteldarme vor sich gehenden Umwandlungen und sagt: „das Epithel wird in seiner Gesamtheit abgestossen und ist in der Mitte des Rohres sichtbar; an seiner Stelle hat sich ein sehr gleichmässiges dünnes Epithel gebildet.“

gewebe abgestoßene Epithelteil bildet den gelben Körper der Puppe. Nur diesem Epithelteile, welcher sich bei der Imago nicht befindet und nur während der Metamorphose zur Funktion gelangt, können wir, wie schon gesagt, den Namen Puppenepithel in DEEGENER'S Sinne verleihen, der andere verbleibende Teil, welcher bei der Bildung des Mitteldarmes des Insects in diesen übergeht, kann pupoimaginales Epithel genannt werden, wenn wir die Tatsache in Betracht ziehen, daß es mit dem Puppenepithel an der Verdauung des larvalen gelben Körpers einen aktiven Anteil nimmt und später allein als imaginales Epithel nach der Abstoßung des Puppenepithels die Verdauung des gelben Körpers der Puppe vollzieht, um sich dann mit kleinen Veränderungen bis zur Imago zu erhalten. — Ich muß noch daran erinnern, daß auch ein Teil der larvalen Basalmembran, nämlich derjenige, auf dem das pupoimaginale Epithel ruht, sich unversehrt von der Larve bis zur Imago erhält, sodaß in unserm Falle nur eine partielle Abstoßung dieser Bildung stattfindet.

Die larvalen Keimzellennester sind diejenigen, welche durch ihre Zellteilungen das pupoimaginale Epithel gebildet haben. Einige dieser Zellen verhalten sich insofern anders, als sie nicht an dem Bau des eigentlichen Epithels teilnehmen, sondern ihren embryonalen Charakter bewahren, um später in der Puppenperiode die Keimnester des pupoimaginalen Epithels zu bilden, deren Funktion jetzt wie später bei dem Insect ist, das für die Ausfüllung der durch seine physiologische Tätigkeit im Epithel entstandenen Lücken notwendige Material zu liefern. Sie bleiben als solche und mit derselben Rolle auch in dem Mitteldarme des Insects.

Wie wir schon gesehen haben, ist der wichtige Befund DEEGENER'S, welcher ihn zu den andern Autoren in Gegensatz bringt, das während der Puppenperiode vorhandene eigentümliche Epithel, welches am 4. Tage der Puppenperiode zugrunde geht und von dem imaginalen Epithel ersetzt wird. Für uns hat diese Tatsache eine große Wichtigkeit, da bei *Anabolia* ein Teil der Mitteldarmwand von einem Epithel gebildet wird, welches nur bei der Puppe existiert. Das wäre also noch ein weiterer Beweis für seine theoretischen Folgerungen und für die von ihm bei *Cybister* gefundenen Tatsachen. Bei *Cybister* wird aber nicht nur ein Teil, sondern das gesamte Puppenepithel des Mitteldarmes abgestoßen und durch das imaginale Epithel ersetzt. Bei *Anabolia* bleibt hingegen der vordere sowie der hintere Teil des Mitteldarmes erhalten und besteht bis zur Imago fort, und wir können es mit dem Epithel, das von den andern

Autoren gleich nach der Abstoßung des larvalen gefunden wurde, homologieren, selbstverständlich nur in den Fällen, wo in der Tat kein Puppenepithel mehr zur Bildung kommt.

Die Art, wie das Larvenepithel bei *Anabolia* abgestoßen wird, stimmt mehr oder weniger mit der von der Mehrzahl der Autoren beschriebenen überein; aber bei keiner untersuchten Insectengruppe hat man eine solche Ausstoßung einer Darmpartie oder, besser gesagt, eines Epithelteiles samt Basalmembran in der Weise gefunden, wie sie sich bei *Anabolia* abspielt und wie sie wohl auch bei den andern Trichopteren zu erwarten ist. Bei *Limnophilus rhombicus* L. habe ich wenigstens etwas Ähnliches feststellen können. — Die von RENGEL (für das larvale Epithel) und DEGENER (für das Puppenepithel) beschriebene Art und Weise der Abstoßung der Basalmembran war die allein bekannte. Bei den andern Insecten, wo die Basalmembran sehr dünn ist oder nicht vorkommt, wurde sie entweder mit dem Epithel abgeworfen und nicht gefunden oder überhaupt nicht abgestoßen; wenigstens sagt VERNON (1897) mit Recht: „L'epitelio larvale, staccata all' appressarsi della nimfosi, non riceve nel ventricolo del filugello nessun invillupo membranaceo“ (RENGEL: Cystenhaut = Tunica propria = Basalmembran). „Perciò se in altri insetti il corpo giallo apparisce circondato da una ciste, la presenza della medesima sembra dipendere da particolarità dello stesso epitelio rimosso, che nel filugello non si riscontrano affatto.“

Worin die Ursache dieses Unterschiedes zu suchen sei, ist schwer zu sagen. Unsere Kenntnisse über die Veränderungen, welche der Mitteldarm während der Metamorphose erleidet, sind noch unvollständig und widerspruchsvoll. Und ob das, was bei *Anabolia* und vermutlich auch bei den andern Limnophiliden stattfindet, nur dieser Insectengruppe eigentümlich ist, ob es durch eine besondere Anpassung und in Verbindung mit der Lebensweise der Larve und des Insects erreicht wurde, oder ob die sparsame Natur auch auf einem andern Wege die Lösung des Problems der Darmmetamorphose versucht hat, sind so viele wichtige und interessante Fragen, welche vorläufig nicht beantwortet werden können, da der Fall der Trichopteren bis jetzt vereinzelt dasteht.

A. Der Enddarm der erwachsenen Larve.

Der Enddarm (Fig. 1) befindet sich in direkter Verlängerung des Mitteldarmes und erstreckt sich in der Körperachse von dem 6. Abdominalsegment bis zum hintern Ende des Abdomens. Der

After hat die Form einer senkrechten Spalte. Makroskopisch kann man an dem Enddarm nur 2 Regionen unterscheiden: die eine, gleich auf den Mitteldarm folgend, von diesem nur durch eine schwache Einschnürung getrennt, in die auch die 6 Vasa Malpighii münden. Diese Partie wird allmählich dünner, bis sie in die zweite Enddarmpartie übergeht, welche die Form eines ovalen mit dem spitzern Ende nach hinten gerichteten Sackes hat (Fig. 1). Die Grenzlinie zwischen diesen beiden Enddarmpartien befindet sich in dem 8. Abdominalsegment. Auf Schnitten sieht man aber, daß diese beiden Partien aus mehreren andern zusammengesetzt werden, die sich von einander nur durch die Beschaffenheit ihrer Wände unterscheiden. So bilden in dem vordern Teile auf einer kleinen Strecke die aus hochcyllindrischen Zellen bestehenden Wände des Enddarmes einen Verschlußapparat, einen Pylorussphincter. Auf diese Partie folgt eine andere, in der das Epithel abgeplattet ist, diese Region wäre der Dünndarm. Die anale Partie des Dünndarmes ist von der ovalen dadurch unterschieden, daß ihre Wände 6 starke Längsfalten bilden, denen an der Außenseite eine stark entwickelte Muskulatur entspricht. Wir werden später sehen, ob wir dieser Darmregion nur eine Sphincterrolle oder noch eine andere physiologische Funktion zuschreiben müssen. Ganz hinten wird der Dünndarm sehr eng und hängt in den vordern Teil des Dickdarmes hinein. Der Dickdarm, der eiförmige Teil des Enddarmes, wird auch durch eine besondere Beschaffenheit seiner Zellen gekennzeichnet. Auf ihn folgt ein kurzes Rectum, dessen Existenz nur auf Schnitten festgestellt werden kann.

A. Der Pylorussphincter (Fig. 25 u. 26). Zusammen mit der Basalmembran, in der Gegend, wo die 6 Vasa Malpighii in den Darm münden, endigt auch das cylindrische Mitteldarmepithel plötzlich, und an seiner Stelle tritt ein anderes, ebenfalls cylindrisches Epithel auf. Man erkennt trotzdem gleich, daß dieses Epithel nicht mehr dem Mitteldarme angehört, denn es ist mit einer Häkchenintima bedeckt, und an der Basis der Zellen befinden sich keine Epithelmutterzellennester mehr. Auf Längsschnitten (Fig. 25 *pap*) erhebt sich dieses Epithel als solider kräftiger Ringwulst in das Darmlumen, und diesem entspricht äußerlich keine tiefe Einschnürung mehr wie an der Grenze zwischen dem Vorder- und Mitteldarme. Es ist ein solider (auf Querschnitten) auch gelappter Wulst. Diese Lappen (Fig. 26) des Wulstes, deren Zahl zwischen 12 und 16 variiert, entstehen nur dadurch, daß die Zellen verschieden hoch sind. Ventral zwischen den in das Lumen hineinragenden Loben

sieht man immer eine Rinne (Fig. 26 I), welche tiefer und beständiger ist als die andern.

Für diese Darmpartie besonders charakteristisch ist das Vorhandensein einer ziemlich entwickelten chitinösen, mit S-Fuchsin rosa gefärbten Intima, auf welcher zahlreiche gelbbraune (natürliche Farbe) Zähnchen oder Häkchen sich befinden (Fig. 25, 26 *izh*), deren scharfe Spitzen nach hinten gerichtet sind. Ich kann nicht sagen, ob jedes Zähnchen einer Zelle entspricht. Die Zellen, welche diese Intima gebildet haben, sind hocheylindrisch, und die Höhe wechselt mit der Lage der Zelle in dem Lobus. Die Zellgrenzen können an dem gut fixierten Material, obwohl die Zellen sehr hoch und gegeneinander gepreßt sind, sehr leicht erkannt und bis an die Basis verfolgt werden. Das gelb gefärbte körnelige Plasma ist an der Zellenbasis dichter, da dort ein größerer Druck herrscht als in den freien gegen das Lumen gerichteten Enden der Zellen. Die Kerne befinden sich mehr gegen das Lumen hin, sind elliptisch und haben ein in Körnchen zerteiltes Chromatin. Diese Körnchen sind in eine schwach gefärbte achromatische Substanz eingebettet. Die Basalmembran (Fig. 25, 26 *bm*), obwohl in direkter Fortsetzung mit der des Mitteldarmes, läßt sich leicht als ein dieser Darmpartie eigentümliches Gebilde erkennen, denn ihr Aussehen ist ein ganz verschiedenes. Sie zeigt keine Längs- und Querfalten wie die des Mitteldarmes, sie ist eine feine strukturlose Membran, welche auf Schnitten als zarte, feine, manchmal auch wellenförmige Linie erscheint. Sie hat also mehr das Aussehen der Basalmembran des Vorderdarmes.

An der Stelle, wo die Vasa Malpighii in den Darm einmünden, kurz vor dem Ringwulste, auf dem Grunde der ringförmigen Rinne, welche sich zwischen dem hocheylindrischen Epithel des Mitteldarmes und dem Ringwulste befindet, bemerkt man, besonders auf Längsschnitten (Fig. 25 *ai*), einen aus niedrigen, kubischen, mit rundem Kerne versehenen Zellen gebildeten Ring. Diese kleinen Zellen scheinen da, wo ein MALPIGHI'sches Gefäß einmündet, seinem proximalen Ende, welches in das Darmlumen hineinragt, zu folgen. In diesem Ringe müssen wir das, was die Forscher den hintern Imaginalring nennen, erkennen; dieser aber, muß ich betonen, gelangt später auch während der Metamorphose zu keiner großen Entwicklung, nicht einmal zu einer solchen wie der vordere Imaginalring. Ein so deutlicher und auch bei der Larve gut entwickelter Imaginalring, wie KOWALEWSKY, VAN REES, VAN EY, VERNON und DEGENER ihn gefunden haben, kommt bei *Anabolia* nicht vor. Die äußerst

schwache Entwicklung dieses Ringes ist vielleicht dadurch zu erklären, daß der gesamte Enddarm des Insects einfacher ist als der der Larve und so während der Metamorphose in diesem eher eine Reduktion als eine Neubildung stattfinden wird, wie es in der Tat auch geschieht.

Die Muskulatur dieser Darmpartie besteht aus einer innern Ringfaser- und einer äußern Längsfaserschicht. Die dicht gedrängten Ringfasern (Fig. 25, 26 *rm*) bilden fast einen soliden kontraktilen Ring. Unter ihnen kann man hier und da ein feines Tracheenästchen, Bindegewebszellen und Leucocyten sehen. Die stärker als die circulären entwickelten Längsfasern (Fig. 25, 26 *lm*) sind voneinander entfernt und erstrecken sich teilweise nach vorn auch auf den hintern Teil des Mitteldarmes sowie auch nach hinten auf den Dünndarm. Die Längs- sowie die Ringfasern zeigen eine typische Querstreifung, welche in den Ringfasern aber oft nur mit Schwierigkeit festgestellt werden kann. — Ihre langgestreckten Kerne befinden sich entweder zentral oder peripherisch angeordnet; einige sind von einem protoplasmatischen Hof umgeben.

B. Der Dünndarm (Fig. 30, 33, 34, 36). In dieser Enddarmpartie kann man 2 fast gleich lange Abschnitte unterscheiden: Das cylindrische Epithel, welches den Pylorussphincter bildet, tritt plötzlich zurück, und darauf folgt ein Plattenepithel, dem Vorderdarmepithel (Ösophagus) sehr ähnlich. Die Zellgrenzen (Fig. 30) sind wegen der abgeflachten Form der Zellen nicht zu sehen; die Kerne sind klein, ebenfalls abgeflacht und parallel zu der Innenfläche der Zellen gelagert, auf welcher eine zarte Intima sich befindet. Das so stark reduzierte Epithel bildet eine Menge kleiner Falten. Wenn man analwärts vorschreitet, kommt man in eine Gegend (Fig. 33), wo das Epithel zwar dieselbe Beschaffenheit hat wie in dem auf den Pylorussphincter folgenden Teile, wo aber die Falten größer werden, und die Intima mit kräftigen Zähnen (*izh*) versehen ist, welche einstweilen unregelmäßig zerstreut sind, aber weiter nach hinten sich in 6 Längsstreifen anordnen, welche mit den 6 beständigen Längsfalten, die an Stelle der zahlreichen Falten der vordern Gegend des Dünndarmes getreten sind, abwechseln (Fig. 34).

Das in den Falten befindliche Epithel gleicht dem der vordern Partie. Die Zellen aber, welche den 6 gezähnten Streifen der Intima entsprechen, sind höher. — Die Zellgrenzen sind sichtbar, und die ovalen Kerne sind senkrecht zur Basalmembran angeordnet, welche dem Epithel in allen seinen Falten folgt. Die Basalmembran er-

scheint im mikroskopischen Bilde wie eine zarte rosagefärbte Linie. Die Intima dieses Dünndarmabschnittes ist 4—5mal so dick wie in dem vordern Abschnitte, und die gelben Zähne liegen ihr mit einer breiten dunkelbraunen Basis an. Auf diesen Dünndarmabschnitt folgt ein dünnerer, welcher oft fernrohrartig in den gleichfolgenden Dickdarm invaginiert ist. Dieser Abschnitt unterscheidet sich von dem vordern nur dadurch, daß sein Lumen enger ist und daß die Intima nicht mehr die 6 gezähnten Streifen zeigt (Fig. 36). Das Epithel ist ebenso beschaffen wie im vordern Abschnitt. In der Fig. 36 sieht man die ovale Form der Kerne, welche neben dem feinkörnigen Chromatin manchmal auch ein Kernkörperchen besitzen. Hier kann man noch sehen, daß die Intima — wie auch die des vorhergehenden Abschnittes — manchmal dieselbe Eigentümlichkeit zeigt, welche wir schon in dem Vorderdarme gefunden haben, nämlich daß sie aus 2 leicht unterscheidbaren Zonen besteht, aus einer innern ältern hyalinen und mit S-Fuchsin sich rosa färbenden, in welcher ein lamellöser Bau zu sehen ist und deren innerste Lamelle zugleich die dickste ist, und aus einer äußern (*gri*) auf das Epithel gelagerten, nicht an allen Stellen sichtbaren Zone, welche ein körneliges Aussehen hat und sich mit Hämatoxylin blauviolett färbt. Dieser enge hintere Abschnitt des Dünndarmes, welcher oft in den gleichfolgenden Dickdarm hineinhängt, muß als ein zweiter Sphincter betrachtet werden, der den Nahrungsstoffen nur ein langsames Hinübergleiten in den Dickdarm erlaubt und ein Zurückkehren derselben verhindern soll. Der eigentümliche Bau des Dünndarmes, welcher von 2 Sphincteren, dem Pylorus vorn und diesem letztern, auch von mir nach VORHIES Rectalsphincter genannten (obwohl diese Benennung nicht berechtigt ist) begrenzt wird, läßt mich annehmen, daß in dieser Partie des Enddarmes die Nährstoffe, welche sicherlich auch in ihrem Durchgang durch den Mitteldarm chemische Veränderungen erlitten haben, der innigen und endgültigen Mischung mit den Mitteldarmsäften unterworfen werden, damit sie später langsam in den Dickdarm übergeführt werden können und so ihre Absorption ermöglicht wird; denn die eigentliche Absorption geschieht auch durch die großen Zellen, welche die Epithelwand dieser Darmpartie bilden.

Die Gründe, die mich zu dieser Annahme bringen, sind die folgenden: Das weite Lumen, das nur in dem ganz nach hinten befindlichen Abschnitte eng wird, ermöglicht eine Anhäufung der Nahrungsstoffe und der Darmsäfte; hier erlaubt dann die Muskulatur,

da sie etwa von der Mitte an außerordentlich entwickelt ist — entwickelter als in irgend einer andern Partie des gesamten Darmes — in dieser Gegend kräftige peristaltische Bewegungen, welche die Mischung der Nahrungsstoffe mit den Verdauungssäften bewirken; die Zähne, welche die 6 mit den in das Lumen hineinragenden Falten alternierenden Streifen bilden, können ebenfalls an der weitem Zerkleinerung der Nahrungsstoffe teilnehmen. Dieser Dünndarmpartie, wie VORHIES getan hat, nur eine Sphincterrolle zuzuschreiben, halte ich nicht für zulässig, denn dann wäre das Vorhandensein und die Rolle des Pylorussphincters unerklärlich, der doch genügend stark entwickelt ist, um nicht der Hilfe eines andern von ihm nicht weit entfernten Sphincters noch zu bedürfen.

Die Muskulatur des Dünndarmes besteht ebenfalls aus einem innern System von Ringfasern und einem äußern von Längsfasern; sie hat aber nicht in ihrer ganzen Ausdehnung dieselbe Entwicklung und Anordnung. In dem vordern, dem Pylorus benachbarten Abschnitte (Fig. 30), wo auf ungefähr einem Drittel der gesamten Dünndarmlänge seine Wand dünn und die zarte Intima glatt ist, hat die Muskulatur eine ähnliche Entwicklung wie die des Vorderdarmes; die Anordnung ist selbstverständlich nicht dieselbe, indem hier die Ringfasern nach innen die Längsfasern nach außen hin liegen. Die Ringfasern bilden nicht wie im Mitteldarme einen fast ununterbrochenen Mantel; sie sind noch mehr voneinander getrennt. Dasselbe wäre auch über die Längsfasern zu sagen, deren Mehrzahl auch der Pylorusbildung gehört. — Die Fasern zeigen sonst keine besondere Eigentümlichkeit. Ihre Querstreifung tritt deutlich hervor, und die länglichen Kerne befinden sich direkt unter dem rosagefärbten oft gekräuselten Sarcolemma. — Im zweiten Drittel (Fig. 33, 34), sogar etwas nach vorn hin, wo die Dünndarmwand in Form von sechs Längsfalten ins Darmlumen hineinzuragen beginnt und die dicke Intima in den äußern Falten die Chitinzähne besitzt, hat seine Ringmuskulatur eine starke Entwicklung.

Die Ringmuskulatur besteht hier aus 2 Ringfasersystemen: einem innern, im Vergleiche zu dem andern schwach entwickelten, welcher die Fortsetzung des in dem vordern Dünndarmabschnitte befindlichen Ringmuskelsystems bildet, und einem äußern, sehr kräftigen, aus Muskelbündeln bestehenden System.

Die Muskelbündel gehen von einer Außenfalte (Fig. 33 u. 34 *arm*) zu der andern und setzen sich an der Basalmembran an der Basis derjenigen Zellen an, denen die Zähne der Intima entsprechen. Die

zahlreichen Muskelfasern, welche die Muskelbündel zusammensetzen, zeigen, einzeln betrachtet, die gewöhnliche Beschaffenheit. — Endlich kommt zu dieser kräftigen Muskulatur, welche als zusammenschmürende betrachtet werden muß, noch äußerlich eine aus Längsfasern bestehende hinzu (Fig. 34 *alm*), deren Fasern in Gruppen von je 5—6 vereinigt sind, welche den Außenfalten entsprechen. — Es ist noch zu bemerken, daß zwischen den beiden Ringmuskelsystemen sich noch Längsfasern befinden (Fig. 33 *ilm*), welche die Endausläufer der in dem vordern Dünndarmabschnitte vorhandenen Längsfasern sind und die weiter nach hinten immer spärlicher werden, um ungefähr in der Mitte dieser Darmpartie zu verschwinden. In dem letzten Drittel des Dünndarmes (Fig. 36 *lm*, *rm*) besteht die Ringmuskulatur aus fast ringförmigen, nebeneinander gelegenen Muskelfasern und aus den 6 äußern Gruppen von Längsfasern, die den Außenfalten entsprechen und die Fortsetzung der Gruppen des vorhergehenden Darmabschnittes bilden.

In der ganzen Länge des Dünndarmes befindet sich zwischen der Muskulatur und der Darmwand sowie zwischen den Falten die Körperflüssigkeit, in welcher nur spärliche zellenartige Elemente vorhanden sind (Blutkörperchen und Bindegewebszellen).

C. Der Dickdarm. Auf den Dünndarm folgt plötzlich jene blasenförmige Enddarmpartie, welche bei Öffnung des Abdomens einer Larve sofort auffällt (Fig. 1) und die Hälfte der gesamten Länge des Enddarmes einnimmt. Auf Querschnitten (Fig. 39) sieht man, daß die epitheliale Wand fast immer 6 mehr oder weniger in das Lumen hineinragende Falten bildet, also dasselbe Bild bietet, welchem wir schon in dem Dünndarm begegnet sind. Die Zellen, welche die Dickdarmwand bilden, sind nur diesem Darmabschnitt eigen und haben ein ganz besonderes Aussehen, welches uns zu der Meinung bringt, daß die Zellen eine besondere Funktion haben müssen, diejenige der absorbierenden Zellen. eine Funktion, welche auch VAN GEUCHTEN den ähnlichen von ihm in dem Dickdarme bei der *Ptychoptera contaminata*-Larve gefundenen Zellen zuschreibt. Ich halte den von VORHIES gegen diese Funktion dieser Zellen vorgebrachten Grund für unzulänglich.

Er schreibt diesen Zellen nur eine secretorische Funktion zu und begründet das mit der Tatsache, daß er im Lumen oft eine mit Hämatoxylin blau gefärbte Substanz gefunden hat, welche ihm wie ein Secret vorkommt. Eine ähnliche geronnene Masse findet man auch in den andern Darmabschnitten (auch im Dünndarm z. B.),

und den dort befindlichen Zellen kann man am wenigsten eine secretorische Tätigkeit zuschreiben, sodaß diese Masse hier eine andere Herkunft haben muß. Dieser mit Hämatoxylin gefärbten Substanz bin ich in dem Dickdarme oft begegnet, aber sie scheint eher aus den nicht mehr verdaulichen, mit dem Excretprodukt der MALPIGHI'schen Gefäße gemischten Nahrungsteilen bzw. Faeces zu bestehen, welche hier noch eine Zeitlang verweilen, um dann nach außen zu gelangen, da sie in dem sehr kurzen und unbedeutenden Rectum, das durch eine weite Öffnung mit der Außenwelt in Verbindung steht, nicht genügenden Raum finden, wie denn das letztere, wie auch VORHIES sagt, immer leer ist. — Diese großen Zellen sind mehr breit als hoch ($40-45 \mu : 50-60 \mu$), und ihre innere Fläche ragt gelegentlich infolge der Tension, welche in den Zellen herrscht, mehr oder weniger in das Darmlumen hinein. In ihrem Plasma kann man leicht dem Verlauf der Linen folgen, welche sich nicht immer in gerader Linie bis an die Zellbasis fortsetzen. Trotz meiner Mühe, eine peripherische gestreifte Membran (VAN GEHUCHTEN) an ihrem innern Rande zu finden, ist mir dies nicht gelungen. Eine ähnliche Membran hat VORHIES bei *Platyphylax* (auch einem Limnophiliden wie *Anabolia*) gefunden. Ich konnte nur feststellen, daß das Plasma dort dichter ist als in dem übrigen Zellteile, aber doch nur körnelig und ohne Spur einer Streifung, welche sich allmählich in den übrigen Plasmateil verlieren würde.

Gegen die Zellbasis hin ist das Plasma ebenfalls dichter, aber nicht in demselben Maße. Die großen Kerne sind unregelmäßig gestaltet; sie sind sehr reich an feinkörnigem Chromatin, sodaß es nur bei sehr starker Vergrößerung möglich ist, die Form und Anordnung der Chromatinkörnchen zu erkennen, und dann kann man in den Kernen auch eine wechselnde Zahl (immer mehr als 2, ich habe auch 6—8 gezählt) von Körnchen bemerken, welche wenig größer als die Chromatinkörnchen sind und sich mit S-Fuchsin rot färben, sodaß man ihnen eine paranucleinäre Natur zuschreiben muß. Die innere freie Fläche der Zellen ist mit einer sehr zarten Intima bedeckt (Fig. 39 *li*), welche schwer sichtbar ist und die in diesem Darmabschnitte stattfindende Absorption nicht verhindert.

Die Basalmembran (*bm*) des Dickdarmes, welche als dünne Linie erscheint, aber doch leicht zu finden ist, zeigt die Eigentümlichkeit, daß an ihrer Außenseite und in enger Apposition mit ihr sehr kleine Kerne zu sehen sind. Auf den ersten Blick könnte man glauben, daß diese Basalmembran Kerne besitzt und nicht mehr eine struktur-

lose Membran ist; bei näherer Betrachtung aber sieht man, daß die Kerne nicht zu ihr gehören, sondern äußerlich gelegen und von einer kleinen Plasmamasse umgeben sind, in welcher manchmal auf günstig geführten Schnitten auch ein winzig kleines Lumen (*T*), von einem hyalinen, manchmal auch mit S-Fuchsin schwach gefärbten Ringe umschlossen, zu sehen ist. Diese kleinen mit dem intracellulären Lumen versehenen Zellen gehören den letzten Tracheenverzweigungen an, welche in dieser Darmpartie reichlicher vorhanden sind als anderswo. In andern Fällen findet man den Tracheenquerschnitt nicht, sodaß diese Zellen auf den ersten Blick anderer Natur zu sein scheinen; aber da die Form und Größe des Kernes sowie seine Färbung und die des Plasmas mit denen der andern identisch sind, müssen auch diese für dieselben Gebilde gehalten werden. Die Muskulatur besteht aus fast ringförmigen Muskelfasern und aus den 6 Gruppen von je 3—5 Längsfasern (*lm*), deren 2 gewöhnlich stärker entwickelt sind. Die Längsfasergruppen entsprechen den Außenfalten. Auf ihrem Querschnitte sieht man auch die COHNHEIM'schen Felder leicht.

D. Das Rectum. Das Rectum folgt plötzlich auf den Dickdarm und findet sich nur im 10. Abdominalsegment. Makroskopisch bildet es keinen individualisierten Teil des Enddarmes. Auf Schnitten sieht man aber, daß die großen Zellen des Dickdarmepithels plötzlich in ein sehr schwach entwickeltes Epithel übergehen. Dieses Epithel ist demjenigen des vordern Teiles des Enddarmes (Fig. 43) ähnlich, nur mit dem Unterschiede, daß die Zellen sowie ihre Kerne etwas größer sind und auch die Intima viel dicker. Diese zeigt manchmal dieselbe Eigentümlichkeit, welche wir schon in der Intima der mittlern Partie des Dünndarmes beschrieben haben und an der man eine dünne hyaline und die körnelige dickere mit dem Epithel in Berührung kommende Schicht (*gri*) unterscheiden kann. — Gegen seinen hintern Teil hin (Anus) geht das Epithel allmählich in die Hypodermis über; die Intima geht ebenfalls in die chitinisierte Cuticula über, welche die Körperoberfläche bekleidet, wobei sie auch etwas dünner wird.

Die Muskulatur ist ebenfalls einfach: Ringfasern und 6 Gruppen von Längsfasern, welche den äußern Falten der Rectumwand entsprechen, bilden sie. Diese Falten der Rectumwand verschwinden mehr analwärts und das Lumen erscheint seitlich abgeflacht. An der Grenze zwischen Rectum und Dickdarm findet man noch ein oder zwei Paare von Muskelfaserbündeln, welche sich an die seit-

lichen Körperwände ansetzen. Sie können Dilatatoren des Rectums sein, und mit der Ringmuskulatur würden sie einen sehr schwach entwickelten Sphincter bilden.

Auf Längsschnitten durch den Enddarm, besonders in der Dickdarmpartie, findet man gelegentlich noch eine structurlose Membran, eine seröse Hülle.

B. Die Regeneration des Enddarmepithels.

Zur Erleichterung der Beschreibung der Vorgänge, welche während der Metamorphose im Enddarme stattfinden, werde ich mich zuerst mit dem Pylorus- und Dünndarmabschnitt beschäftigen und erst nachher mit dem Dickdarm und dem Rectum.

A. Pylorussphincter und Dünndarm. Die Umwandlungen, welche das Epithel des Enddarmes besonders in seiner vordern Gegend (im Pylorussphincter und Dünndarm) während der Metamorphose erleidet, sind viel weniger intensiv als in den Darmgegenden, von denen wir schon gesprochen haben, da die Veränderung dieser Partie von der Larve bis zur Imago mehr eine Reduktion, eine Vereinfachung, darstellt, wobei der hintere Imaginalring nur eine ganz untergeordnete Rolle spielt.

Ziemlich spät, wenn das larvale Epithel sich schon als gelber Körper im Mitteldarmlumen befindet und das Puppen- bzw. Pupoimaginalepithel schon vollständig gebildet ist, fangen die Veränderungen in dieser Enddarmpartie an, und wie im Vorderdarme findet zuerst die Abstoßung der Intima statt. Das geschieht aber nicht gleichzeitig in der Pylorus- und Dünndarmgegend. Während in der Pylorusgegend die Intima mit dem hochcylindrischen Epithel noch in Zusammenhang steht, hat in dem Dünndarme das Epithel schon angefangen sich aus den Intimafalten zurückzuziehen, sodaß auf Querschnitten der äußere Rand seiner Wand kreisrund ist, und die larvale im Lumen zurückbleibende Intima bewahrt noch lange Zeit die Form, welche sie samt der Matrix bei der Larve hatte (Fig. 31 u. 35 *li*). Später zeigt sie bei der Larve, die kurz vor der Verpuppung steht, nicht mehr dieses Aussehen. Der Vorgang der Intimaabstoßung scheint also in dieser Region nicht in derselben Weise stattzufinden wie im Vorderdarm, wo die Intima nur infolge der Muskelkontraktion abgestoßen wurde und sich zerknittert im Darmlumen befand. Hier trachtet das Epithel selbst ein zylindrisches Rohr zu bilden, nachdem es zuerst sich von der Intima losgetrennt

hat. Endlich hat sich das Epithel in der vordern und mittlern Gegend des Dünndarmes aus allen Falten der Intima zurückgezogen. Der äußere Rand, die Basalmembran, welche wegen ihrer Zartheit leicht mit dem Sarcolemma der Muskelfaser, wenn diese eng aneinander gelegt sind, verwechselt werden kann, erscheint wie eine kreisrunde Linie; der innere Rand ragt dagegen da, wo bei der Larve eine Falte vorhanden war, in das Lumen mehr hinein, da hier die Zellen cylindrischer sind. Das Plasma ist grobkörnig und die Zellgrenzen leicht zu erkennen; die Kerne sind etwas größer als bei der Larve und ihr körneliges Chromatin in dem rosagefärbten Achromatin gleichmäßig verteilt. Die Kerne sind in der Vordergegend (Fig. 31) wegen der geringen Dicke der Zellen etwas abgefacht und senkrecht zur Zellenhöhe gerichtet; wo aber bei der Larve Falten vorhanden waren, sind sie mehr radiär angeordnet. — In der ganz nach hinten gelegenen Region, dem sogenannten Rectalsphincter, ist zu dieser Zeit bei derselben Larve der Vorgang noch nicht soweit vorgeschritten; das Epithel hat sich aus den 6 Intimafalten nicht soweit zurückgezogen, und die Zellen sind mehr cylindrisch, obwohl die Basalmembran auf Querschnitten als kreisrunde Linie erscheint. Bei den etwas ältern Larven, bei welchen die Reste des larvalen gelben Körpers schon in das Lumen des Dünndarmes gelangt sind und in welchen — wie ich betonen muß — keine Reste von Zellen oder Kernen mehr vorhanden sind, findet man in dieser Gegend des Rectalsphincters zwischen der abgestoßenen Intima und der Epithellage und manchmal auch in Verbindung mit ihr größere oder kleinere unregelmäßige kernhaltige Plasmafetzen. Die Kerne dieser Protoplasmafetzen haben einen senilen Charakter. Sie sind klein, zusammengeschrumpft, deformiert; ihr Chromatin kann bei stärkerer Vergrößerung nur mit Schwierigkeit als körnelig erkannt werden, da das Achromatin sich stark mit S-Fuchsin dunkel rot färbt. Sie sind wohl der Caryolyse anheimgefallen. Die Kerne der Zellen dagegen, welche die Wand bilden, sind groß, bläschenförmig, das Chromatin körnelig, mit Hämatoxylin schön blau gefärbt, die achromatische Substanz rosa, und fast in jedem Kern befindet sich auch ein mit S-Fuchsin etwas dunkler gefärbtes Kernkörperchen. Das Plasma besitzt ein körneliges Gefüge und färbt sich auch mit S-Fuchsin, sodaß es orange erscheint, wodurch es von dem der Zellen der vordern und mittlern Gegend des Dünndarmes sich unterscheidet, in welchen die Zellen auf dem Wege der Verjüngung langsamer vorschreiten und von denen dieser Gegend überholt werden. Die

Ursache, warum in dieser Gegend die Vorgänge tiefer greifend sind als in dem übrigen Teil des Dünndarmes, muß in dem Umstand gesucht werden, daß bei der Larve diese Gegend die am weitesten entwickelte des ganzen Dünndarmes ist. Denn da der Rectalsphincter bei der Imago im Bau einfacher und auch schwächer entwickelt ist als bei der Larve, andererseits aber doch stärker entwickelt ist als der Dünndarmabschnitt, welcher bei der Imago ein einfaches Rohr darstellt, muß er eine tiefer greifende Umwandlung durchmachen als der eigentliche Dünndarmabschnitt.

Der Pylorusabschnitt zeigt während der ganzen larvalen Ruheperiode fast dasselbe Aussehen wie bei der erwachsenen Larve. Gegen deren Ende kommt die Intima auch hier mit dem noch hochcylindrischen Epithel nicht mehr in Berührung. Das Plasma scheint aber dichter zu sein und die Kerne blasser als bei der Larve. Die Zellen des Imaginalringes besitzen dieselbe Form wie bei der Larve, zeigen aber eine größere Affinität für die Farbstoffe; die Kerne ebenfalls, sodaß sie zu denen der cylindrischen Zellen des Sphincters im Gegensatz stehen. Bei der eben ausgeschlüpften Puppe hat der Pylorussphincter auf einmal ein ganz anderes Aussehen als früher, was man auch bei der 1—2 Tage alten Puppe findet. Der Ringwulst ist immer gelappt. Die die Lappen bildenden soliden Falten sind viel höher als bei der Larve (Fig. 27); die Zellen, besonders die, welche sich in der Mitte der Falten befinden, sind sehr lang, und ihre Höhe nimmt gegen die zwischen den Falten gelegenen Partien hin allmählich ab. Die Zellgrenzen lassen sich als feine, punktierte Striche bis an die Basalmembran verfolgen, welche als eine feine, an manchen Stellen gekräuselte Linie ebenfalls den Falten folgt, da der äußere Rand nicht mehr wie bei der Larve kreisrund ist (Fig. 26). Die Kerne sind oval und mehr an den innern Rand der Zellen gerückt. — Das Chromatin ist nicht mehr so reichlich vorhanden und das Achromatin schwach gefärbt.

Der Imaginalring läßt sich nicht mehr als solcher erkennen. Seine Zellen scheinen höher geworden zu sein und an der Zusammensetzung des jetzigen Pylorussphincters teilzunehmen und durch ihre Vermehrung ein Wachstum in der Länge und eine Vermehrung der Zellen dieser Gegend verursacht zu haben, was jetzt wenigstens an der größern Zahl der den Sphincter bildenden Zellen leicht zu erkennen ist. Später, wenn der Pylorus sich zurückzubilden beginnt, indem er die Form, die sich bei der Imago vorfindet, annimmt, tritt an der Stelle des frühern wieder ein aus kleinen kubischen Zellen

gebildeter Ring auf. Caryokinetische Figuren habe ich in dem Imaginalring wie in dem Pylorusabschnitte nie gefunden, obwohl ich annehmen muß, daß zu dieser Zeit eine Vermehrung der Zellen stattgefunden hat, welche wahrscheinlich auch den vordern Teil des Dünndarmes bilden, indem sie so nur sein Wachstum verursachen. Aber dieser hintere Imaginalring gelangt keineswegs zu einer größern Entwicklung, nicht einmal zu einer solchen wie der vordere Imaginalring, auch tritt er nie ebenso klar hervor, sodaß seine Rolle auch während der Metamorphose eine ganz untergeordnete zu sein scheint. Denn der Pylorus, welcher sich gleich hinter ihm befindet, erhält sich auch bei der Imago, aber noch viel weniger ausgebildet im Vergleich zu demjenigen der Larve. Wenn man die Abbildungen (Fig. 26 u. 29) vergleicht, kann man sich leicht davon überzeugen. Im Durchmesser sowohl als auch an Ausdehnung, in der Zahl und Höhe der Falten sowie an Dicke der Intima und in der Entwicklung der entsprechenden Muskulatur ist der Pylorussphincter bei dem vollständigen Insect viel reduzierter und schwächer als bei der Larve. Vergleicht man dagegen den Zustand der Cardia bei der Larve mit dem bei der Imago, so sieht man, daß der vordere Imaginalring, um das für die Bildung des komplizierten Verschlußapparats notwendige Material zu liefern, sowie auch um zu der Verlängerung des Vorderdarmes beizutragen, eine größere Entwicklung durchmachen mußte, daher erscheint er auch während der Metamorphose kräftiger und deutlicher als sonst. — Die Dünndarmwandung derselben Puppe besteht aus kubischen, mit runden Kernen versehenen Zellen. Nach hinten zu beginnt die Wand sich in die 6 Längsfalten zu legen. Der Rectalsphincter erscheint, wie er in Fig. 37 abgebildet ist. Die 6 Längsfalten haben eine große Entwicklung erreicht, sodaß sie im Darmlumen aneinander stoßen. Wenn man sie aber mit den Falten des Rectalsphincters der Larve (Fig. 36) vergleicht, sieht man, daß sie weit einfacher sind. Die Zellgrenzen sind schwer zu erkennen, und das Plasma hat eine gleichmäßige Struktur. Die Größe der Kerne übertrifft die der larvalen Kerne, ihr körneliges Chromatin ist in der schwachgefärbten achromatischen Substanz gleichmäßig verteilt; hier und da findet man auch ein Kernkörperchen. Die mit Hämatoxylin gefärbte Basalmembran (Fig. 37 *bm*) ist im Bereiche der Falten leichter zu erkennen. Eine Intima sieht man noch nicht.

Bei der jungen Puppe werden die Falten des Pylorus, welcher dasselbe Aussehen hat wie früher, niedriger, aber in demselben Maße

auch dicker; eine dünne Intima ist schon sichtbar. Die Dünndarmzellen werden cylindrischer, und die nunmehr ovalen Kerne ordnen sich radiär. In dieser Gegend erkennt man auch eine dünne Intima; sie ist, wie in den übrigen Teilen des Dünndarmes, zart rosa gefärbt. Weit nach hinten (in dem zweiten Drittel) werden die 6 Falten noch deutlicher. Einige Zellen besitzen in ihrem Plasma vacuolenartige Gebilde. In der Rectalsphinctergegend bewahrt das Epithel dieselben Eigenschaften wie bei der Puppe im Augenblicke der Häutung, mit dem einzigen Unterschiede, daß auch auf ihm sich schon eine Intima findet. — Das Dünndarmepithel dieses Stadiums ist das für die Puppe charakteristische Epithel, welches bald eine Reihe von Vorgängen wieder durchmacht, um in das definitive, imaginale Epithel überzugehen. — Dieses Übergangsepithel, welches auch eine Chitinintima gebildet hat, die später in derselben Art abgestoßen wird wie die frühere, kann als Puppenepithel betrachtet werden, wie es DEGENER für das ähnliche Gebilde bei *Cybister* getan hat.

Bei der ungefähr 3 Tage alten Puppe findet man in der Pylorusgegend sowie auch in dem ganzen Dünndarme seniler Degeneration anbeimgefallene Kerne und auch caryolytische Tröpfchen. Ihre Zahl wächst am 4. Tage. Im Pylorussphincter werden die Falten kleiner, indem eine große Zahl von Zellen scheinbar zugrunde gegangen ist. Nebst den senilen findet man viele runde und saftige Kerne. Dasselbe kann man über den Dünndarm und den Rectalsphincter sagen, wo aber die Zahl der verjüngten Kerne überwiegt.

Bei der 5 Tage alten Puppe findet man keine caryolytischen Tropfen mehr.

Der Pylorussphincter hat das in der Fig. 28 wiedergegebene Aussehen. Man kann dort sehen, daß die Zahl und die Höhe der Falten reduziert ist. Die Kerne sind (auf einem Querschnitte) in verhältnismäßig kleiner Anzahl vorhanden, aber relativ groß und bläschenförmig. Die stark mit Hämatoxylin gefärbten Chromatinkörnchen sind in dem schwach mit S-Fuchsin gefärbten Achromatin regelmäßig verteilt. Hier und da hat die dünne Intima (*pi*) sich von der Matrix losgetrennt. Im Dünndarme wird das Epithel durch ein körneliges mit Pikrinsäure gelb gefärbtes Plasma, welches gegen den nach dem Lumen zu gerichteten Rand hin dichter ist, charakterisiert. Die Zellgrenzen sind noch nicht sichtbar. Da die Basalmembran, wie in der Pylorusgegend, sehr dünn ist, kann sie hier nur mit Schwierigkeit erkannt werden. In einigen Zellen habe ich

wieder Vacuolen gesehen. Die gleichweit voneinander entfernten Kerne sind rund wie die des Pylorussphincters, mit dem Unterschiede, daß die achromatische Substanz fast farblos ist. Die Intima hat sich hier und da von der Matrix abgehoben. Dasselbe kann man auch von dem Epithel des Rectalsphincters sagen; die Kerne sind aber hier etwas größer.

Bei der 6 Tage alten Puppe hat sich die Intima im ganzen Dünndarm sowie in der Pylorusgegend von der Matrix losgetrennt und befindet sich in dem Darmlumen. Der Pylorussphincter hat fast das endgültige Aussehen. Die Höhe der Falten ist geringer (vgl. Fig. 29 mit 28), und dies bleibt so bis zur Imago. Die Zellen bilden mit der Zeit eine neue dünne Intima (Fig. 29 *i*), auf welcher kleine braungelbliche Zähnchen sich befinden. Das Plasma ist gegen die innere Zellenfläche hin dichter. Die Zellgrenzen treten wegen der schwachen Affinität des Plasmas für die Farbstoffe sehr deutlich hervor. Dafür haben die Kerne diese Affinität in größerem Maße. Die sehr zarte Basalmembran folgt den Falten, sodaß sie auf Querschnitten nicht mehr als kreisrunde Linie erscheint. In den Dünndarmzellen merkt man in dem Plasma sowie in den Kernen schon die Übergangsstruktur, welche zu der der Imago hinüberleitet. Bei der 6 Tage alten Puppe wölben sich die innern Flächen der Zellen in das Darmlumen hinein, und der innere Rand zeigt eine dünne hyaline Linie, in welcher wir die imaginale Intima erkennen müssen, besonders da sie an manchen Stellen zufällig von der Matrix abgehoben gefunden wird. Das Plasma ist ebenfalls gegen das Darmlumen hin dichter. Bei einem ältern Individuum merkt man in den Zellen dieser Darmpartie schon eine Anordnung der Plasmakörnchen in parallel verlaufende Streifen, welche nach außen hin sich allmählich verlieren; diese Plasmabeschaffenheit tritt später noch deutlicher hervor. Der Zellenteil, wo diese Streifung erkennbar ist, färbt sich mehr mit Pikrinsäure, während der übrige Teil des Plasmas mehr rosafarbig (S-Fuchsin) ist. In den bläschenförmigen und chromatinreichen Kernen sieht man auch ein schön rosa gefärbtes Kernkörperchen. — In dieser Form (Fig. 32) bleibt das Epithel bis zur Imago. Manchmal aber, wahrscheinlich infolge der Muskelkontraktion, schiebt das Epithel in das Lumen kleine Längsfalten, in welchen die Zellen mehr cylindrisch, und die Kerne seitlich abgeflacht sind. — Was den Rectalsphincter (Fig. 38, welche von einer ältern Puppe genommen ist) anbelangt, so ist noch hinzuzufügen, daß das Epithel, welches dem des eigentlichen Dünndarmes

ähnlich ist, aus Zellen besteht, deren Plasma gleichmäßig in dem Zellenkörper gelagert ist. Die Zellgrenzen sind leicht zu sehen. Die Zellen sind etwas mehr cylindrisch. Die Basalmembran färbt sich wieder rötlich. Auch eine dünne Intima (*i*) kann man erkennen. Die mehr oder weniger ellipsoidalen Kerne haben dieselbe Struktur wie in dem übrigen Teile des Dünndarmes. In dieser Beschaffenheit bleibt das Epithel bis zum vollständigen Insect.

Es ist noch zu bemerken, daß ich besonders bei den alten Puppen manchmal im Lumen nur eine in der Nähe der Matrix gelegene Intima gefunden habe. Diese Tatsache hat mich anfangs, als ich mein ganzes Material noch nicht geschnitten und gefärbt hatte und so die Lücken in der Entwicklungsreihe noch nicht gefüllt waren, zu der Annahme gebracht, daß das imaginale Epithel nur ganz spät eine Intima produziert, da ich die gefundene Intima für eine Puppenintima hielt. Als ich aber die Schnittserien kontrollierte und auch neue Präparate herstellte, habe ich in diesen und ähnlichen Fällen immer die zarte Puppenintima als eine rosa gefärbte, mehr oder weniger zerknitterte Membran in der ganz nach hinten gelegenen Enddarmpartie gefunden (im Dickdarmende und im Rectum); so war die in der Nähe der Matrix im Darmlumen befindliche Intima eine imaginale, welche sich zufällig infolge der Fixierung und Konservierung von der Matrix abgelöst hatte. In dem Pylorusabschnitt der alten Puppen war die imaginale Intima immer leichter zu erkennen, weil sie kleine Zähne besitzt.

B. Der Dickdarm. Zugleich mit der Abhebung der Intima im Dünndarme findet auch hier dasselbe statt. Die Veränderungen, die das Epithel erleidet, sind vorläufig minimal, sodaß bei der eben ausgeschlüpften Puppe die Beschaffenheit des Dickdarmes nur sehr wenig von der der erwachsenen Larve verschieden ist. Der Unterschied besteht nur in der Zellstruktur, Färbbarkeit und zum Teil auch in ihrer Form. Auf Querschnitten erscheint der Dickdarm wie bei der erwachsenen Larve. Die großen absorbierenden Zellen haben aber ein anderes Plasmagefüge. Das Plasma ist im Zellkörper gleichmäßig verteilt; dichtere Partien sind darin nicht mehr zu sehen; daher ist es auch in den nach VAN GIESON behandelten Schnitten gleichmäßig orange gefärbt. Die Kerne haben dieselbe Form wie bei der Larve, und ihr Chromatin scheint eine gesteigerte Affinität für Farbstoffe zu haben. — Wenn man die Zellen einzeln betrachtet, sind sie nicht mehr so niedrig wie bei der Larve; jetzt sind sie fast isodiametrisch, und ihre innere Fläche wölbt sich gegen das Lumen

hin, und auf ihnen kann man bei einer stärkern Vergrößerung schon die neue Puppenintima sehen, die das Aussehen einer sehr feinen, hyalinen, zart rosa gefärbten Linie hat. Die Basalmembran, auf welcher diese Zellen ruhen, ist dicker geworden und intensiv rosa gefärbt.

Bei den kurz vor der Verpuppung stehenden Larven habe ich manchmal zwischen der larvalen abgestoßenen Intima und der Matrix eine geronnene Substanz gefunden, welche scheinbar aus kleinen Körnchen zusammengesetzt ist, die sich in nach verschiedenen Richtungen ziehende Streifen angeordnet haben und mit Hämatoxylin gefärbt sind. Die Natur dieser Körnchen ist mir noch unklar. Ich glaube aber, daß sie eher protoplasmatischer Herkunft als nucleärer sind, obwohl sie blau mit Hämatoxylin gefärbt sind. Vermutlich stammen sie aus der peripherischen Plasmaschicht, welche sich gleich unter der Intima befand und die durch Veränderung ihrer (chemischen?) Beschaffenheit lockerer geworden ist und zu der Lostrennung der Intima beigetragen hat. — Dasselbe habe ich auch bei der 24 Stunden alten und sogar bei einer 2 Tage alten Puppe gefunden.

Sind wir berechtigt, dieses Epithel, welches bei der jungen Puppe so wenig von dem der erwachsenen Larve verschieden ist, ein Puppenepithel zu nennen? Wir haben beim Vorder- und Mitteldarm sowie im Dünndarm gefunden, daß ein mehr oder weniger entwickeltes und nur der Puppe eigentümliches Epithel sich herausbildet; auf Grund dieser Analogie und der bei diesem Darmteile allerdings weniger als sonst ausgeprägten Unterschiede zwischen diesem Epithel und dem der erwachsenen Larve kann es doch ein Puppenepithel genannt werden, obwohl es, wie gesagt, nicht so ausgesprochen ist wie in den andern Gegenden und sich nicht so lange erhält.

Bei der 2—3 Tage alten Puppe beginnen in diesem Epithel Zeichen der Senilität und Degeneration bemerkbar zu werden. Einige Kerne fallen einer caryolytischen Degeneration anheim. Hier und da sieht man, anfangs weniger, später in großer Zahl hypertrophierte Kerne, deren Form jetzt oval oder kugelförmig ist und deren Chromatin in größern oder kleinern Tropfen zusammenfließt (Fig. 40 *sk*). Diese caryolytischen Tropfen befinden sich anfangs noch in dem Innern des Kernes, in dem Kernsaft, dessen Quantität zugenommen zu haben scheint und der ein feinkörniges Gefüge hat. Dieser Kernsaft, der infolge seiner Vermehrung die Kernmembran stark ausgedehnt hat, färbt sich in einigen Kernen noch gleichmäßig schwach rosa.

in andern wahrscheinlich infolge der chemischen Veränderungen, die er erlitten hat, teilweise rosa, teilweise mit Pikrinsäure gelb, wie das Plasma, in dem die Kerne eingebettet sind. Oft kann man in den großen, fast schwarz oder braunviolett gefärbten caryolytischen Tropfen eine oder mehrere kleine Vacuolen sehen. Nachdem das ganze Chromatin in Tropfen zusammengefloßen und der caryolytische Vorgang beendet ist, sieht man vom Kerne nichts mehr als die dunkel gefärbten Tropfen, welche sich frei im Plasma befinden, nachdem zuerst die Kernmembran und der Kernsaft verschwunden und wahrscheinlich von andern Zellen, welche ein anderes Schicksal haben als die Mehrzahl der Dickdarmzellen, resorbiert worden sind. Vermutlich tragen sie sowie die frei im Plasma liegenden Tropfen hier wie in ähnlichen Fällen zu der Entwicklung der andern Zellen bei, welche erhalten bleiben und diejenigen Organe zusammensetzen, die man bei der Imago im Dickdarme findet und über deren physiologische Funktion heute noch nichts Sicheres feststeht, nämlich in die Zusammensetzung der sog. Rectaldrüsen. Auf den nach VAN GIESON'schen Methode gefärbten Schnitten sieht man zwischen den noch indifferent erscheinenden oder schon in Degeneration begriffenen Zellen auch Zellen, welche sich anders färben, in welchen also wohl andere Umwandlungen stattfinden. Diese Zellen haben ein feinkörniges, sich mit S-Fuchsin färbendes Protoplasma (Fig. 41). Ihre Kerne unterscheiden sich in der Form und Struktur gänzlich von den andern; sie sind meist abgeflacht, manchmal auch gelappt. Ihr aus größern Körnchen als gewöhnlich bestehendes Chromatin ist an der Peripherie gelagert, auf der Kernmembran; die Körnchen sind untereinander und mit denen der gegenüberliegenden Seite durch feine, ebenfalls mit Hämatoxylin blaufärbte Fortsätze (Linin?) verbunden. Die achromatische Substanz ist ungefärbt, sodaß die Kerne hell erscheinen. Nicht selten habe ich 2 solche Zellen nebeneinander gefunden, eine Tatsache, welche für eine Teilung sprechen würde; aber weder caryokinetische Figuren noch eine amitotische Vermehrung konnte ich feststellen, sodaß ich mich über eine etwaige Vermehrung dieser Zellen nicht mit Sicherheit aussprechen kann.

Bei einer ältern Puppe (4—5 Tage) merkt man, daß die großen verjüngten Zellen sich in elliptischen Gruppen angesammelt haben, deren Längsachse zu der Darmachse parallel läuft. Die Zahl der Zellen beträgt anfangs, wie man auf Flächenschnitten konstatieren kann, ungefähr 30. Ihre Zahl vermindert sich später auf 10—12, und sie nehmen dann auch eine andere Anordnung an. Diese Ver-

minderung findet durch Caryolysis der Kerne und Verschwinden der entsprechenden Zellen statt, sowie durch Teilung einer großen Gruppe in zwei oder drei kleinere. Auf einem gut geführten Querschnitte kann man sehen, daß zuletzt 6 Gruppen auf derselben Höhe liegen und das dazwischen liegende Epithel durch eine stetige Reduktion zu einem Plattenepithel geworden ist, an welchem die abgeplatteten Kerne bei der alten Puppe, wenn die Intima völlig gebildet ist, nur mit Schwierigkeit zu sehen sind. Die Gesamtzahl dieser Zellengruppen ist bei derselben Puppe, wenn sie sich schon in die entsprechenden Drüsen umgewandelt haben, mehr als 30. (CHUN erwähnt, daß LEUCKART sie bei *Linnophilus* in Zahl von 30—40 gefunden hat.) — Wegen der Ausdehnung und Erweiterung des Dickdarmes infolge des ungleichen Wachstums der zwischen den Drüsen befindlichen Wandpartien, sowie wegen der unregelmäßigen Falten, die die Dickdarmwand infolge des Wachstums und der Entwicklung der Genitalorgane bilden muß, sind diese Zellengruppen auf Querschnitten nicht mehr in dieser Zahl (6) und mit den 6 Längsmuskelfasergruppen alternierend zu finden.

Kehren wir zu der schon besprochenen (4 Tage alten) Puppe zurück, so sehen wir Folgendes: Die Zellen der Gruppen sind hoch cylindrisch, mit großen runden Kernen versehen, die sich in der Nähe des Lumens befinden. Die Chromatinkörnchen liegen auf dem Kerngerüst umher, in dessen Knoten sich je ein größeres Körnchen befindet; manchmal ist auch ein Kernkörperchen zu sehen, welches aber nur schwer festgestellt werden kann, da es fast immer von Chromatin bedeckt ist. In einigen Gruppen befinden sich in Caryolysis begriffene Kerne, was eine Verminderung der Zahl der Zellen dieser Gruppen zur Folge hat. Merkwürdigerweise fand die Austreibung der caryolytischen Tropfen nicht in das Lumen hinein statt, sondern gegen die Zellbasis hin; man sieht sie nämlich immer an der Basis der Gruppen, an der Außenseite der Darmwand in einer Gruppe von kleinen Zellen bindegewebiger Natur, welche schon frühzeitig an dieser Stelle hervortreten. Ich muß aber bemerken, daß ich nicht Gelegenheit gehabt habe zu sehen, wie die Zelle aus der Gesellschaft der andern ausgestoßen wird. — Zuletzt hat eine solche Gruppe die Form einer nach dem Lumen hin gewölbten, von oben gesehen fast kreisrunden Scheibe, die von 10—12 prismatischen Zellen mit dreieckiger Basis gebildet wird, und zwar so, daß die Zellen um eine zentrale Achse herum radiär angeordnet sind. Ihre Kerne sind nicht mehr kugelförmig, sondern seitlich ab-

getlacht, sodaß bei einem genau durch die Drüsenachse geführten Schnitt nur 2 Zellen und ihre Kerne in ihrer ganzen Ausdehnung getroffen werden; wenn aber der Schnitt nicht genau durch die Achse geht, erhalten wir das in der Fig. 42 wiedergegebene Bild, das eine fast definitiv entwickelte Drüse darstellt. — Zugleich mit der Gruppierung der großen verjüngten Zellen, verschwindet auch die Basalmembran, welche in den frühern Stadien (Fig. 40 u. 41 *bm*) dicker geworden war. Zur selben Zeit sind an der Außenseite jeder Zellengruppe zwischen den Ringmuskelfasern, die schon ihre Umwandlungen durchgemacht haben, und der Zellbasis viele kleine Bindegewebszellen sichtbar, welche sich vermehren und, wie es scheint, zusammen eine becherförmige Zellschicht bilden, von der wie von einer Hülle die zukünftige Drüse eingefaßt ist. So bilden diese kleinen Basalzellen eine Art Follikel, welcher mit der Zellengruppe nur an den Rändern in eine nähere Berührung kommt, sodaß zwischen dem Bechergrund und der Zellenbasis ein freier Raum bleibt (Fig. 42 *F*), in welchem sich eine geronnene der Körperflüssigkeit absolut ähnliche Masse befindet; hier begegnet man kleinen Bindegewebszellen, kleinen Tracheen, spindelförmigen, den Blutkörperchen sehr ähnlichen Zellen sowie auch Resten von degenerierten Zellen (caryolytischen Tropfen). Die letztgenannten verschwinden bei der alten Puppe vollständig.

Die die Rectaldrüsen bildenden Zellen haben bei der alten Puppe, wie auch die andern abgeflachten Zellen des Dickdarmes, auf ihrer innern Fläche eine dünne Intima ausgeschieden, welche auf dem Drüsenrand verdickt ist, sodaß die Drüsen einen festen Rahmen besitzen, der ihnen eine gewisse Festigkeit gibt. Das Plasma hat sich in 2 Zonen differenziert, eine innere dichtere und feinkörnliche, innen gelb-rosa gefärbt, und eine von den Kernen nach außen hin gelegene, mehr gelbliche Zone, in welcher an gut fixiertem Material feine intraplasmatische Kanälchen sichtbar sind, die konvergierend durch das Plasma gegen die Zentralachse und die Basis der Drüse hinziehen.

Soviel man aus den beiden von VERSON für *Bombyx* gegebenen Abbildungen (fig. 77 u. 78) sehen kann, besteht eine größere Ähnlichkeit zwischen den Rectaldrüsen der Trichopteren (wenigstens für *Anabolia*) einerseits und denen der Lepidopteren (*Bombyx*) andererseits als zwischen den ersten und denen der Orthopteren, wie CHUN meint. Allerdings bezieht er dies auf die Neuropteren, zu denen er auch die Trichopteren hinzurechnet, und vielleicht dachte er bei der

obigen Behauptung mehr an die andern Neuropteren. — Nach VERSON findet die Entwicklung der Rectaldrüsen (bei *Bombyx mori*) folgendermaßen statt: Er fand, daß das Dickdarmepithel der Larve aus großen Zellen besteht; außer diesen gibt es auf einem Querschnitte 6 noch größere, hypertrophische Zellen. Diese Zellen gehören je 6 Längsreihen von Zellen an, die den 6 Längsmuskelfaserngruppen entsprechen, und haben eine verstärkte Basis, an welche sich die Ringmuskelfasern ansetzen. Diese Zellen werden später noch höher und größer und gruppieren sich je 4—5 zusammen. Der an der Basis jeder Zellengruppe befindliche Zellenfollikel aber entsteht seiner Ansicht nach in ganz anderer Weise; darüber sagt er (1898, T. 2): „Ma ciò che riesce soprattutto rimarchevole si è come, dopo la scomparsa dei muscoli larvali passati in isfacelo; persista sotto ad ogni gruppo di cellule ipertrofiche un involucro membranaceo che sembra derivare dai sarcolemmi vuoti, e si riempie man mano di cellule affollate. La turgidezza crescente del nodulo celluloso rende assai proeminente allora l'epitelio immediatamente sovrapposto. Ma dopo pochi giorni quelle cellule principiano ad emigrare; si allungano, diventano affusolate, si concatenano; e stendendosi per la superficie della vescica ciecale, la ricoprono di un fitto reticolo contrattile. Il sacchetto o l'involucro membranaceo che le conteneva, di conseguenza rimane sgravato; e forma una specie di escavazione o di capsula entro cui si affonda il gruppo sovrapposto di cellule gigantice,“ . . . Ein Zusammenwachsen des Hüllenrandes (involucro) mit der Darmwand um die Drüse herum, wie es bei *Anabolia* stattzufinden scheint, findet bei *Bombyx* wohl nicht statt, da V. darüber nichts andeutet.

C. Das Rectum. Die Veränderungen, welche in dem Rectum stattfinden, beginnen wie im Dickdarm nur gegen das Ende der larvalen Ruheperiode hin bemerkbar zu werden. Bis auf diesen Zeitpunkt unterscheidet sich seine Form und die der Zellen seiner Wand von der Form bei der Larve nicht. Zugleich mit der Abhebung der Intima in den andern Darmpartien wird diese auch hier abgestoßen. So befindet sich zu einer bestimmten Zeit in dem Lumen des dem larvalen in allgemeinen Zügen ähnlichen Rectums die Larvenintima, welche mit der Körpercuticula in direkter Verbindung steht, wobei der After weit geöffnet ist, sodaß das Rectum direkt nach außen mündet. Während in diesem Stadium im Dickdarme ein gewisser Unterschied zwischen dem larvalen Epithel und dem (vorhandenen) zur Zeit funktionsfähigen zu erkennen ist, bilden die

Zellen auch hier ein Epithel, welches nicht mehr so abgeplattet ist wie früher bei der erwachsenen Larve, die Kerne sind auch verhältnismäßig saftiger. Bei der kurz vor der Verpuppung befindlichen Larve treten diese Charaktere noch schärfer hervor, indem die Zellen cylindrisch geworden sind und die teils ovalen, teils schon elliptischen Kerne eine radiäre Anordnung genommen haben. Die rosa gefärbte Basalmembran ist ebenfalls stärker als gewöhnlich. An der Grenze zwischen dem Rectumepithel und der Hypodermis, welche auf einer kurzen Strecke auch zum Rectum gehört, sieht man in diesem Stadium einen schwachen ringförmigen Wulst, der aus Zellen hypodermaler Herkunft besteht. Diese Zellen sehen ebenso aus wie diejenigen, welche in der Nachbarschaft des Afters die verschiedenen imaginalen Platten und Scheiben bilden, aus denen die verschiedenen After- und Genitalanhänge, die bei jedem Insect am Ende des Abdomens vorkommen, entstehen. Wegen dieser großen Ähnlichkeit müssen wir mit Rücksicht auf die Funktion jener Scheiben diesen verhältnismäßig schwach entwickelten Ringwulst für einen circumanalen Imaginalring erklären.

Obwohl ich keine caryokinetischen Teilungsfiguren gesehen habe, spricht die große Zahl der Zellen dieser Gegend in den spätern Stadien dennoch für die Annahme einer Zellenvermehrung. Dieser Ring liefert also einen Teil der für die Verlängerung des Rectums notwendigen Zellen und auch die Zellen zur Bildung der Rectumwand, die einen bei der erwachsenen Larve nicht vorhandenen Sphincter bildet.

Bei der eben ausgeschlüpften Larve wie auch bei der einige Tage alten Puppe zeigt das Rectum auf Querschnitten noch die 6 Längsfalten. Auf der rosa gefärbten Basalmembran findet man aber ein hohes, cylindrisches Epithel, an dem die Zellgrenzen sehr gut zu erkennen sind (Fig. 44). Die mehr oder weniger elliptischen Kerne sind verhältnismäßig chromatinarm, und nur selten findet man Kernkörperchen; auch eine dünne Intima (*pi*) kann man unterscheiden, besonders dort, wo sie sich von der Matrix losgetrennt hat.

Dieses Epithel, welches eine Intima produziert hat, die später abgeworfen wird, und welches aus dem larvalen nur durch Umformungen, aber ohne Abstoßung der Zellen, entstanden ist, muß als ein der Puppe eigentümliches Epithel betrachtet werden.

Bei einer um einen oder zwei Tage ältern Puppe hat das Epithel schon ein anderes Aussehen; wie es scheint, hat infolge der Aktivität des circumanalen Imaginalringes eine Vermehrung der

Zellen der analen Rectumpartie stattgefunden, sodaß das Epithel kurze Längsfalten bilden mußte, welche aber im Vergleich zu denen der Larve in Anzahl und Form unregelmäßig und viel höher sind. Die Zellgrenzen sind nicht mehr erkennbar, und das Plasma färbt sich orangerosa; die elliptischen oder ovalen Kerne unterscheiden sich von den eigentlichen hypodermalen durch ihren größern Chromatingehalt. Überhaupt hat das Epithel dieses Stadiums die Beschaffenheit eines jungen Epithels. Zwischen den jungen Zellen findet man Kerne, deren zugehöriges Plasma nicht zu begrenzen ist und welche ein seniles Aussehen haben. — Bei einem ältern Individuum hat die Zahl der in Caryolysis gefallenen Kerne zugenommen, und diese findet man in der ganzen Rectumlänge zwischen den andern jungen Kernen, die jetzt auch ein Kernkörperchen besitzen. Eine begrenzte Proliferationszone kann man auf Längsschnitten jetzt nicht mehr feststellen.

Von jetzt an erleidet dieses Epithel, welches in dem ganzen Rectum dieselbe Beschaffenheit hat, in der vordern Partie eine Reduktion, während es in der hintern Partie mehr spezialisiert bleibt. Nachdem die Puppenintima gleichzeitig mit der Intima des Dickdarmes sich von der Matrix abgehoben hat und die caryolytischen Tropfen verschwunden sind, beginnen die Epithelfalten des vordern Rectumteiles kleiner zu werden und das Epithel allmählich sich abzufachen, um zu einem Plattenepithel zu werden, welches dem Plattenepithel des Dickdarmes sehr ähnlich ist; und wie auch jenes wird es nach Bildung der imaginalen Intima immer mehr reduzierter, sodaß bei einer alten Puppe von dem Plasma, welches zur Intima geworden ist, nur ein feinkörnlicher Streifen noch zu sehen ist, welcher eine Rundung nach außen an den Stellen zeigt, wo sich ein Kern befindet. In der hintern Partie aber unterliegt das Epithel andern Umformungen, deren Resultat die Bildung eines mit starker Muskulatur versehenen Analsphincters ist. In dieser Gegend werden die Falten, nachdem die caryolytischen Tropfen verschwunden sind, immer kleiner, die Zellen ordnen sich in eine regelmäßige Schicht, bewahren aber ihre cylindrische Form. — Da der After eine dorsoventrale Spalte ist, zeigt auch das Rectum der Imago sowie das der erwachsenen Larve in seiner Nähe auch eine seitliche Abflachung. Auf einem Querschnitte bei einer ungefähr 5 Tage alten Puppe erscheint die Wand des Rectums wie eine mehr oder weniger abgeflachte Ellipse, deren Längsachse dorsoventral gelegen ist. Der innere Rand seines Epithels hat aber die Form eines mit der längern

Seite ebenfalls dorsoventral gelegenen Vierecks (s. Fig. 45, wo die allgemeinen Züge dieselben sind wie in diesem jüngern Stadium). Diese Form der Rectumwand entsteht infolge der Dickenunterschiede zwischen dem dorsalen und ventralen Epithel, wo es fast kubisch ist, und dem Epithel der lateralen Wände, wo es cylindrisch ist. Vorläufig zeigt die Wand keine Längsfaltung; höchstens können die seitlichen Wände kleine Verschiedenheiten in der Zellenhöhe zeigen, welche hier eine mehr oder weniger ausgesprochene Wellung des innern Epithelrandes (auf Querschnitten) mit sich bringt. Später werden die Zellen auch in den seitlichen Wänden gleichmäßig hoch; die Wellung wird noch ausgesprochener, denn es sind echte Längsfalten entstanden, denen auch die Basalmembran folgt, an der kräftige Muskelfasern sich ansetzen, welche die Funktion der Dilatatoren dieses Analsphincters übernehmen werden (Fig. 45).

In dem Stadium der 5 Tage alten Puppe, wie auch später, unterscheidet sich das Plasmagefüge der Zellen dieser Gegend gänzlich von dem der Zellen der vordern Rectumpartie. Das Plasma der kubischen (der dorsalen und ventralen Partie der Wand) sowie das der cylindrischen Zellen zeigt zwei voneinander verschiedene Zonen. Diese Zonen nehmen nicht gleiche Teile des Zellkörpers ein; die Kerne liegen auch mehr gegen den innern Rand der Zelle hin. Der äußere Teil des Zellkörpers, zwischen dem runden Kerne und der Zellbasis, scheint mit einer hyalinen, fast ungefärbten Protoplasmamasse gefüllt zu sein; in diesem Teil treten die Zellgrenzen auch sehr stark hervor. Nur bei starken Vergrößerungen (Immersion) kann man in ihr feine, aus Körnchen bestehende Plasmastrifen erkennen, welche zu den Zellgrenzen mehr oder weniger parallel bis an die Zellbasis sich hinziehen. In dem andern, zwischen dem Kerne und dem innern Zellrande gelegenen Zellteil ist das Plasma sehr dicht und rosaviolett gefärbt. Das ist das einzige, was man mit einer schwachen Vergrößerung an der Zelle sehen kann, indem der andere Teil wie leer erscheint. Bei derselben Puppe, wo man diesem eigenartigen Epithel begegnet, zeigt die in der Nähe des Afters befindliche Hypodermis auch dieselbe Beschaffenheit ihrer Zellen; und diese Tatsache bestärkt mich noch mehr in der Meinung, daß wenigstens die Analpartie des Rectums aus einem circumanalen Territorium hypodermaler Herkunft durch die Vermehrung seiner Zellen entstanden ist. Bei der ganz alten Puppe verschwindet diese Ähnlichkeit gänzlich, da die Zellen sich je nach der Gegend, in der sie sich befinden, nach verschiedenen Richtungen

hin spezialisiert haben. In der Sphinctergegend (Fig. 45) füllt das Plasma gleichmäßig die ganze Zelle und färbt sich mit Pikrinsäure gelb. Die Zellgrenzen sind gegen die Zellbasis hin leicht zu erkennen, treten aber trotzdem nicht mehr so deutlich wie früher hervor; da das Plasma dichter ist. Die Basalmembran (*bm*) erscheint wie eine dunkle Linie, welche den Längsfalten der seitlichen Wände folgt. Die innere Fläche hat schon eine mit S-Fuchsin rosa gefärbte imaginale Intima (*i*) gebildet, welche stärker ist als die Puppenintima (*p_i*), die sich in dem Lumen zusammengefaltet findet. Die Kerne haben die frühere Form, sind aber chromatinreicher, und die achromatische Substanz zeigt auch eine größere Affinität für die Farbstoffe. Kernkörperchen sind nicht vorhanden. — Hat das Rectum einmal dieses Aussehen gewonnen, so erhält es sich in dieser Form bis zu dem vollständigen Insect.

Werden nun diese Veränderungen des Enddarmes während der Metamorphose mit denen des Vorderdarmes verglichen, so wird man leicht eine gewisse Übereinstimmung bemerken. Auch in dem Enddarme findet man nach einer Reihe von Umwandlungen der larvalen Zellen ein Puppenepithel, welches aber im Dickdarme dem entsprechenden larvalen Epithel noch sehr ähnlich ist. Ein Unterschied jedoch besteht, wie wir gesehen haben, in dem Verhalten des hintern Imaginalringes, welcher während der Metamorphose nie so ausgesprochen hervortritt wie der vordere. Es besteht ferner noch ein Unterschied darin, daß später im Enddarme eine circumanale Proliferationszone vorkommt, welche als ein Imaginalring betrachtet werden kann, der zur Verlängerung des Rectums beizutragen und das die Wände des bei der erwachsenen Larve nicht vorhandenen Analsphincters bildende Zellenmaterial zu liefern hat.

Die Umwandlungen der Darmmuskulatur während der Metamorphose.

Obwohl die Umwandlungen der Darmmuskulatur eigentlich außerhalb des Rahmens meiner Untersuchungen liegen, halte ich es doch für nicht unangebracht, wenn ich über die wenigen Beobachtungen, die ich in dieser Richtung machen konnte, einen kurzen Bericht erstatte. Da in der ganzen Darmlänge in der Muskulatur außer der Mitteldarmpartie, welche durch Einschnürung verloren geht, immer fast der gleiche Prozeß sich abspielt, so werde ich diese Vorgänge für alle Darmregionen zugleich schildern, um eine Wiederholung des Gesagten zu vermeiden.

In den ersten Tagen der larvalen Ruheperiode beobachtet man keine Veränderung in der Muskulatur; sie erscheint genau so wie bei der erwachsenen Larve und ist bis zum Ende dieser Periode kontraktionsfähig, denn ich habe feststellen können, daß viele Fasern, obwohl sie keine Streifung mehr zeigen, noch Kräuselungen im Sarcolemma aufweisen. Eine Vermehrung der Bindegewebs-elemente und der Leucocyten ist nicht zu bemerken. Gegen das Ende der Ruheperiode hin aber beginnen in der Muskulatur die ersten Zeichen einer Zerstörung. — Ob das deutlichere Hervortreten der Querstreifung, wie es RENGEL in den Muskelfasern des Mitteldarmes bei *Tenebrio*, oder das der Längsstreifung, wie es DEEGENER bei *Cybister* feststellen konnten, als Vorzeichen der folgenden Zerstörungen in der Muskelfaser zu betrachten sei, ist eine so relative und auch von so vielen Faktoren abhängende Frage, daß ich nach meinen Beobachtungen mich weder über die eine noch über die andere Meinung aussprechen kann.

Jedenfalls ist das, was man zuerst bemerkt, das Vorkommen einer entweder durch Einwanderung neuer oder durch Vermehrung der schon hier befindlichen Zellen oder noch durch beide Ursachen hervorgerufenen größern Zahl von heterogenen Elementen (Bindegewebszellen, Leucocyten), welche aber nie überwiegen oder eine wichtige oder direkte Einwirkung auf die Muskulatur ausüben.

Gleichzeitig mit dem Erscheinen dieser Elemente verschwindet zuerst die Querstreifung; die, soviel ich beobachten konnte, länger persistierenden Zwischenscheiben verschwinden endlich auch, und die Faser sieht so aus wie oft bei der Larve, wenn infolge verschiedener Ursachen die Querstreifung nicht mehr sichtbar ist. Das mit S-Fuchsin rosa gefärbte Sarcolemma umschließt das mit Pikrinsäure gefärbte Sarcoplasma und die Fibrillen. Die larvalen Kerne haben noch dieselbe Form und Beschaffenheit wie bei der erwachsenen Larve; die kleinen einzeln oder in Gruppen vereinigten Kerne bewahren auch ihre frühern Eigenschaften. Kurz nachher kann man in der Faser nicht mehr den Verlauf der Fibrillen erkennen; der ganze Inhalt des Sarcolemmarohres ist zu einer homogenen Masse geworden, in welcher die kleinen und die großen Kerne eingebettet liegen. — Ob die Auflösung der Fibrillen sowie des Sarcoplasmas und ihre Umwandlung in eine homogene Masse der Wirkung der kleinen Kerne oder, besser gesagt, der kleinen imaginalen Zellen zuzuschreiben ist, wie KARAWAJEW (1898) bei *Lasius* gefunden hat, oder ob sie ein Ergebnis der Leucocytentätigkeit ist,

ist schwer zu sagen. Es scheint eher, daß die Faser sich infolge eines ähnlichen Prozesses auflöst, wie es DEGENER in der Muskulatur der vordern Partie des Vorderdarmes gefunden und beschrieben und wie es auch DE BRUYNE (1898) in der intersegmentalen Muskulatur bei *Phryganea* festgestellt hat, das heißt, infolge einer Autophagocytose. In unserm Falle tritt dieselbe ebenso deutlich hervor wie in dem Falle DEGENER's, denn die Leucocyten (Phagocyten) sind in relativ kleiner Zahl vorhanden, und nur manchmal, sicher nur zufällig, konnten sie in direkter Berührung mit der Faser gefunden werden, von deren Inhalt sie durch das dicke Sarcolemma getrennt waren. Ich konnte auch nie feststellen, ob die Leucocyten Plasmafortsätze in das Faserinnere schickten, wie andere Autoren bemerkt haben.

Bald sieht man in der homogenen Masse, welche sich jetzt mit S-Fuchsin wie das auf den vereinzelt Fasern noch leicht erkennende Sarcolemma rot färbt, larvale Kerne, die der senilen Degeneration anheimgefallen sind; andere dagegen, welche die frühere Form mehr oder weniger beibehalten, scheinen ihrer Färbbarkeit nach eine intime (chemische?) Umwandlung ihrer Substanz erlitten zu haben, welche ihnen jetzt einen jugendlichen Charakter gibt. Sie haben, wie es scheint, eine ähnliche Renovation erfahren wie die Mehrzahl der Zellen des Vorder- und Enddarmes. Bald ist aber ein Unterschied zwischen den larvalen und den imaginalen Kernen nicht mehr zu sehen, sodaß man annehmen muß, daß auch die larvalen Kerne teilungsfähig geworden sind, eine Fähigkeit, die die imaginalen Kerne latent gehabt haben und die jetzt zum Vorschein kommt; denn die Kernzahl hat offenbar durch Vermehrung zugenommen, obwohl ich nicht feststellen konnte, in welcher Weise; möglicherweise findet sie auch hier, wie es DEGENER für *Cybister* feststellen konnte, auf mitotischem Wege statt. Was ich nur feststellen konnte, war eine Vermehrung der Paranucleinkörnchen. Die caryolytischen Tropfen und die senilen Kerne kommen in etwas größerer Menge vor (Fig. 9, 10 u. 27). Sie verschwinden später und scheinen sich in Sarcoplasma aufzulösen. Das Sarcolemma wird später dünner und verschwindet auch für kurze Zeit. Ein Einschreiten seitens der Phagocyten, welche die Fasern zerstückeln sollen, findet nicht statt; die Fasern bewahren gleichsam ihre Individualität, was man besonders dort sehen kann, wo sie nicht übereinander gehäuft sind. — Eine beträchtliche Vermehrung der Fasern findet nur in der vordern Sphinctergegend (Cardia) statt,

wo ich sie auch besser verfolgen konnte. Die dicker gewordene, aber noch kein Sarcolemma besitzende Faser spaltet sich in mehrere aus Plasma bestehende kernhaltige Fasern, in eine Art von Myoblasten. Anfangs sind diese Fasern spindelförmig (Fig. 13) und müssen, um zu echten Fasern zu werden, nur in die Länge und Dicke wachsen. Gleich nachher tritt das Sarcolemma deutlich hervor, und die homogene Masse beginnt mehr Affinität für Pikrinsäure zu haben. Bei demselben Individuum sieht man hier und da in dieser Masse eine Differenzierung in Fibrillen, welche in Bündeln geordnet sind und zwischen denen das Sarcoplasma sich befindet. Diese Fibrillen scheinen anfangs bei sehr starker Vergrößerung aus winzig kleinen, hintereinander in einer Reihe angeordneten Körnchen zu bestehen. — Später oder auch bei demselben Individuum in andern Fasern, die in der Entwicklung vorgeschrittener sind, tritt die Längsstreifung deutlicher hervor, und man merkt auch den Beginn einer Querstreifung, welche bei der 6 Tage alten Puppe vollständig ausgeprägt ist. In der Mitteldarmmuskulatur konnte ich sie schon bei der 3—4 Tage alten Puppe feststellen, da in dieser Darmpartie die Veränderungen der Muskulatur auch etwas früher anfangen.

Im allgemeinen kann man sagen, daß die Darmmuskulatur der Larve nur mit kleinen Zeitunterschieden auf dieselbe Art und Weise in die imaginale Muskulatur übergeht wie die Muskulatur der vordern Partie des Ösophagus bei *Cybister*, ohne ein Einschreiten der Phagocyten, indem eine Reduktion und dann eine Regeneration der Muskelfasern stattfindet und indem die imaginalen Kerne und, wie es scheint, auch die nicht der Degeneration anheimgefallenen larvalen Kerne durch ihre Teilung (caryokinetische?) das Kernmaterial der imaginalen Muskulatur liefern. — Die Muskulatur, die derjenigen Partie des Mitteldarmes entspricht, welche, wie wir gesehen haben, zugrunde geht, nachdem sie mit der Basalmembran etc. den gelben Körper der Puppe gebildet hat, wird in einer andern Weise vollständig zerstört. In dieser Darmgegend kann man auch von einer Einwirkung der Phagocyten sprechen, da sie in größerer Zahl vorhanden sind und auch früher zwischen die Muskelfasern wie auch zwischen diese und die Falten der Basalmembran eindringen. Anfangs, wenn die Zahl der Bindegewebszellen nicht so groß ist, kann man die Phagocyten von den Querschnitten der Längsmuskelfasern leicht unterscheiden. Sie sind im allgemeinen größer (Fig. 19 *lc*), besitzen ein feinkörnliges rotgelb gefärbtes

Plasma, das gleichmäßig verteilt ist. Das Chromatin der runden Kerne ist auf wenige Körnchen verteilt; die achromatische Substanz ist rosa gefärbt. Obwohl mir ein Einblick in die Art und Weise, in der die Phagocyten die Muskulatur angreifen, nicht möglich war, bringt mich doch ihre große Zahl und die Tatsache, daß später die Muskelfasern in größere oder kleinere Trümmer zerfallen sind, sowie auch das Verschwinden der kleinern Bruchstücke, schon bevor der Ringwulst der Mitteldarmwand abgelöst ist, zu der Ansicht, daß wenigstens in dieser Gegend der Zerfall zuerst der Ringmuskelfasern und später der Längsfasern durch Phagocytose stattfindet. — Ob die andern spindelförmigen Bindegewebszellen zu der Zerstörung der Muskulatur beitragen, ist schwer zu präzisieren; in dem in Fig. 22 wiedergegebenen Stadium wie auch in dem folgenden (Fig. 23), wo der äußere Zellenmantel zu seiner höchsten Entwicklung gelangt ist, kann man in ihm, nebst Resten der Längsmuskulatur, nur eine einzige Zellenart oder, genauer nur kleine Kerne sehen, die sich in einer gemeinschaftlichen Protoplasmamasse eingebettet befinden, in welcher keine Zellgrenzen zu erkennen sind, höchstens feine dunklere Striche, welche den Ort bezeichnen würden, wo zwei benachbarte Zellen aneinander stoßen. Später wird der aus heterogenen Elementen bestehende Mantel samt der entsprechenden Mitteldarmwandpartie in sein Lumen abgeworfen und bildet den gelben Körper der Puppe.

Wie es scheint, findet ebenso kein direktes Einschreiten der Phagocyten in der Pylorusgegend statt, obwohl sie in dieser Gegend wie die Bindegewebszellen in großer Zahl zu finden sind. — Während der Metamorphose bewahren die Ringfasern, obwohl sie ihre Querstreifung verlieren, dennoch immer ihre Individualität, sodaß wir in diesem Falle den Phagocyten keine andere Rolle zuschreiben können als höchstens die der Aufnahme der flüssigen Produkte (denn in ihrem Plasma habe ich keine Stücke von Muskelsubstanz oder gar Kerne gefunden), welche in der Faser infolge der chemischen Veränderungen entstanden sind, die sich bei der Umwandlung in die definitive Faser abspielten.

Ich muß noch hinzufügen, daß in der Rectalsphinctergegend, wo bei der erwachsenen Larve eine äußere, stark entwickelte Ringmuskulatur existiert (Fig. 33 u. 34), diese vollständig, ohne Spuren zu hinterlassen, zugrunde geht; denn bei dem vollständigen Insect ist sie nicht mehr zu finden. Die Zerstörung hat auch hier ihre Ursache in der kontraktile Substanz selbst. In den Myoclasten

(DE BRUYNE), welche an die Stelle der Muskulatur treten, findet man sarcolytische Produkte in Form größerer oder kleinerer verschieden gefärbter Körnchen. Fettkügelchen habe ich aber nicht gesehen. Später verschwinden sie, wahrscheinlich durch Auflösung, in eine flüssige Substanz, die sich mit der Körperflüssigkeit vermischt.

Endlich findet man in der ganz nach hinten gelegenen Region, wo der Analsphincter entstehen wird, bei der 4 Tage alten Puppe an der Stelle der schwachen zerstörten Muskulatur eine große Zahl von myoblastenartigen Zellen, die sich allmählich vermehren, um sich später in Ring- sowie in Längsfasern zu differenzieren. Einige davon treten mit der Zellbasis der seitlichen Wände in Verbindung und bilden später die Dilatatoren. Hier konnte man auch bei der jungen Puppe sehen, wie nach der endgültigen Anordnung der Myoblasten zwischen den Ringfasern und der seitlichen Wand des Darmes Fettzellen eingeschlossen waren, die den im Körper zwischen den verschiedenen Organen befindlichen Fettzellen ähnlich sind. Diese Fettzellen verschwinden allmählich, indem sie wahrscheinlich zur Ernährung der Muskelfasern dienen.

Zusammenfassung.

Zum Schlusse will ich noch eine kurze Zusammenfassung der Hauptresultate geben, zu welchen mich meine Untersuchungen, die sich nur auf *Anabolia laevis* ZETT. beziehen, geführt haben. Ob man diese Resultate, insbesondere die den Mitteldarm betreffenden, auch auf die andern Trichopteren und weiter auch auf die Insecten überhaupt verallgemeinern kann, das wird man erst feststellen können, wenn unsere Kenntnisse über die während der Metamorphose im Darne sich abspielenden Umwandlungen durch weitere Untersuchungen vermehrt worden sein werden.

Die Hauptresultate, zu denen ich gekommen bin, sind die folgenden:

1. Während der larvalen Ruheperiode findet die Abstoßung des Mitteldarmepithels in das Lumen und sein Ersatz durch ein der Puppe eigentümliches Epithel statt, das gleichmäßig durch die ganze Länge des Mitteldarmes entwickelt ist und sich von den Zellen der larvalen Keimnester (Epithelmutterzellennester) herleitet. Während dieser Ereignisse besteht die Basalmembran unverändert als solche fort. Das larvale in das Lumen abgestoßene Epithel bildet den

larvalen gelben Körper und ist hier nur bis zum Ende der larvalen Ruheperiode zu finden.

2. Schon in den letzten Tagen der larvalen Ruheperiode zeigt das Epithel, welches mit der Verdauung des larvalen gelben Körpers beschäftigt war, nicht mehr dieselbe durch die ganze Mitteldarmlänge gleichmäßige Beschaffenheit. Denn von nun an fängt ein ziemlich großer Teil des (Puppen-) Epithels an, einer Regression zu unterliegen (Degenerationserscheinungen), welche mit der Zeit immer ausgesprochener wird. Während dieser Zeit bildet dieselbe Mitteldarmpartie wegen der Kontraktion der entsprechenden Muskulatur einen in das Mitteldarmlumen vorspringenden Ringwulst. — Dieser Ringwulst schürt sich gegen den 5. oder 6. Tag der Puppenperiode vollständig von der Darmwand ab und befindet sich nunmehr frei im Mitteldarmlumen. Das Epithel dieser Mitteldarmpartie (Puppenepithel in DEGENERER'S Sinne) sowie die entsprechende Basalmembran, die lokale Muskulatur und die Bindegewebszellen, welche sie äußerlich umhüllten, bilden den gelben Körper der Puppe, der total verschieden von dem der Larve ist.

3. In derselben Zeit erleiden in den übrigen Mitteldarmpartien, welche von dem pupoimaginalen Epithel gebildet sind und wo die Basalmembran der Larve erhalten bleibt, die Epithelzellen, um in die Zellen des definitiven imaginalen Epithels überzugehen, nur Umformungen, ohne daß eine neue Abstoßung von Zellen stattfände. Die Zellen sind während der ganzen Puppenperiode zu physiologischer Tätigkeit fähig, da sie secernieren können, manchmal einen Stäbchensaum besitzen und sich mit der Verdauung des gelben Körpers der Puppe beschäftigen.

4. Wie im Mitteldarme, geht in den andern Darmregionen das Epithel zunächst in ein der Puppe eigentümliches über und später nach einer weitem Reihe von Umwandlungen in das definitive imaginale Epithel, Umwandlungen, welche wie im Mitteldarme die beiden Häutungen begleiten, welche die Larve bis zur Verwandlung in die Imago durchmachen muß.

5. An der Grenze zwischen Vorder- und Mitteldarm befindet sich ein Imaginalring, der während der Metamorphose nur zur Verlängerung des Vorderdarmes und zur Bildung des bei der Imago sich befindenden Verschlußapparats (Cardia) dient. — Der hintere Imaginalring ist nur schwach entwickelt und spielt während der Metamorphose keine wichtige Rolle; dagegen tritt eine circumanale Proliferationszone hervor.

Zum Schlusse vorliegender Arbeit sei es mir gestattet, meinen hochverehrten Lehrern Herrn Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. F. E. SCHULZE und Herrn Privatdozenten Dr. DEEGENER meinen verbindlichsten Dank auszusprechen für die vielfache Anregung und für die mir wertvollen Ratschläge bei der Behandlung derselben.

Anhang.

Während des Druckes dieser Arbeit erschien in Vol. 24 der Zool. Jahrb., Abt. f. Anat., 1907 eine Arbeit von HEINRICH LÜBBEN: „Über die innere Metamorphose der Trichopteren“.

Der Verfasser untersucht in dieser Arbeit neben der Metamorphose des Tracheen- und Genitalsystems auch die Umwandlungen, welche der Darm während der Metamorphose erleidet.

Daß L. sich auch mit dem Darm beschäftigt hat, indem er die Umwandlungen desselben bei den Linnophiliden und Rhyacophiliden (*Linnophilus griseus*, *Plectronemia consp.* und *Rhyacophila septent.*) studierte, aber auch die Tatsache, daß seine Befunde, besonders die des Mitteldarmes, nicht mit den meinigen übereinstimmen, nötigt mich, auf seine Arbeit näher einzugehen.

Seine Befunde über den Vorder- und Enddarm stimmen im großen und ganzen mit den meinigen überein, obwohl er sich sehr kurz ausdrückt und seine Abbildungen nicht ganz deutlich sind. Eine Vermehrung der Zellelemente findet beim Enddarme auf amitotischem (!) Wege statt; wie sie bei dem Vorderdarme vor sich geht, sagt er nicht. In dem Vorderdarme ist die Vermehrung in der hintern Gegend des Ösophagialrohres am stärksten, weil hier sein Längenwachstum beginnt.

Er schreibt aber nicht dieser Gegend die Wichtigkeit eines Imaginalringes zu, da er die Tatsache nicht in Betracht zieht, daß neben ihrer Funktion, das Längenwachstum des Vorderdarmes zu besorgen, bei der Imago auch in dieser Gegend sich der Verschuß- und Siebapparat befindet, welcher aus diesem Zellenmaterial entsteht, das hier reicher ist als in andern Partien des Ösophagus. In dieser Hinsicht sagt L. Folgendes: „Von einem „Imaginalringe“ (im Sinne KOWALEVSKY'S) innerhalb des Gebiets der Ösophagialeinstülpung habe ich nichts beobachtet, ebensowenig aber möchte ich die ganze Ringfalte, wie es DEEGENER beim Käferdarm tut, lediglich als Imaginalring aussprechen, ihm vielmehr einen Hauptwert als Verschußvorrichtung (während der Metamorphose eigentlich nur. Der Verf.) beilegen.“

Über die Art der Entstehung der Analdrüsen (Rectaldrüsen) bestehen auch Meinungsverschiedenheiten, er sagt: „Der hinterste Teil des Enddarmes hat während der Metamorphose seine Längsfalten eingebüßt und seine Zellen zu einem regulären, anfangs dickwandigen, englumigen, später dünnwandigen, weitleumigen Epithelzylinder angeordnet. Der Darm beginnt schon früh in das Innere hinein (wann? bei der Larve schon? Der Verf.) kleine Einstülpungen des Epithels zu entsenden, die spätern Analdrüsen. Die aus 6—7 großen Zellen gebildete Kuppel wird von einem niedrigen Zylinder (?) aus kleinen Zellen getragen, welche letztere direkt in die Zellen des Darmepithels übergehen.“

Im Mitteldarme findet L., daß das Larvenepithel in das Lumen abgestoßen wird; er schreibt das aber nicht der Muskelkontraktion und der darauf folgenden passiven Erweiterung des Mitteldarmrohres zu. Das larvale Epithel wird von dem cylindrischen Puppenepithel ersetzt. Dieses bleibt aber als solches nicht lange Zeit erhalten, „sondern hat bis zum Schluss der Larvenruhe eine ganz wesentlich veränderte Form angenommen. Der Darm hat sich so erweitert, dass sein Lumen bis $\frac{3}{4}$ des Querschnitts des Tieres einnimmt. Dabei ist aus dem Cylinderepithel des Puppendarms ein äusserst dünnwandiges Plattenepithel geworden (in dem entsprechenden Stadium findet nach meinen Beobachtungen dieses nur in der nach vorn liegenden Region des Mitteldarmes statt. Der Verf.). Die Erweiterung des Darms ist wohl eine Folge der Spannung (ganz richtig. Der Verf.), die der Darm durch die ihn straff füllende Chylusflüssigkeit erfährt. — Die Auflösung des larvalen Darms ist nämlich mittlerweile fast vollendet, nur im hinteren Teil fand sich ein noch ungelöster (vielleicht unverdaulicher) alveolarer Klumpen.“ Aus diesem Zitat habe ich die letzte Stelle, in welcher die Rede von dem Inhalte des Puppenmitteldarmes ist, unterstrichen, da sie für meine Befunde von großer Bedeutung ist.

Nach den von mir bei der kurz vor der Verpuppung stehenden Larve festgestellten Tatsachen ist der larvale gelbe Körper vollständig verdaut und bei der jungen Puppe nicht mehr zu finden. Der alveolare Klumpen, welchen L. bei der Puppe in der hintern Gegend des Mitteldarmes gefunden hat, weist sicher nur die Reste des gelben Körpers der Puppe auf, das heißt, diejenige Partie aus dem pupoimaginalen Darme, welche gegen den Anfang der Puppenperiode nach der beschriebenen Art in das Darminnere abgestoßen

ist und gegen das Ende der Puppenperiode infolge der Verdauung nicht mehr zu finden ist.

Weiter beobachtet L. in dem Mitteldarmepithel der Puppe, welches in dem Maße, in welchem der Darminhalt abnimmt und die Zellen cylindrischer werden, manche Zellen, welche „infolge des seitlich auf sie ausgeübten Druckes aus dem Zellverband in das Innere des Darmlumens hineingepresst sind“. Anfangs befinden sie sich noch im Zusammenhange mit den andern. „Auf denselben Querschnitten sieht man aber auch bereits vollständig isolierte Darmzellen zwischen der Darmwand und dem Darminhalte liegen. Wir haben es also, sagt L., mit einer zweiten Abspaltung von Darmzellen zu tun.“

Solche aus dem Zellenkomplex ausgestoßenen Zellen habe ich auch gefunden. Ihre Abstoßung, resp. Abspaltung, wie L. sagt, kann aber nicht als eine regelrechte gelten, wie sie z. B. bei *Cybister* stattfindet. Etwas Ähnliches findet sich auch bei der erwachsenen Larve vor der Metamorphose, wenn manche Zellen, welche ihre Lebensfähigkeit infolge physiologischer Tätigkeit eingeübt haben, hier und da abgestoßen werden, um von andern, jüngern, kräftigern, in den Regenerationsnestern entstandenen Zellen ersetzt zu werden. Was die zweite Abstoßung bei der *Anabolia* anbetrifft, habe ich meinen Standpunkt in dieser Arbeit klargestellt.

Literaturverzeichnis.

1864. WEISMANN, Die nachembryonale Entwicklung der Musciden nach Beobachtungen an *Musca vomitoria* und *Sarcophaga carnaria*, in: Z. wiss. Zool., Vol. 14.
1876. GANIN, Materialien zur Kenntniss der postembryonalen Entwicklungsgeschichte der Insekten (russisch). Aus dem Protocolle der V. Versammlung russischer Naturforscher, Warschau, im Sept. 1876, von HAGER, *ibid.*, Vol. 28.
1876. CHUN, C., Über den Bau etc. der Rectaldrüsen bei den Insekten, in: Abh. Senckenberg. naturf. Ges. Frankfurt a. M.
1882. FRENZEL, J., Ueber Bau und Thätigkeit des Verdauungskanal der Larve von *Tenebrio molitor* mit Berücksichtigung anderer Arthropoden, in: Berlin. entomol. Zeitschr.
1886. VAN GEHUCHTEN, Recherches histol. sur l'appareil digest. de *Ptychoptera contaminata*, in: Cellule, Vol. 6.
1886. FRENZEL, J., Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 26.
1887. KOWALEVSKY, Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden, in: Z. wiss. Zool., Vol. 45.
1889. VAN REES, J., Beiträge zur Kenntniss der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*, in: Zool. Jahrb., Vol. 3, Anat.
1889. MINGAZZINI, Ricerche sul canale digerente dei Lamellicorni fitofagi, in: Mitth. zool. Stat. Neapel, Vol. 9.
1888. CASAGRANDE, Sulle trasformazioni che subisce il sistema digerente dei Lepidopteri, passando dello stato larvale a quello d'insetta perfetta, in: Bull. Soc. entomol. Italiana, Anno 19, Firenze.
1893. BIZZOZERO, Ueber die schlauchförmigen Drüsen des Magendarmcanals und die Beziehungen ihres Epithels zu dem Oberflächenepithel der Schleimhaut, in: Arch. mikrosk. Anat., Vol. 42.
1893. KLAPÁLEK, Untersuchungen über die Fauna der Gewässer Böhmens (2. Theil. Metamorphosen der Trichopteren), in: Arch. naturwiss. Landesdurchforsch. Böhmen, Vol. 8.
1896. RENGEL, C., Ueber die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose, in: Z. wiss. Zool., Vol. 62.
1897. MÖBUSZ, Ueber den Darmcanal der *Anthrenus*-Larve, nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, in: Arch. Naturg., Jg. 63, Bd. 1.

1898. RENGEL, C., Ueber die periodische Abstossung und Neubildung des gesammten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 63.
1898. VERNON, Zur Entwicklung des Verdauungscanals beim Seidenspinner, in: *Zool. Anz.*, Vol. 20 und 21.
- 1896—1897. —, La evoluzione del tubo intestinale nel filugello, in: *Atti Instit. Veneto Sc. Lett. Arti* (7), Vol. 8.
- 1897—1898. BIEDERMANN, W., Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. Die Verdauung der Larve von *Tenebrio molitor*, in: *Arch. ges. Physiol.*, Vol. 72.
1898. NEEDHAM, J., The digestive epithelium of Dragon-fly nymphs, in: *Zool. Bull.*, Vol. 1.
1898. DE BRUYNE, Recherches au sujet de l'intervention de la phagocytose dans le développement des Invertébrés, in: *Arch. Biol.*, Vol. 15.
1898. KARAWAIEW, W., Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 64.
1899. —, Ueber Anatomie und Metamorphose des Darmcanals der Larve von *Anobium paniceum*, in: *Biol. Ctrbl.*, Vol. 19.
1900. DEGENER, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus*, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 68.
1901. ANGLAS, Observations sur les métamorphoses internes de la Guêpe et de l'Abeille, in: *Bull. sc. France Belg.*, Vol. 34.
1901. ZANDER, E., Beiträge zur Morphologie der männlichen Geschlechtsanhänge der Trichopteren, in: *Z. wiss. Zool.*, Vol. 70.
1902. BETTEN, C., The larva of the Caddis-Fly, *Molanna cinerea* HAGEN, in: *Journ. New York entomol. Soc.*, Vol. 10.
1902. VANEY, C., Contribution à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères, in: *Ann. Univ. Lyon (Nouv. sér.)* Vol. 1, fasc. 9.
1903. PÉREZ, CH., Contributions à l'étude des métamorphoses, in: *Bull. sc. France Belg.*, Vol. 37.
1903. ULMER, G., Ueber die Metamorphose der Trichopteren, in: *Abh. naturw. Ver. Hamburg*, Vol. 18.
1903. MARTYNOW, Ueber den Ursprung der peritrophen Hüllen bei den Larven der Trichopteren (russisch). Referat von VON ADELUNG, in: *Zool. Ctrbl.*, Vol. 11, 1904, auch in: *Mitth. Ges. Freunde Naturk.*, Vol. 98, *Arb. Zool. Abth.*, Vol. 13, *Tageb. Zool. Abth.*, Vol. 3, No. 5, Moskau 1903.
1904. DEGENER, Die Entwicklung des Darmkanals der Insecten während der Metamorphose, in: *Zool. Jahrb.*, Vol. 20, Anat.
1905. VORHIES, C. T., Anatomy of the larva of the Caddis-Fly, *Platyphylax designatus* WALKER, in: *Trans. Wisconsin Acad. Sc. Arts Letters*, Vol. 15, part 1.
-

Erklärung der Abbildungen.

<i>A</i> anal	<i>ixh</i> Intimazähnen
<i>ai</i> Imaginalring	<i>Ku</i> Regenerationszellennester
<i>alm</i> äußere Längsmuskeln	<i>kmi</i> imaginales Regenerationszellennest
<i>arm</i> äußere Ringmuskeln	<i>ltr</i> caryolytische Tropfen
<i>az</i> abortierte Regenerationszellen	<i>lc</i> Leucocyten
<i>bgw</i> Bindegewebe	<i>li</i> Larvenintima
<i>blk</i> bläschenförmige Kerne	<i>lm</i> Längsmuskeln
<i>bgwm</i> bindegewebiger Mantel	<i>m</i> Mitosen
<i>bgwr</i> Bindegewebsring	<i>null</i> Dilatatoren
<i>bm</i> Basalmembran	<i>mep</i> Mitteldarmepithel
<i>B. M</i> Basalmembran (Mitteldarm)	<i>mu</i> Musculatur
<i>cl</i> abgestoßenes larvales Mitteldarm-epithel	<i>O</i> oral
<i>clp</i> gelber Körper der Puppe	<i>oep</i> Ösophagusepithel
<i>D</i> dorsal	<i>ocpi</i> Epithel des vordern Imaginalringes
<i>Dep</i> Dickdarmepithel (Imago)	<i>pep</i> Pylorusepithel
<i>ei</i> Imaginalepithel	<i>pf</i> Protoplasmafortsätze
<i>el</i> larvales Mitteldarmepithel	<i>pi</i> Puppenintima
<i>emz</i> Epithelmutterzellen (Regenerationszellen)	<i>pie</i> pupoimaginales Epithel
<i>ep</i> Puppenepithel	<i>rm</i> Ringmuskeln
<i>F</i> basale Zellschicht der Rectaldrüse (Follikel)	<i>rw</i> Ringwulst
<i>fd</i> flüssiger Darminhalt (Secret?)	<i>S</i> Secret, mit Pikrinsäure gelb gefärbt
<i>gri</i> granulöse Schicht der Intima	<i>St</i> Secrettropfen
<i>i</i> Intima (Imago)	<i>sh</i> seröse Hülle
<i>ilm</i> innere Längsmuskeln	<i>sk</i> senile Kerne
<i>irm</i> innere Ringmuskeln	<i>sts</i> Stäbchensaum
<i>ist</i> Intimastacheln	<i>T</i> Tracheen
	<i>V</i> ventral
	<i>V. M</i> Vas Malpighii

Alle Figuren sind mit Benutzung von ABBE's Camera lucida gezeichnet.

Tafel 29.

Fig. 1. Darm einer erwachsenen Larve (schematisch). 3 : 1.

Fig. 2—15. Vorderdarm von *Anabolia*.

Fig. 2. Querschnitt in der Oralgegend des Vorderdarmes bei einer erwachsenen Larve. 180 : 1.

Fig. 3. Querschnitt durch die mittlere engere Region des Vorderdarmes bei derselben Larve wie vorher. 125 : 1.

Fig. 4. Querschnitt durch die hintere erweiterte Region bei einer erwachsenen Larve. 125 : 1.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Cardia einer erwachsenen Larve. 180 : 1.

Fig. 6. Querschnitt in der mittlern Gegend des Vorderdarmes bei einer seit 3 Tagen ruhenden Larve. 180 : 1. Die Epithelfalten haben sich aus den Intimafalten zurückgezogen.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Cardia einer seit 3 Tagen ruhenden Larve. Die Intima abgeworfen. 180 : 1.

Fig. 8. Querschnitt durch die Analgegend des Vorderdarmes bei derselben Larve. Intima abgeworfen. Kubisches Epithel. 180 : 1.

Fig. 9. Querschnitt durch den mittlern Teil der Cardia (mehr oralwärts) bei einer jungen Puppe. Die Erweiterung des Darmlumens in dieser Gegend hat noch nicht stattgefunden. Imaginalring. 275 : 1.

Fig. 10. Querschnitt in der mittlern Gegend des Vorderdarmes bei derselben Puppe. 400 : 1.

Fig. 11. Querschnitt in der Oralgegend (Gehirngegend) bei derselben Puppe. 275 : 1.

Fig. 12. Längsschnitt durch die Cardia einer 5 Tage alten Puppe. 180 : 1.

Fig. 13. Querschnitt durch die Cardia einer 5 Tage alten Puppe. Dasselbe Stadium wie vorher. 400 : 1.

Fig. 14. Längsschnitt durch die Cardia bei einer 10 Tage alten Puppe. Die Puppenintima ist nicht gezeichnet. 240 : 1.

Fig. 15. Querschnitt in der Gehirngegend des Vorderdarmes bei einer 7 Tage alten Puppe. 275 : 1.

Fig. 16—24. Mitteldarm von *Anabolia*.

Fig. 16. Mitteldarmstück (Längsschnitt) einer erwachsenen Larve. Ruhendes Epithel. Nester von Regenerationszellen. Senile Kerne. 250 : 1.

Tafel 30.

Fig. 17. Mitteldarmstück (Querschnitt) einer erwachsenen Larve. Das Epithel befindet sich in secernierender Tätigkeit. Sekretkugeln. 275 : 1.

Fig. 18. Querschnitt durch den Mitteldarm einer seit 2 Tagen ruhenden Larve. Das Epithel beginnt stark zu secernieren, um die Nährpartikelchen, die sich noch im Darmlumen befinden, zu verdauen. 250 : 1.

Fig. 19. Vorgeschrittenes Stadium. Die Regenerationszellen beginnen ihre Verbreitung auf die Basalmembran. Teilungsfiguren. Mitteldarmstück einer seit 3 Tagen ruhenden Larve. 500 : 1.

Fig. 20. Querschnitt durch den Mitteldarm einer seit ungefähr 5 Tagen ruhenden Larve. Das larvale Mitteldarmepithel ist in das Lumen abgestoßen. Das Puppenepithel ist schon vollendet. 275 : 1.

Fig. 21. Querschnitt durch die Gegend, wo sich die ringförmige Einschnürung (Ringwulst) der Mitteldarmwand vollziehen wird, bei einer seit 6 Tagen ruhenden Larve. 200 : 1.

Fig. 22. Längsschnitt durch den schon ausgebildeten Ringwulst (orale Hälfte). 1—1½ Tag alte Puppe. 180 : 1.

Fig. 23. Längsschnitt durch dieselbe Gegend bei einer 3 Tage alten Puppe. Der Ringwulst hängt mit der Mitteldarmwand noch zusammen. 125 : 1.

Fig. 24. Längsschnitt durch dieselbe Gegend bei einer 6 Tage alten Puppe. Der Wulst befindet sich als gelber Körper der Puppe frei im Darmlumen. 125 : 1.

Fig. 25—45. Enddarm von *Anabolia*.

Fig. 25. Längsschnitt durch den Pylorussphincter einer erwachsenen Larve. 145 : 1.

Tafel 31.

Fig. 26. Querschnitt durch dieselbe Gegend, in erweitertem Zustande. 145 : 1.

Fig. 27. Querschnitt durch den Pylorussphincter einer Larve, die im Begriff war, ihre larvale Haut zu werfen, um als Puppe zu erscheinen. 200 : 1.

Fig. 28. Querschnitt durch dieselbe Gegend einer 5—6 Tage alten Puppe. 275 : 1.

Fig. 29. Querschnitt durch dieselbe Gegend bei einer ganz alten Puppe. (12 T.) 200 : 1.

Fig. 30. Querschnitt durch den Dünndarm einer erwachsenen Larve. 275 : 1.

Fig. 31. Querschnitt durch den Dünndarm einer seit 6 Tagen ruhenden Larve. Die Intima ist abgestoßen. 275 : 1.

Fig. 32. Querschnitt durch den Dünndarm einer ganz alten Puppe (11 T.). Die Puppenintima ist nicht gezeichnet. 275 : 1.

Fig. 33. Querschnitt durch das Vorderende des zwischen Dünndarm und Dickdarm befindlichen Sphincters (Rectalsphincter) bei einer erwachsenen Larve. 125 : 1.

Fig. 34. Querschnitt durch die mittlere Gegend desselben. 125 : 1.

Fig. 35. Dieselbe Gegend bei einer seit 6 Tagen ruhenden Larve. Die Intima ist abgestoßen. 275 : 1.

Fig. 36. Querschnitt durch das anale Ende des zwischen Dünndarm und Dickdarm befindlichen Sphincters (engere Partie) bei einer erwachsenen Larve. 450 : 1.

Tafel 32.

Fig. 37. Querschnitt durch denselben Sphincter einer Larve, die im Begriffe war, ihre Larvenhaut abzustoßen. 400 : 1.

Fig. 38. Querschnitt durch denselben Sphincter einer ganz alten Puppe. 275 : 1.

Fig. 39. Querschnitt durch den Dickdarm einer erwachsenen Larve. 180 : 1.

Fig. 40. Dickdarmstück einer 1 $\frac{1}{2}$ Tage alten Puppe. Degenerierende Kerne. 730 : 1.

Fig. 41. Aus demselben. 730 : 1.

Fig. 42. Junges Stadium einer sog. Rectaldrüse. Puppe 5 Tage alt. 275 : 1.

Fig. 43. Querschnitt durch das Rectum einer erwachsenen Larve. 275 : 1.

Fig. 44. Querschnitt durch das Rectum einer jungen Puppe (1—2 T.). 275 : 1.

Fig. 45. Querschnitt durch den analen Teil des Rectums einer fast zum Ausschlüpfen fertigen Puppe (11 T.). 200 : 1.



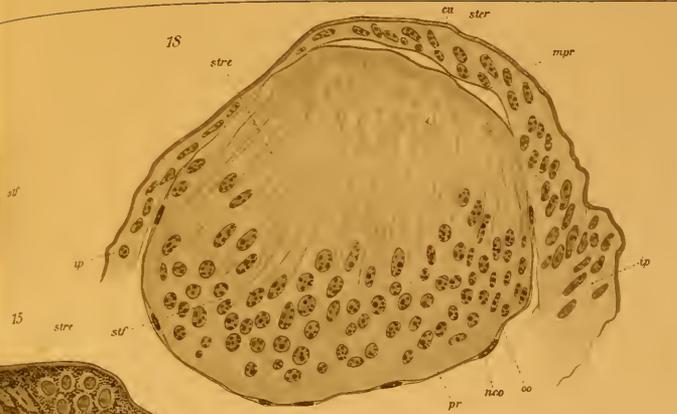
u. Pollee gez.

Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Lith. Anst. v. Johannes Arndt, Jena.



19.

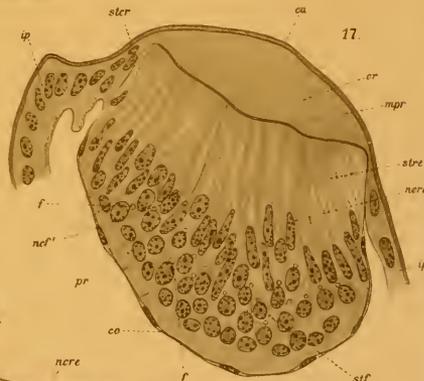


18

15



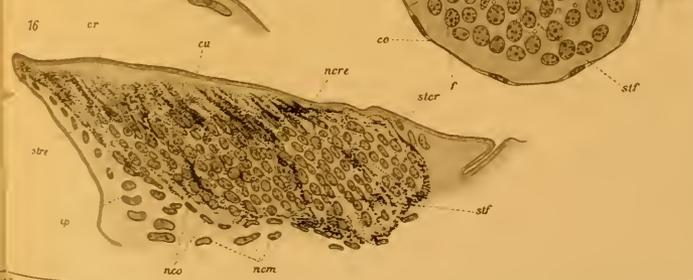
14



17



20.



16



Fig. 1.

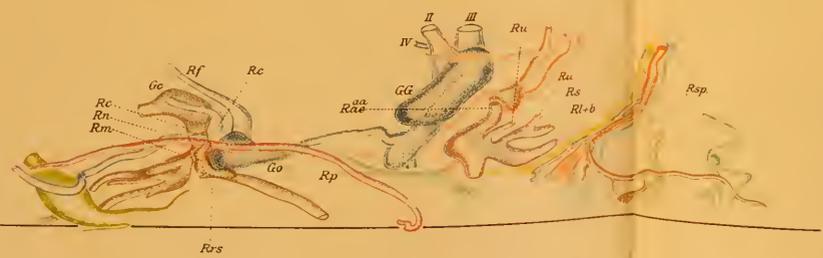


Fig. 2.

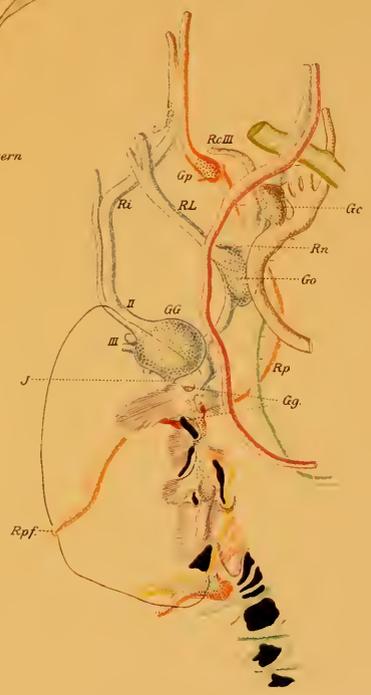


Fig. 3.



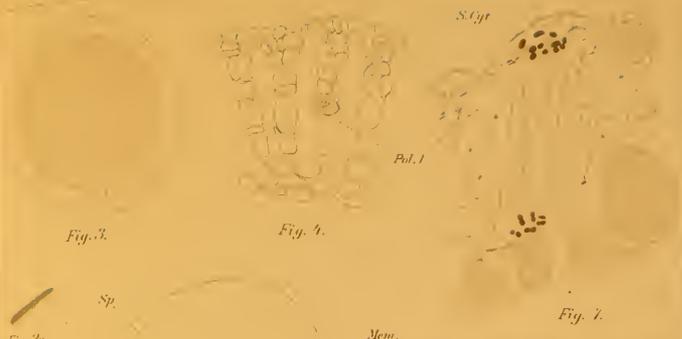
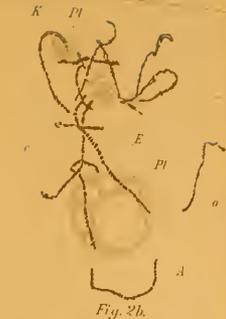
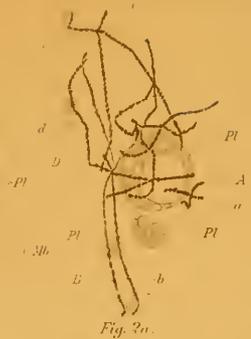
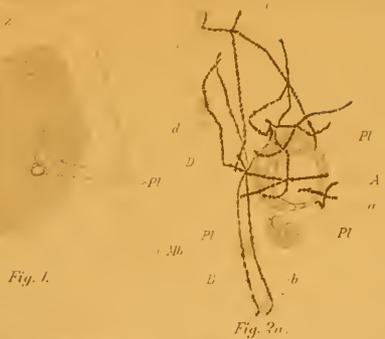




Fig. 26.



Fig. 27a.



Fig. 27b.



Fig. 27d.



Fig. 27c.



Fig. 28.



Fig. 35.



Fig. 38.



Fig. 36.



Fig. 37.

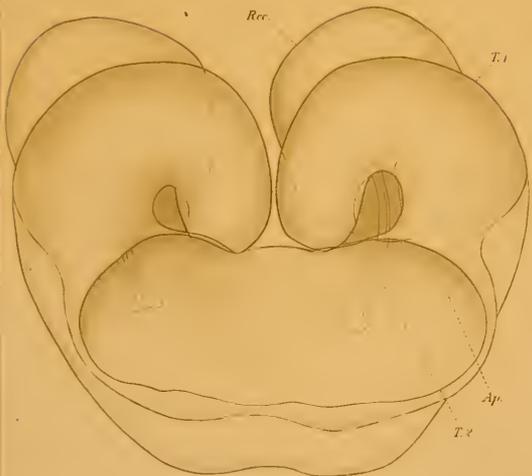


Fig. 41.



Fig. 40.



Fig. 40.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 31a.



Fig. 32.



Fig. 31c.



Fig. 31b.



Fig. 41.



Fig. 43.

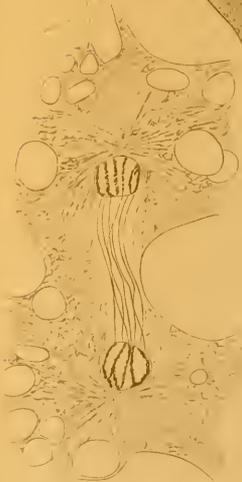


Fig. 39.



Fig. 33.



Fig. 34.



Fig. 42.

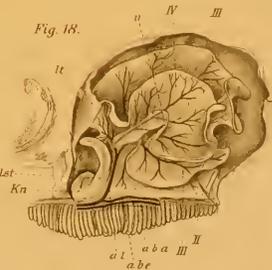
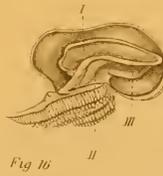
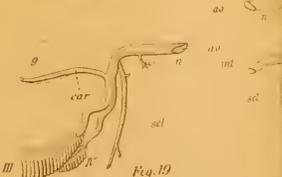
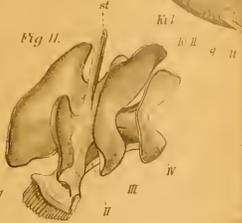
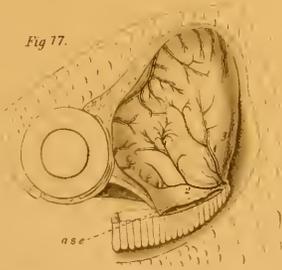
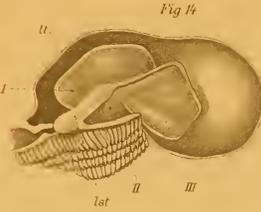
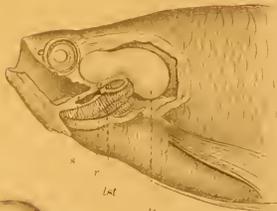
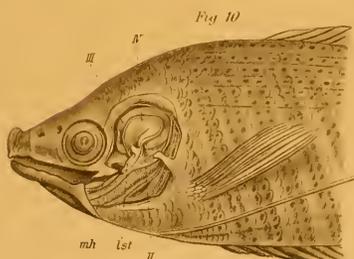
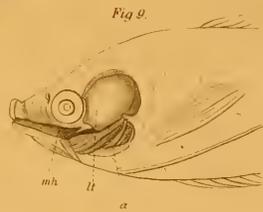
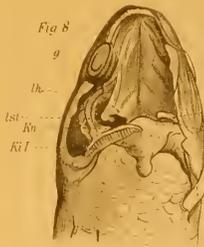
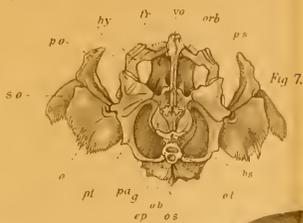
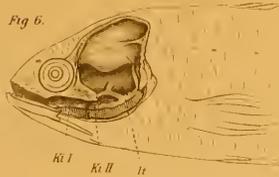
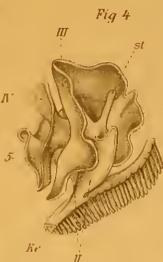
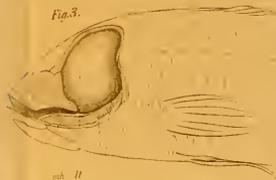
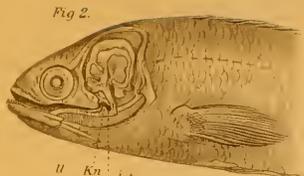


Fig. 21.



Fig. 22.

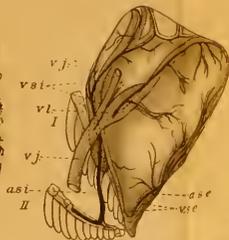


Fig. 23.

Fig. 25.



Fig. 26.

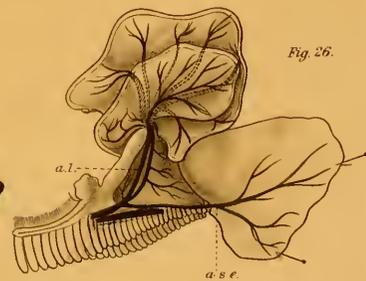
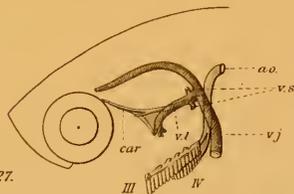


Fig. 24.



Fig. 27.



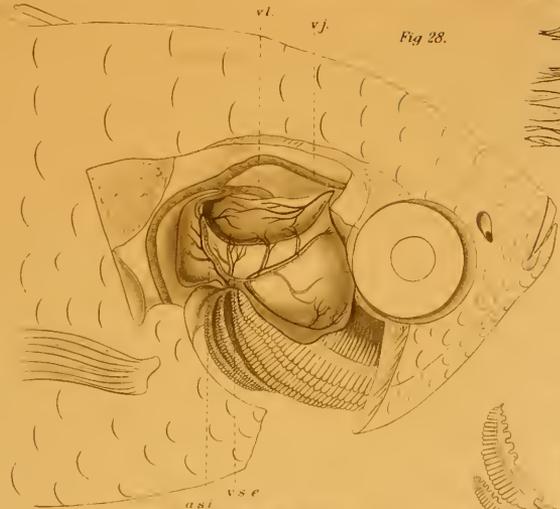


Fig. 28.

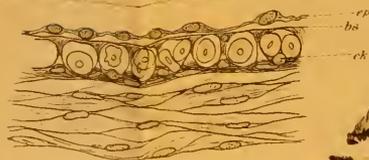


Fig. 32.



Fig. 31.

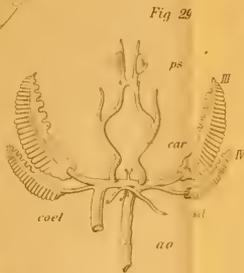


Fig. 29.



Fig. 30.

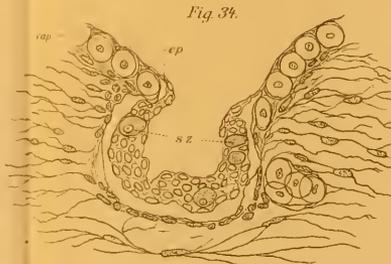


Fig. 34.

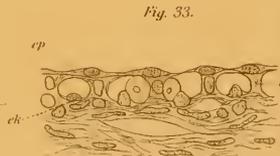


Fig. 33.

Fig. 35.

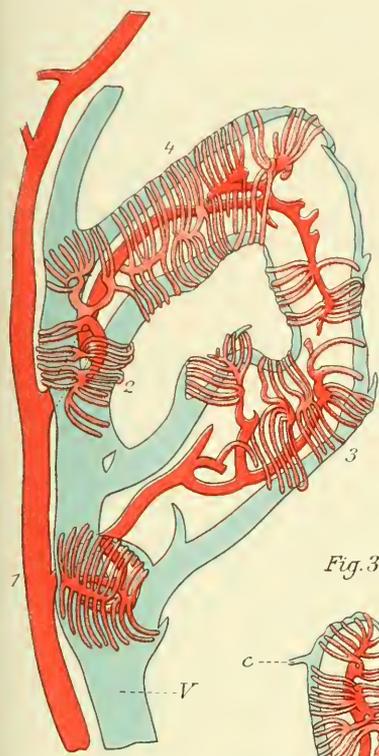


Fig. 36.

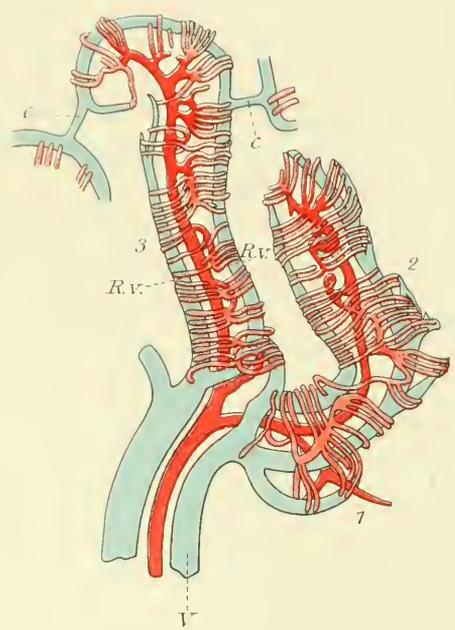


Fig. 37.

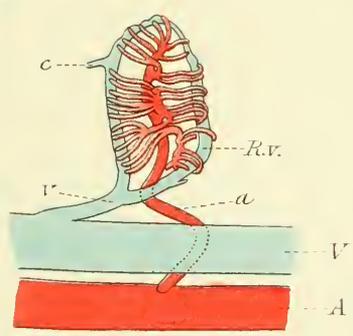


Fig. 38.

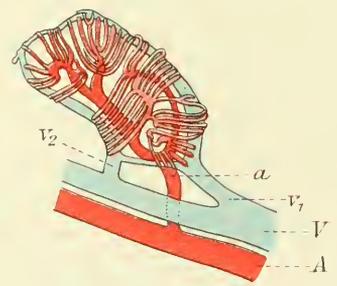


Fig. 39.

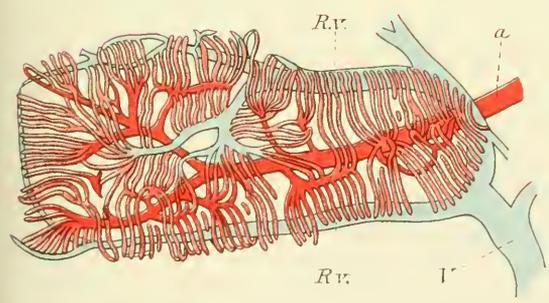
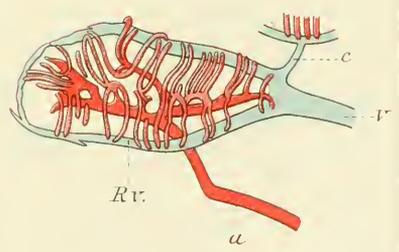


Fig. 40.





Verlag von Gustav Fischer in Jena.

Reproduktion von J. B. Obernetter, München.



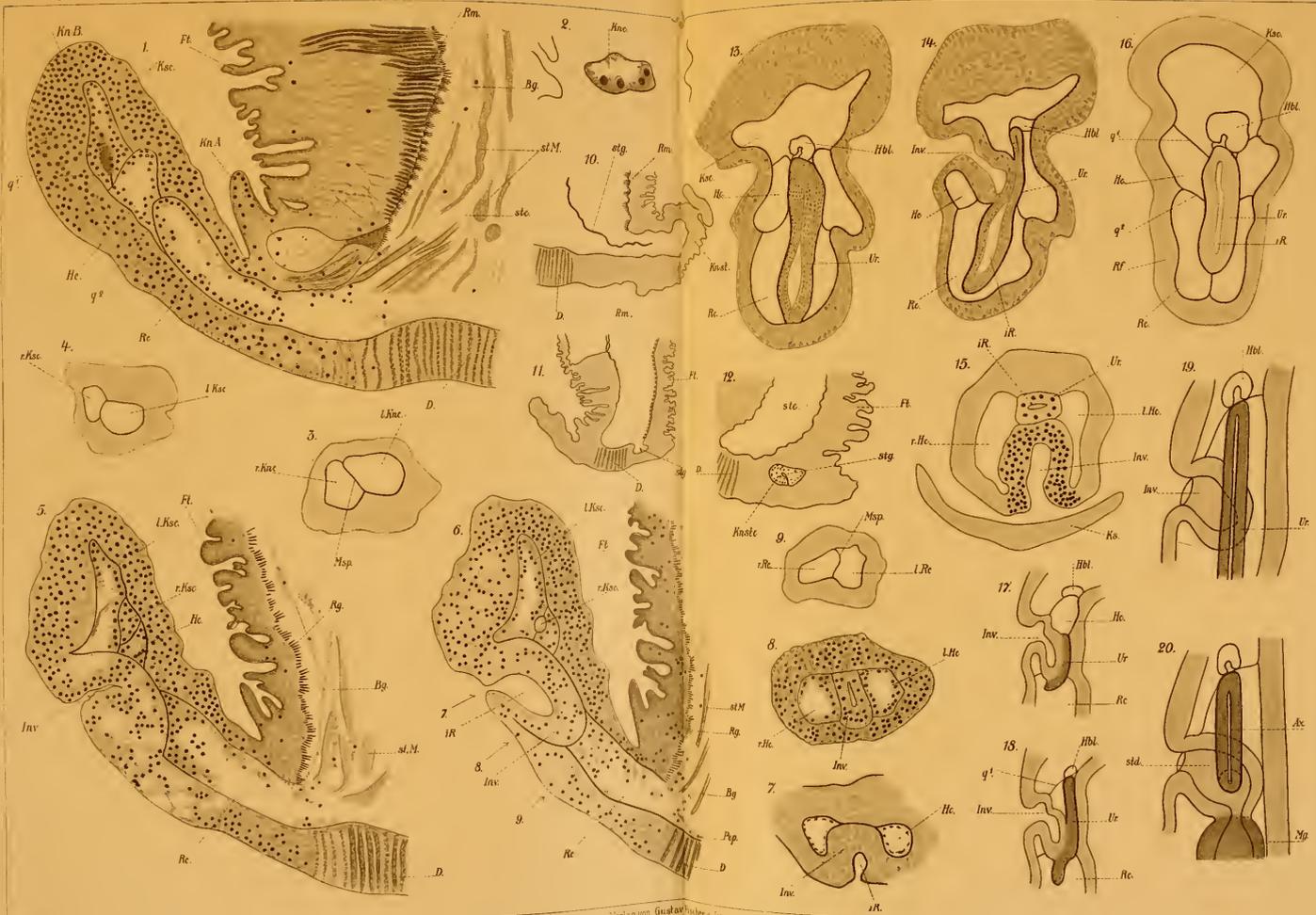
Ventralseite



Dorsalseite

Ardea purpurea, Nestling II. aus dem Museum des k. k. zoologischen Gartens in Wien

Wiss. pennsill. Zool. Mus. in Philadelphia





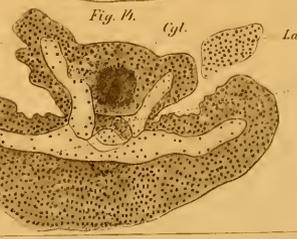
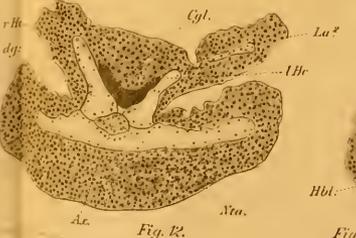
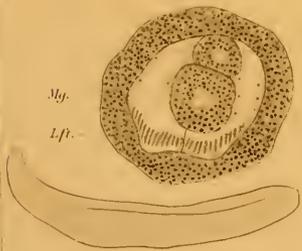
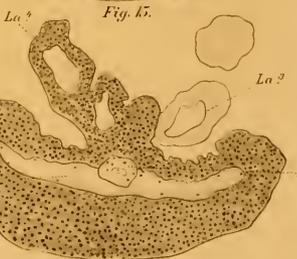
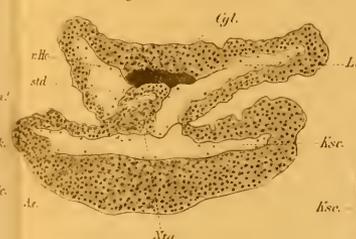
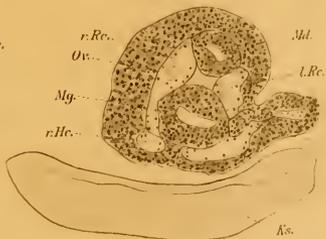
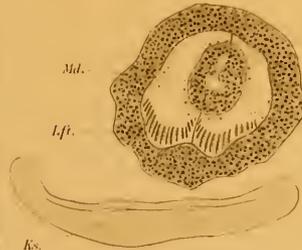
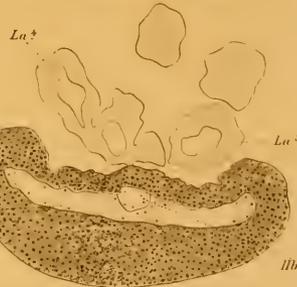
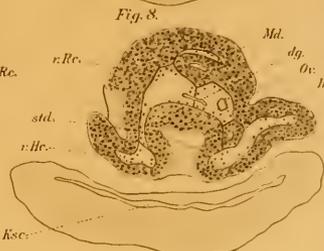
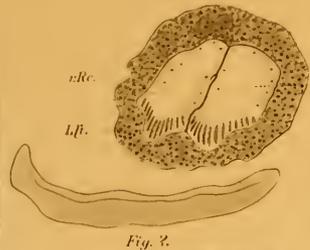
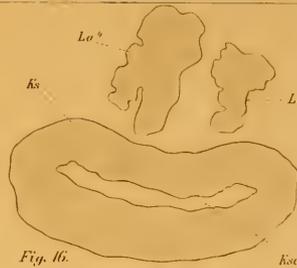
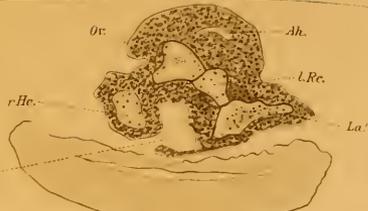
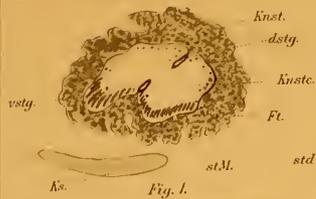


Fig. 1.

Fig. 2.

Fig. 3.

Fig. 4.

Fig. 5.

Fig. 6.

Fig. 7.

Fig. 8.

Fig. 9.

Fig. 10.

Fig. 11.

Fig. 12.

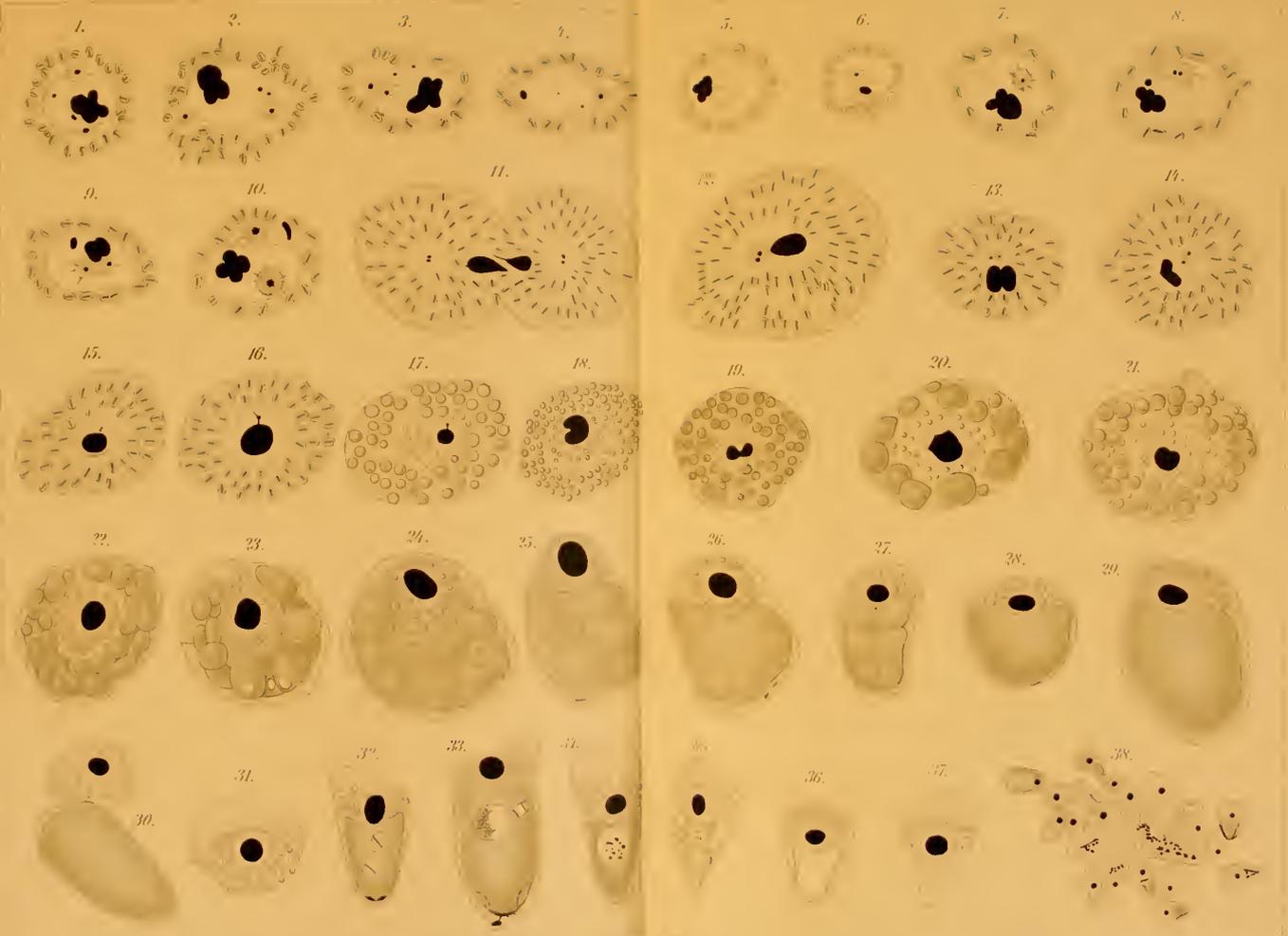
Fig. 13.

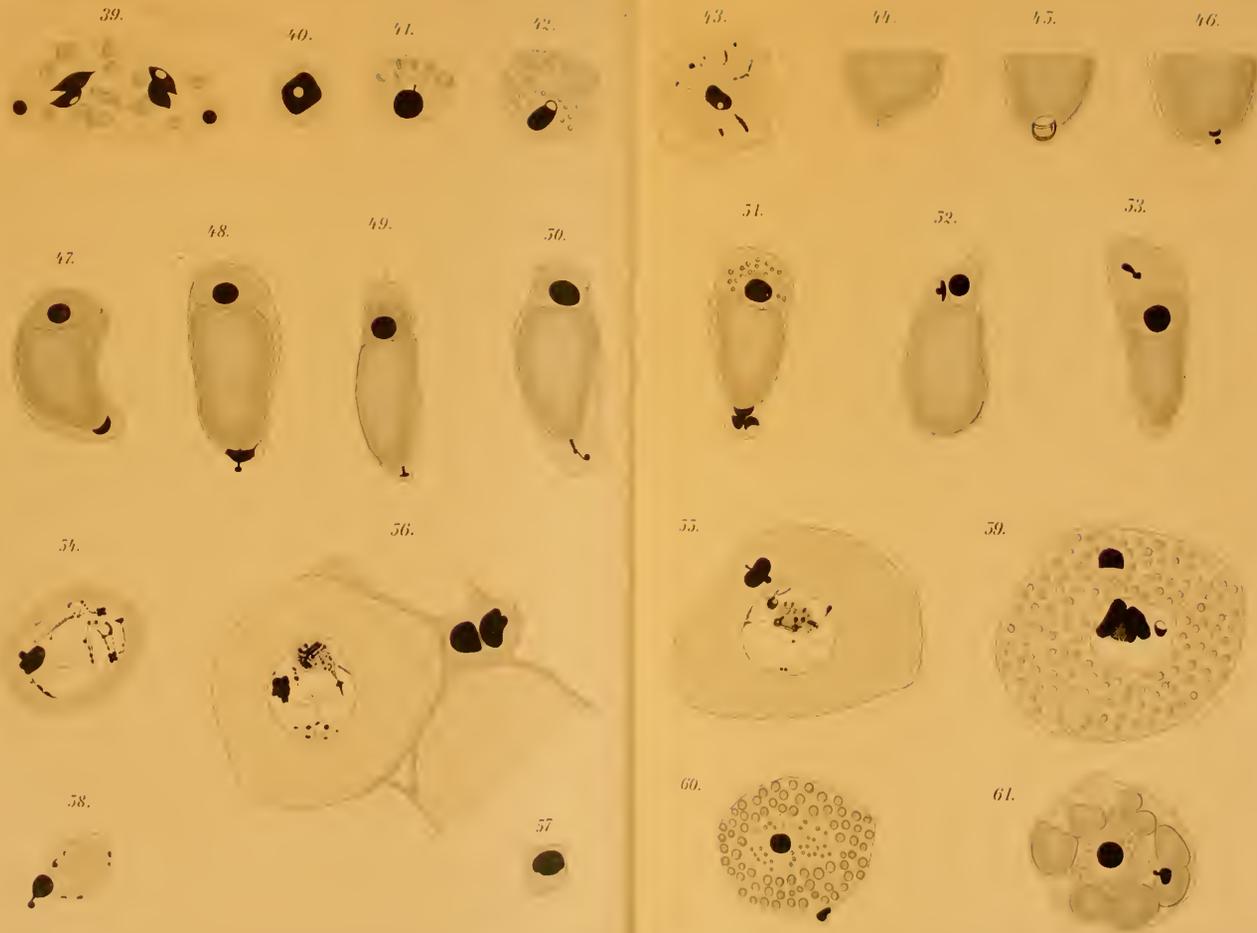
Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.







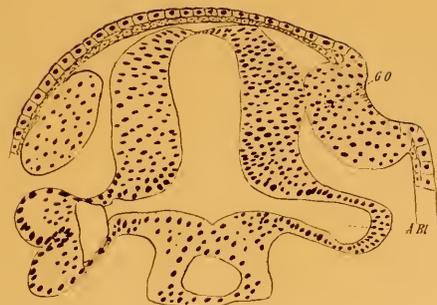


Fig. 1.

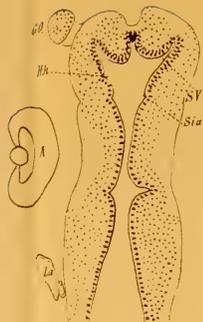


Fig. 3a.

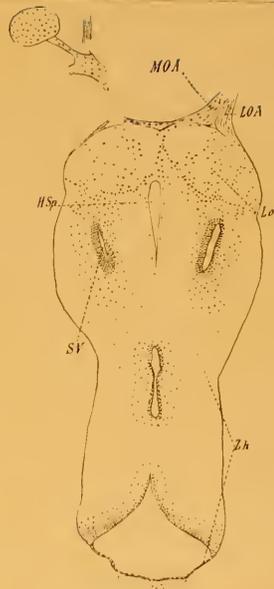


Fig. 5.

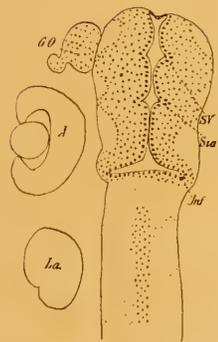


Fig. 2a.

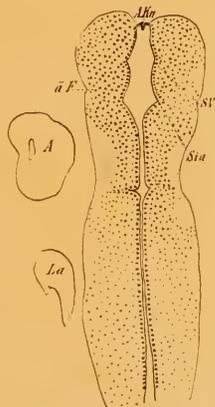


Fig. 2b.

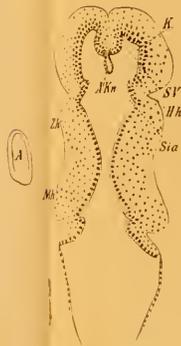


Fig. 3b.

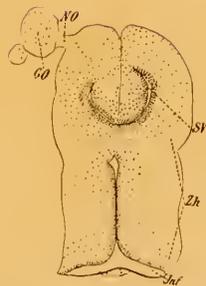


Fig. 4.



Fig. 6.

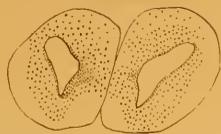


Fig. 7a.

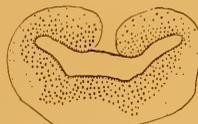


Fig. 7b.



Fig. 7c.



Fig. 11.

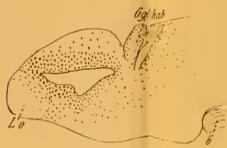


Fig. 8.

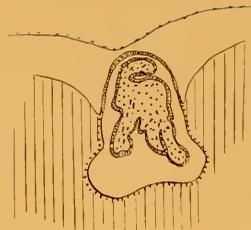


Fig. 12a.

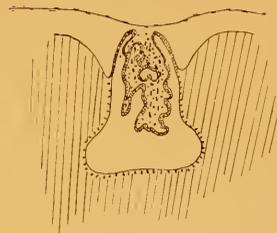


Fig. 12b.

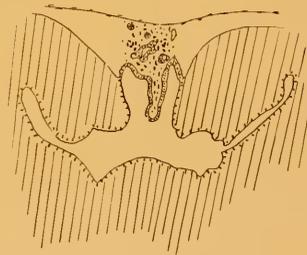


Fig. 12c.

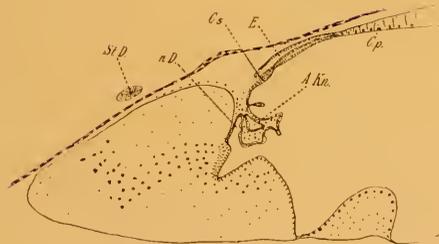


Fig. 10.

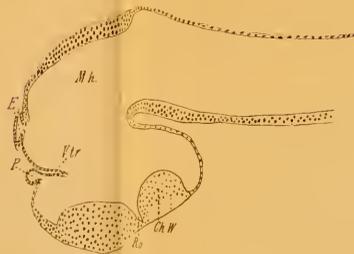


Fig. 9.

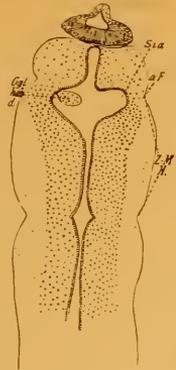


Fig. 14.

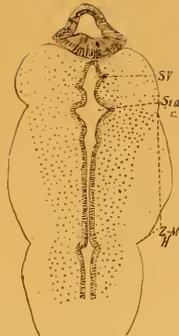


Fig. 15.

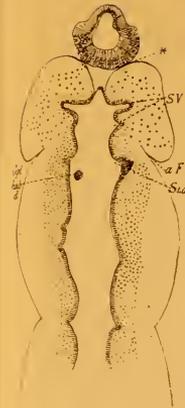


Fig. 16.

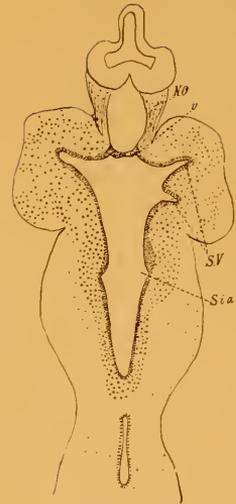


Fig. 17.

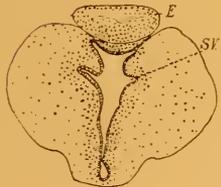


Fig. 18a.

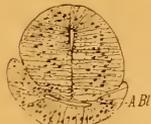


Fig. 13.

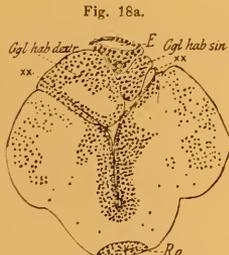


Fig. 18b.

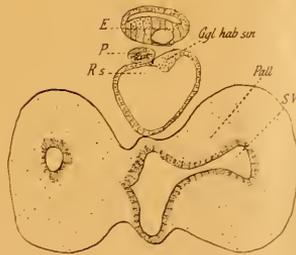


Fig. 19a.

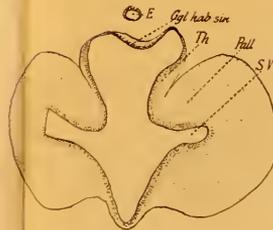


Fig. 19b.

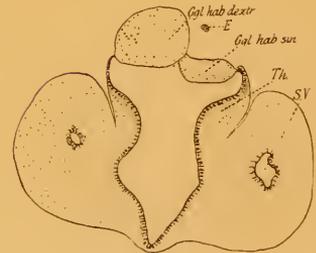


Fig. 19c.

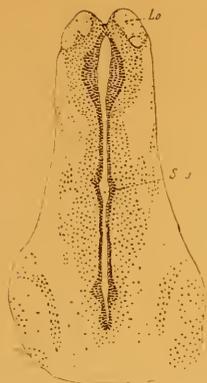


Fig. 20a.

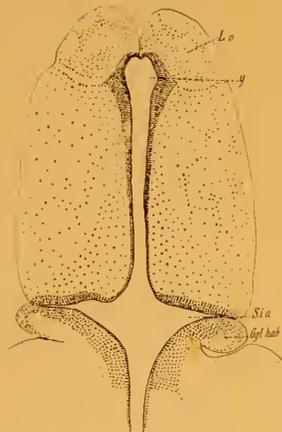


Fig. 21a.



Fig. 22a.



Fig. 22e.



Fig. 22b.

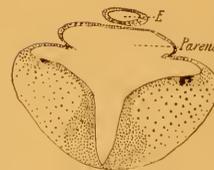


Fig. 22f.

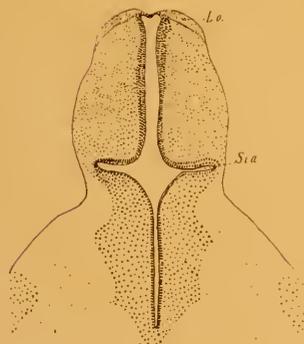


Fig. 20b.

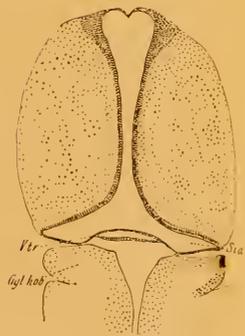


Fig. 21b.

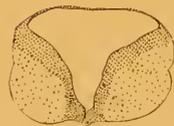


Fig. 22c.

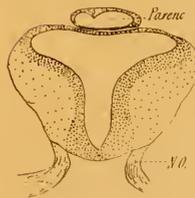


Fig. 22d.

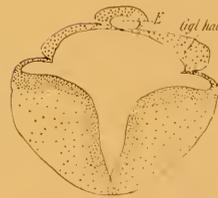


Fig. 22g.



Fig. 23a.



Fig. 23b.

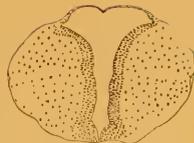


Fig. 23c.

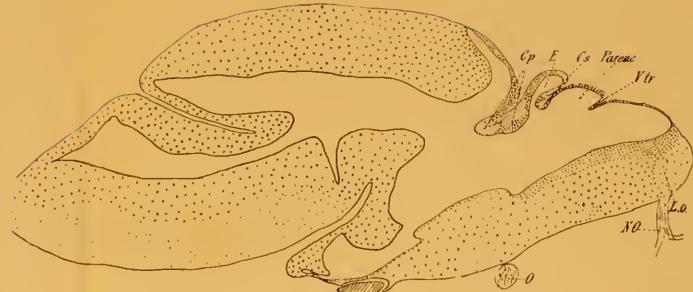


Fig. 24.

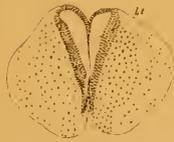


Fig. 23d.

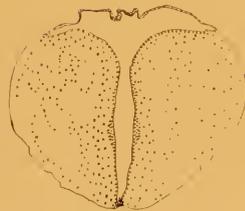


Fig. 23e.

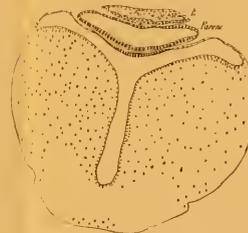


Fig. 23g.

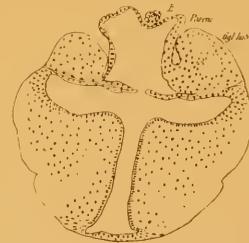


Fig. 23h.

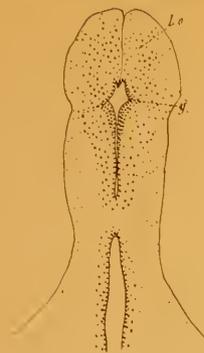


Fig. 25a.

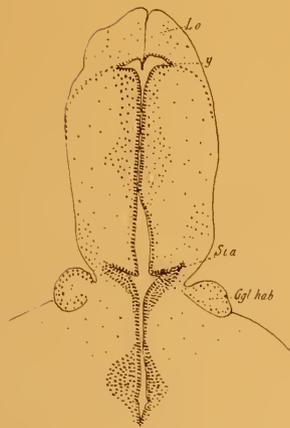


Fig. 25b.

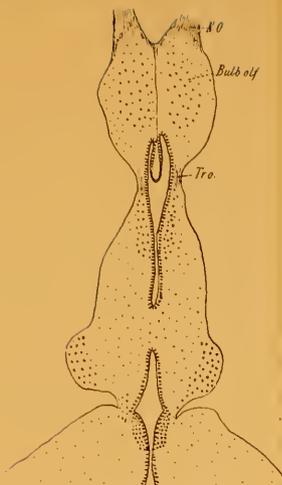


Fig. 26a.

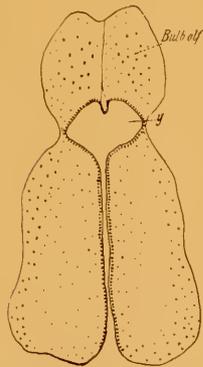


Fig. 26b.



Fig. 27a.

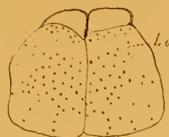


Fig. 27b.

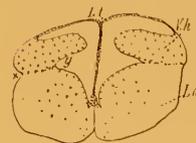


Fig. 27c.

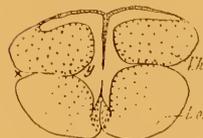


Fig. 27d.

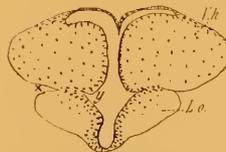


Fig. 27e.

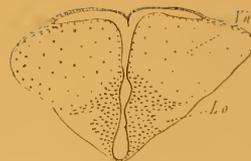


Fig. 27f.

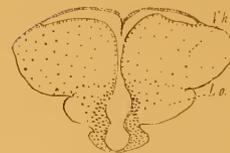


Fig. 27g.

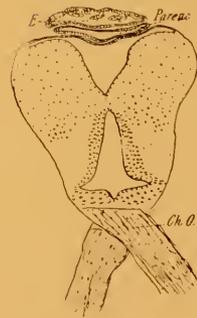


Fig. 27h.

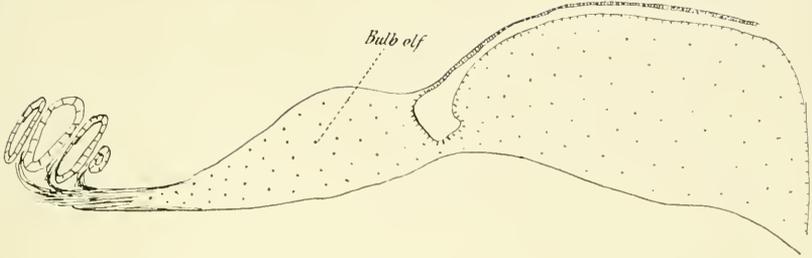


Fig. 28a.

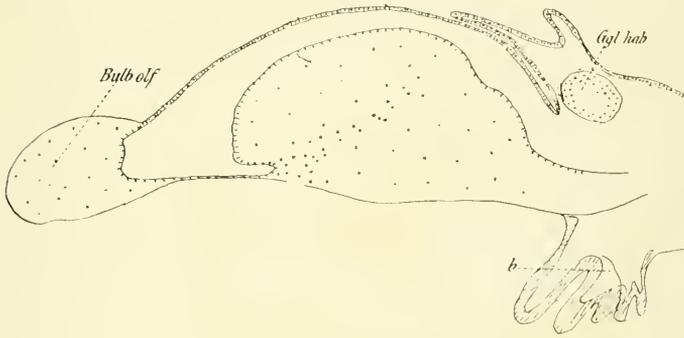


Fig. 28b.

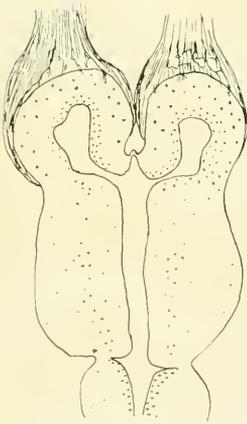


Fig. 29.

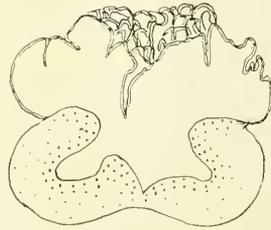


Fig. 30a.

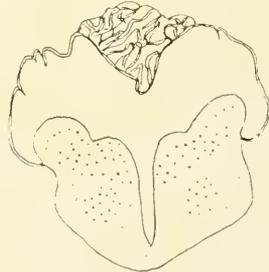


Fig. 30b.

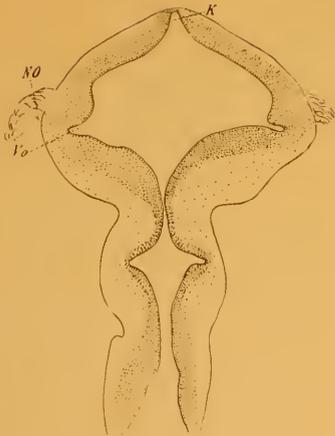


Fig. 31a.

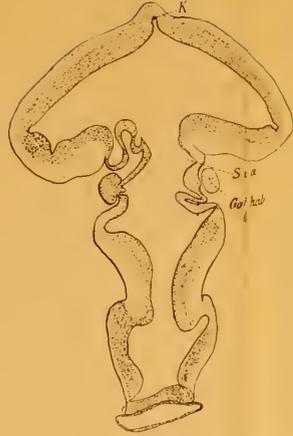


Fig. 31b.

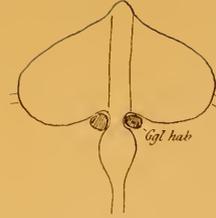


Fig. 34a.

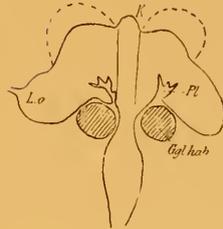


Fig. 34b.

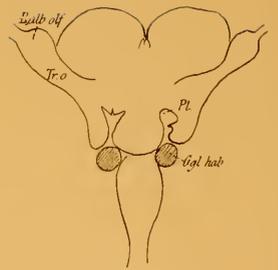


Fig. 34c.

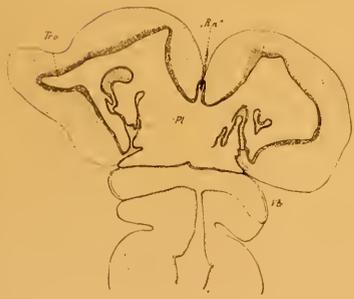


Fig. 32.

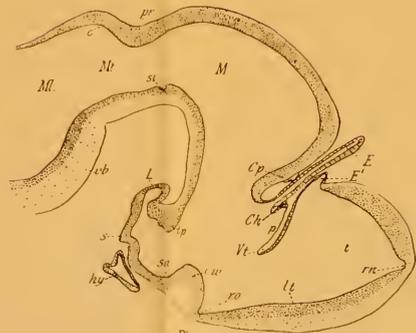


Fig. 33.



Fig. 35.



Fig. 36.



Fig. 2.



Fig. 3.



Fig. 1.



Fig. 4.



Fig. 10.



Fig. 4.



Fig. 5.



Fig. 8.



Fig. 15.



Fig. 11.



Fig. 16.



Fig. 12.



Fig. 6.



Fig. 7.

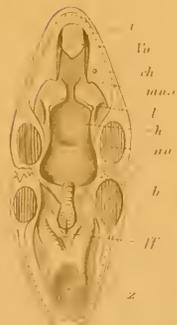


Fig. 11.

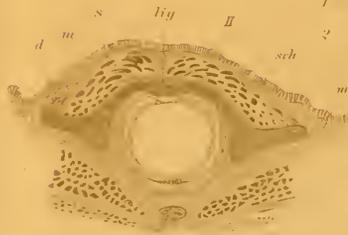


Fig. 9.



Fig. 13.

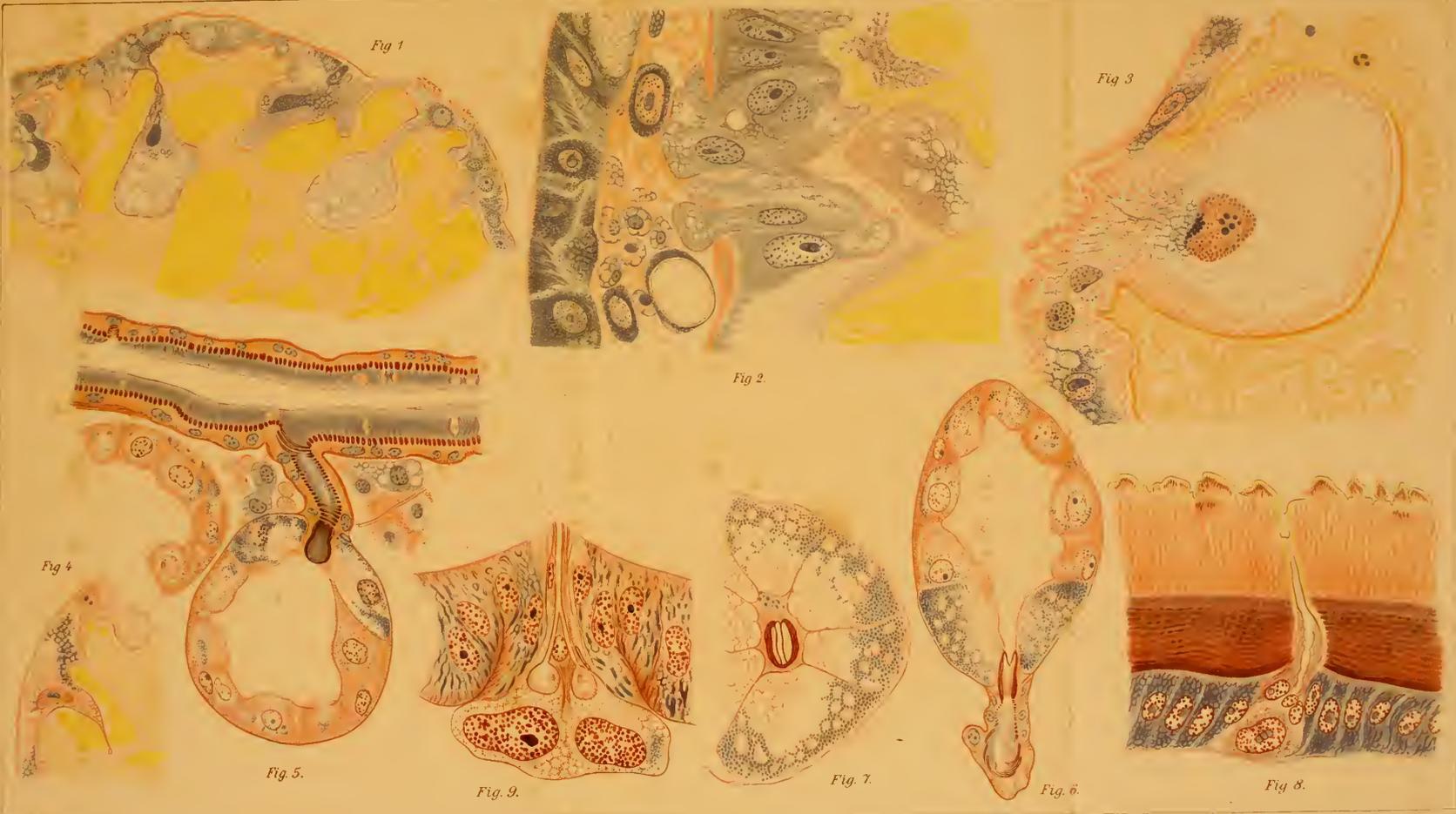


Fig 1

Fig 3

Fig 2

Fig 4

Fig. 5.

Fig. 9.

Fig. 7.

Fig. 6.

Fig. 8.

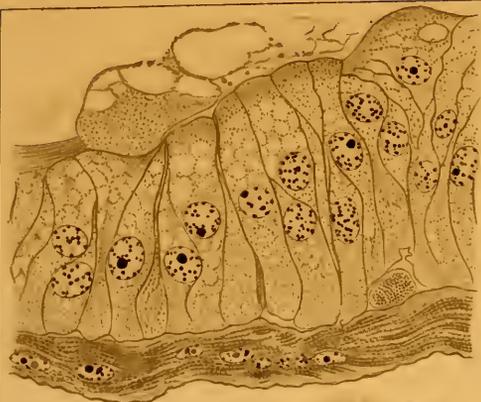


Fig. 10.



Fig. 13.

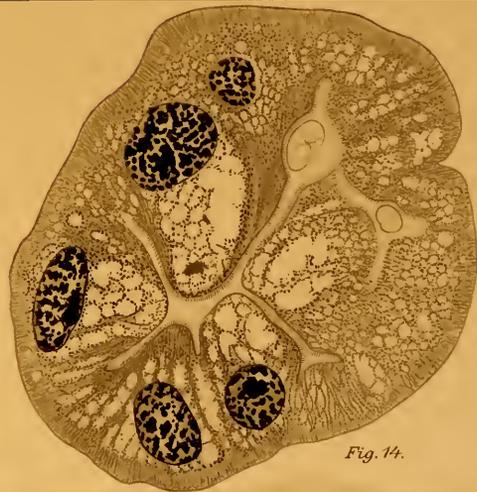


Fig. 14.

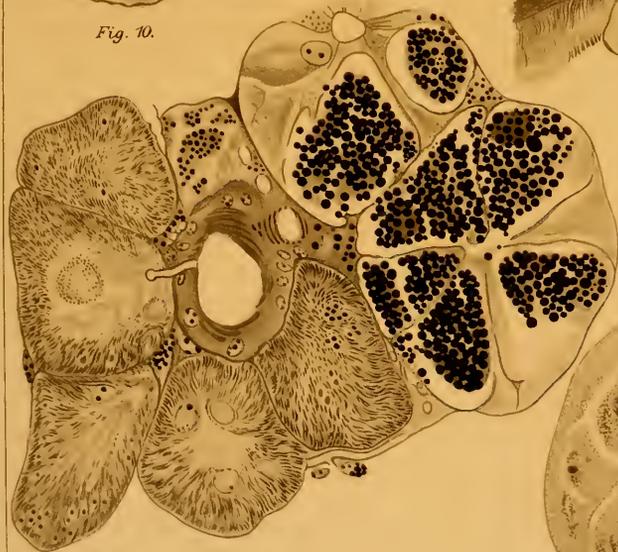


Fig. 12.

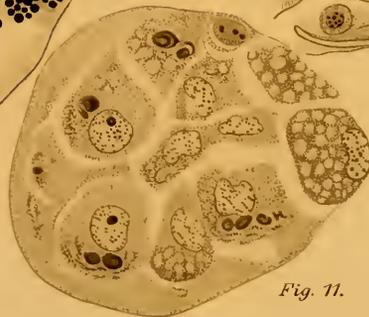


Fig. 11.

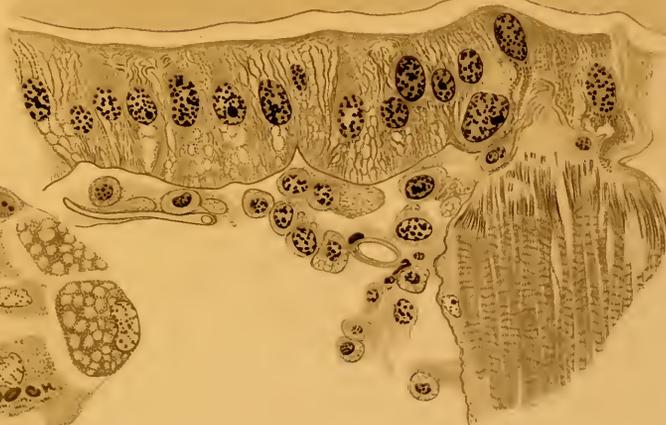


Fig. 15.



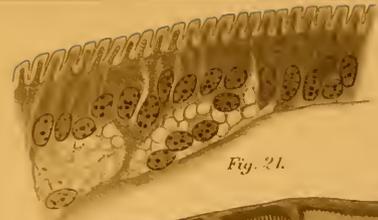
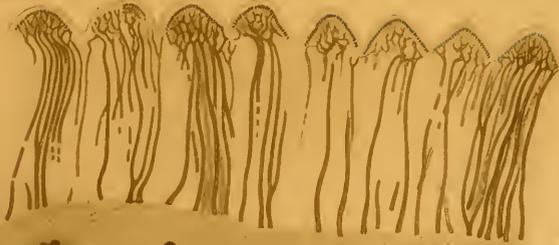


Fig. 17.

Fig. 21.

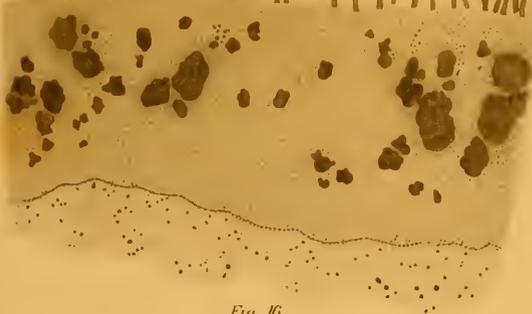


Fig. 16.

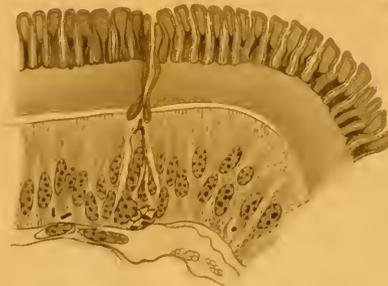


Fig. 20.

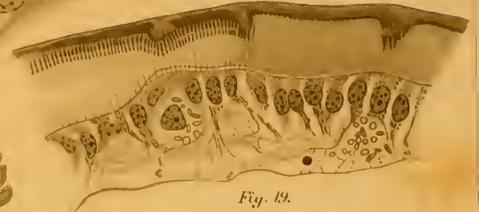


Fig. 19.

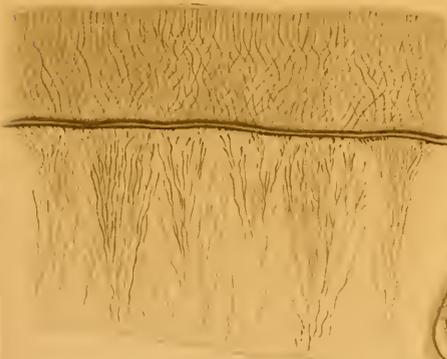


Fig. 18.



Fig. 23.



Fig. 24.



Fig. 22.

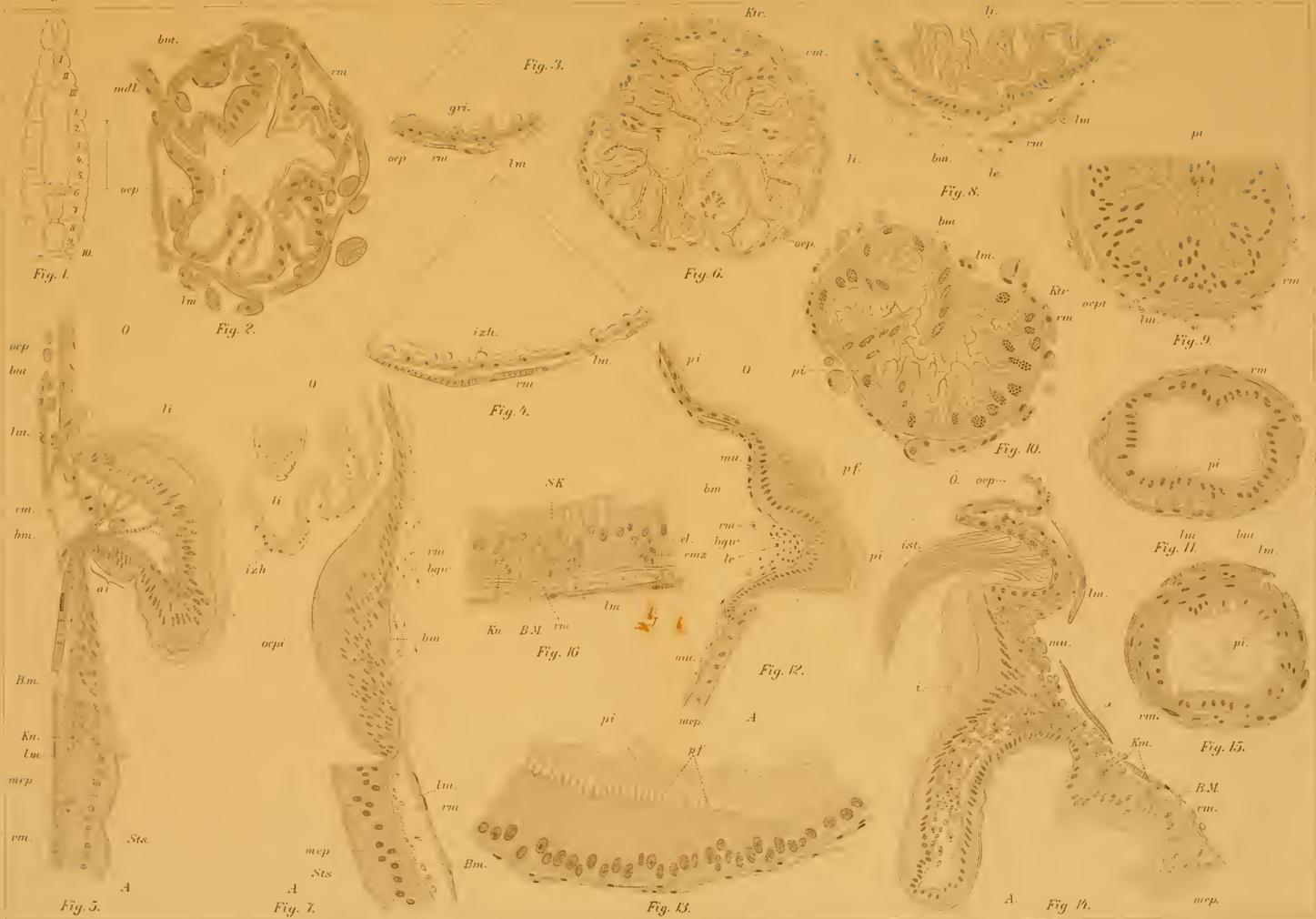




Fig. 17.



Fig. 18.

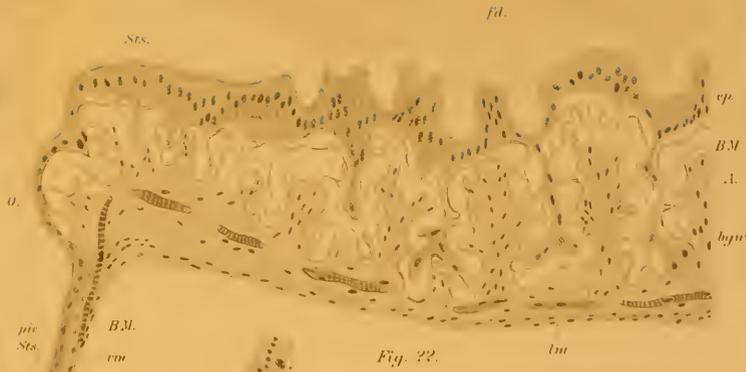


Fig. 22.

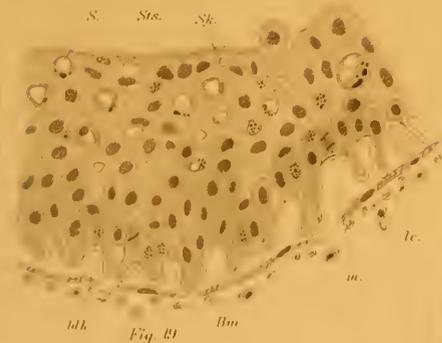


Fig. 19.

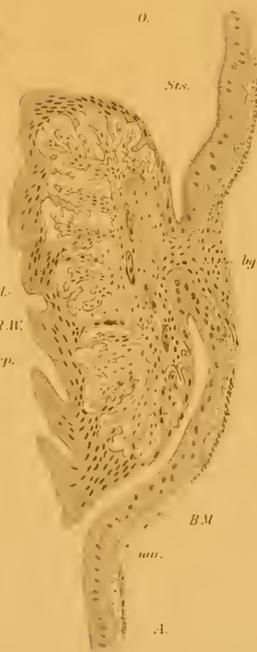


Fig. 23.



Fig. 24.

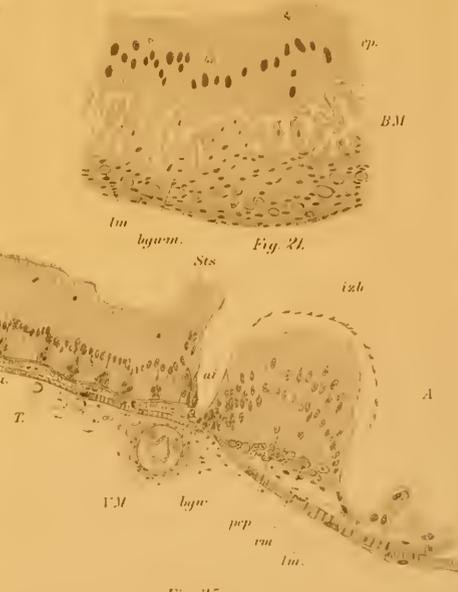


Fig. 25.

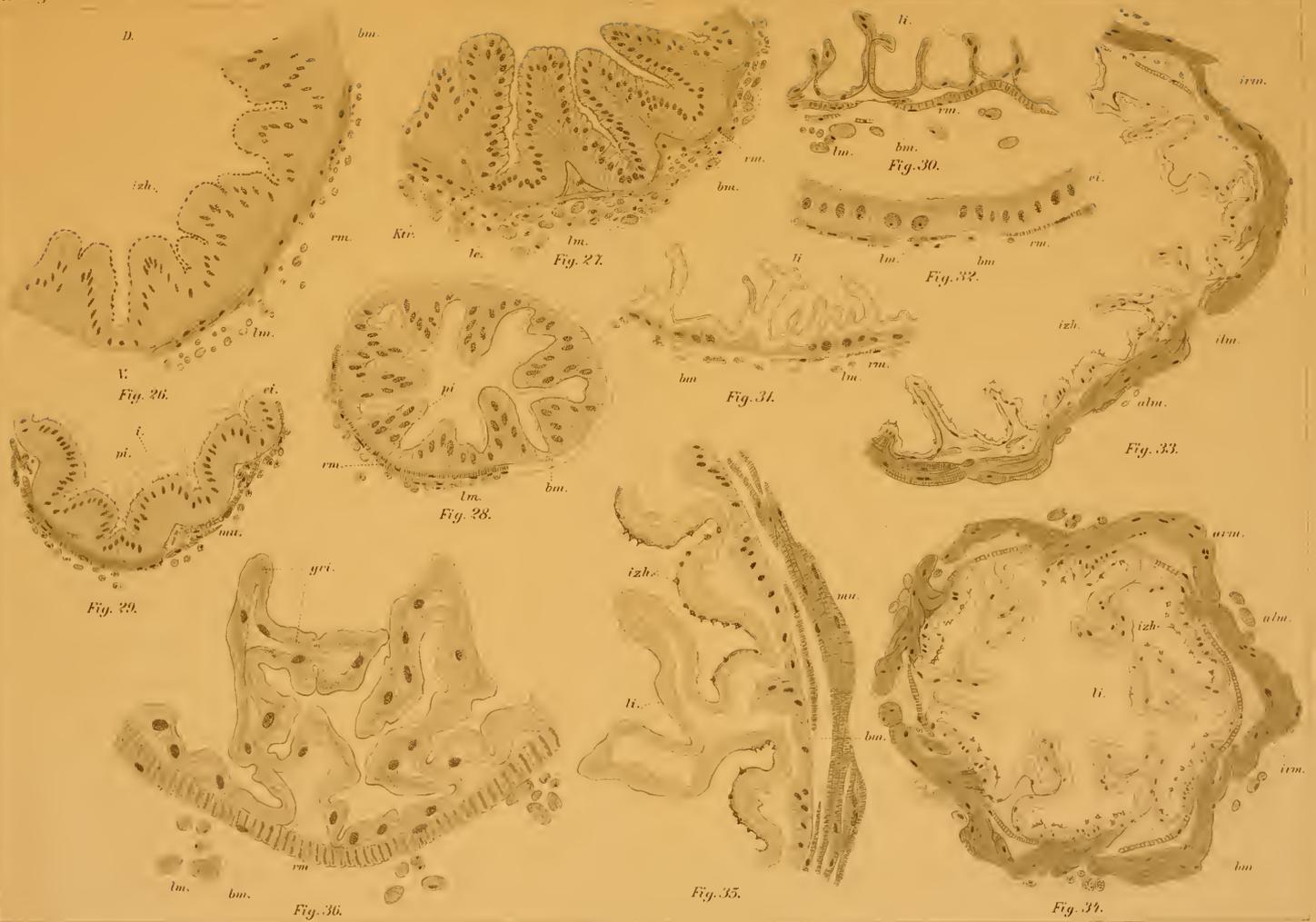




Fig. 37.

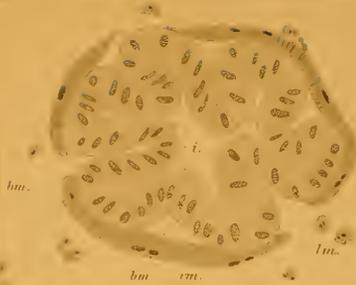


Fig. 38.



Fig. 42.



Fig. 40.



Fig. 41.

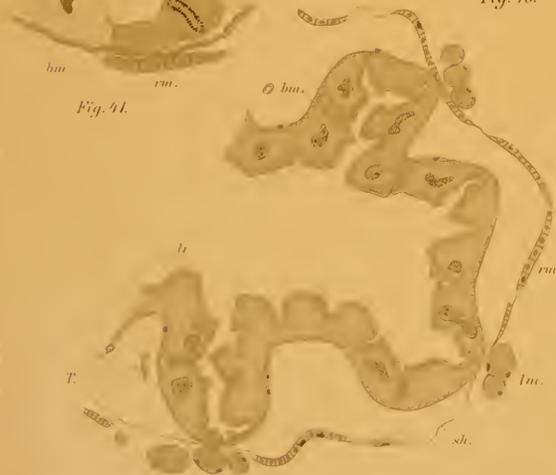


Fig. 39.



Fig. 43.



Fig. 44.

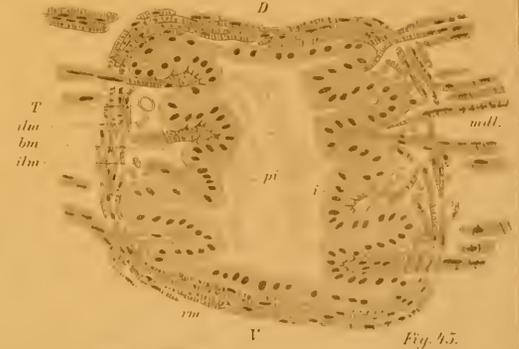


Fig. 45.



MBL WHOI Library - Serials



5 WHSE 04632

1612

