













12 5 590.543

# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Albert v. Kölliker** und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Zweiundachtzigster Band

Mit 34 Tafeln und 51 Figuren im Text

---

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1905

*Ausgegeben den 10. November 1905*

## Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn Prof. Ehlers in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung  
Wilhelm Engelmann.

Die Herausgeber  
v. Kölliker. Ehlers.

---

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

---

---

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig

---

Soeben erschienen:

# GESCHICHTE DER BIOLOGISCHEN THEORIEN

SEIT DEM ENDE DES SIEBZEHNTE  
JAHRHUNDERTS

VON

DR. EM. RÁDL

I. TEIL

gr. 8. 1905. M 7.—.



590.573

Z 47

**FESTSCHRIFT**  
**ZUR FEIER**  
**SEINES SIEBZIGSTEN GEBURTSTAGES**

AM 11. NOVEMBER 1905

HERRN GEHEIMEN REGIERUNGSRAT  
**PROF. DR. ERNST EHLERS**

IN HOCHACHTUNG UND VEREHRUNG

GEWIDMET VON DER

**ZEITSCHRIFT FÜR WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE**

**I. BAND**

MIT 34 TAFELN UND 51 FIGUREN IM TEXT



# Zeitschrift

für

## WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

**Carl Theodor v. Siebold** und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

**Albert v. Kölliker** und

**Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg

Professor a. d. Universität zu Göttingen

---

Zweiundachtzigster Band

Mit 34 Tafeln und 51 Figuren im Text

---

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1905

1905

1905

1905

1905

1905

1905

1905



## Inhalt des zweiundachtzigsten Bandes

	Seite
A. Kölliker, Die Entwicklung der Elemente des Nervensystems. (Mit Taf. I—IV u. 12 Fig. im Text.) . . . . .	1
Hubert Ludwig, Asterien und Ophiuren der schwedischen Expedition nach den Magalhaensländern 1895—1897. (Mit Taf. V u. VI.) . . . . .	39
F. Vejdovský, Zur Hämocöltheorie. (Mit Taf. VII—XI.) . . . . .	80
Joh. Dogiel, Die Form und der Bau der roten Blutkörperchen des Frosches. (Mit Taf. XII.) . . . . .	171
v. Linstow, Helminthen aus Ceylon und aus arktischen Breiten. (Mit Taf. XIII.) . . . . .	182
F. Koenike, Zur Kenntnis der Hydrachnidengattungen <i>Frontipoda</i> , <i>Gnaphiscus</i> und <i>Oxus</i> . (Mit Taf. XIV—XV.) . . . . .	194
Otto Bürger, Die Brutpflege von <i>Rhinoderma darwinii</i> D. B. (Mit Taf. XVI—XVIII.) . . . . .	230
J. W. Spengel, Die Monozootie der Cestoden . . . . .	252
W. Michaelsen, Die Oligochäten Deutsch-Ostafrikas. (Mit Taf. XIX—XX u. 1 Fig. im Text.) . . . . .	288
W. C. McIntosh, On the Life-History of the Shanny ( <i>BleNNius pholis</i> , L.). (With Plate XXI.) . . . . .	368
Hch. Stauffacher, Zur Kenntnis des statischen Organs bei <i>Phylloxera vastatrix</i> Pl. (Mit Taf. XXII.) . . . . .	379
N. Cholodkovsky, Über den Bau des Dipterenhodens. (Mit Taf. XXIII bis XXIV.) . . . . .	389
M. Gräfin von Linden, Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen. (Mit Taf. XXV.) . . . . .	411
Joh. Thiele, Betrachtungen über die Phylogenie der Crustaceenbeine. (Mit Taf. XXVI—XXVII u. 1 Fig. im Text.) . . . . .	445
Oskar Schultze, Über partiell albinotische und mikrophthalmische Larven von <i>Salamandra maculata</i> nebst einigen Angaben über die Fortpflanzung dieses Tieres. (Mit Taf. XXVIII.) . . . . .	472
Heinrich Simroth, Über zwei seltene Mißbildungen an Nacktschnecken. (Mit Taf. XXIX.) . . . . .	494
E. Verson, Zur Entwicklung des VerdauungskanaIs bei <i>Bombyx mori</i> . (Mit Taf. XXX—XXXIII.) . . . . .	523

	Seite
Otto Maas, Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen . . . . .	601
R. Woltereck, Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks, mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie der Agalmiden. (Mit 21 Fig. im Text.) . . . . .	611
R. W. Hoffmann, Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von <i>Tomocerus plumbeus</i> L. II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen. (Mit Taf. XXXIV u. 11 Fig. im Text.) . . . . .	638
Friedo Schmidt, Zur Anatomie und Topographie des Zentralnervensystems von <i>Branchiobdella parasita</i> . (Mit 5 Fig. im Text.) . . . . .	664

---

# Die Entwicklung der Elemente des Nervensystems.

Von

A. Kölliker.

---

Mit Tafel I—IV und 12 Figuren im Text.

---

Schon seit vielen Jahren herrscht ein lebhafter Streit unter den Anatomen und Embryologen über die Entwicklung der Elemente des Nervensystems, der durch die neuesten Erörterungen DOHRNS (Mitteil. der Zool. Station zu Neapel, XV. Bd., 1902, Studien zur Urgeschichte des Wirbeltierkörpers, Nr. 18, 19, 20, 21, 22) so viel an Schärfe gewonnen hat, daß eine Ausgleichung kaum mehr möglich erscheint.

Schon in seiner 17. Studie aus dem Jahre 1891 (l. c., Bd. V) behauptet DOHRN, daß die SCHWANNschen Zellen keine mesoderma-tischen Elemente seien, sondern dem Ectoderm angehören. Diese Zellen nun sollen in ihrem Innern jede ein Stück des Achsenzylinders und dann durch ihre Verschmelzung eine ganze Nerven-faser bilden, an deren Entwicklung die Gan-glienzellen keinen Anteil nehmen.

Zu diesen Auffassungen war DOHRN durch das Studium der Entwicklung der Nervenfasern des Schleimkanalnervensystems der Plagiostomen gekommen, welche Gegenstand seiner 17. Studie ist, doch entstanden in ihm sehr bald Zweifel an der Richtigkeit obiger Sätze, welchen er dann im Anatomischen Anzeiger, Jahrg. 7, S. 348, wie er in seiner 20. Studie aus dem Jahre 1901 S. 139 bekennt, »einen übereilten Ausdruck« gab, so daß er jetzt wieder ganz und gar auf dem Standpunkte seiner 17. Studie steht.

Gegen diese Auffassung von DOHRN vom Jahre 1891 und gegen verwandte Darlegungen von BEARD hatte ich für den Anatomenkongreß in Wien einen Vortrag angesagt, den ich dann aber nur gegen den letzteren hielt, weil DOHRN eben seine Ansicht geändert hatte.

In dieser sehr kurzen Mitteilung (*Anat. Anzeiger*, Verhandlungen der anatomischen Gesellschaft in Wien, 1892), die etwas ausführlicher auch in meiner *Gewebelehre* VI. Aufl., Bd. II, S. 872 sich findet, welche die Auffassung von BEARD und DOHRN als ganz irrtümlich erscheinen läßt, wird gezeigt, daß die von REMAK, BIDDER und KUPFFER und mir selbst für die motorischen Fasern vorgetragene und später von mir (diese Zeitschr., Bd. XLIII) und von HIS auch für die sensiblen Fasern nachgewiesene Entstehung der Nerven-elemente die einzig richtige ist. Dieser zufolge entstehen diese Nervenfasern und, wie ich beifüge, auch diejenigen der höheren Sinnesorgane, einzig und allein aus Nervenzellen, in der Art, daß Ausläufer dieser Zellen den oder die Achsenzylinder mit allen ihren Ausläufern bilden, zu denen dann oft noch eine Rindenlage von Nervenmark dazu kommt, während die SCHWANNsche Scheide mit ihren Kernen eine von außen angelegte mesodermatische Bildung darstellt.

Da DOHRN in seiner neuen Kritik meiner Darlegungen besonders betont, daß ich mich bei denselben nicht auf ad hoc angestellte neue Untersuchungen beziehe, sondern nur die Ergebnisse einer älteren Arbeit berücksichtige, so habe ich in diesem Winter 1903/4 eine größere Zahl neuer Beobachtungen angestellt, auf die ich mich bei den folgenden Schilderungen beziehe, in denen der Reihe nach die Hauptpunkte besprochen werden sollen.

### I. Bedeutung der Ganglienzellen für die Entwicklung der Nervenfasern.

Die Tatsachen, die für die alte — von DOHRN nicht angenommene — Lehre, daß die Achsenzylinder aus den Nervenzellen hervorsprossen, sprechen, sind so bekannt, daß es genügt, dieselben kurz namhaft zu machen.

Es sind erstens die Bilder, die mikroskopische Schnitte peripherer Ganglien gewähren. Hier sind in erster Linie die Abbildungen zu erwähnen, die HIS von den Zellen menschlicher Spinalganglien gegeben hat (*Arch. f. Anat.*, 1887, S. 373, Fig. 6 eine einzelne Zelle von einem Spinalganglion eines menschlichen Embryo von  $4\frac{1}{2}$  Wochen und Fig. 7, eine Gruppe von solchen Zellen, von denen jede bipolare zwei Achsenzylinder abgibt). Eine ähnliche Gruppe bipolarer Zellen habe ich von einem Sacralganglion eines menschlichen Embryo vom Ende des 2. Monats in meiner *Gewebelehre* (VI. Aufl., Bd. II, Fig. 607) dargestellt (Textfig. 1).

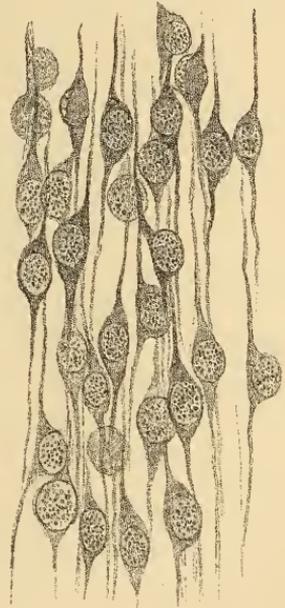
Aus älterer Zeit (1847) stammen die Bilder, die BIDDER, R.

WAGNER und ROBIN aus den Spinalganglien der Fische abgebildet haben, ferner die von CORTI entdeckten bipolaren Zellen in dem Ganglion spirale cochleae der Säugetiere. Ferner sind die unipolaren Ganglienzellen an den Wurzeln der motorischen Nerven am Rückenmark und Gehirn vom Menschen und von Tieren zu erwähnen, die HIS in seiner Arbeit »Die Neuroblasten und deren Entstehung im embryonalen Mark«, Leipzig 1889, dargestellt hat, unter denen namentlich die von der Forelle und vom *Pristiurus* bemerkenswert sind, weil sie, wie die Untersuchungen von DOHRN, auf niedrigere Wirbeltiere sich beziehen.

Rechnet man nun zu diesen zahlreichen Angaben, die sich noch vermehren ließen, noch die Ergebnisse der neueren und neuesten Untersuchungen mit der GOLGischen Methode, die ja überall im zentralen Nervensystem Nervenzellen mit direkt von denselben entspringenden Achsenzylindern nachgewiesen hat, an welchen niemals Kerne in ihrem Verlaufe sich finden; auch wenn dieselben noch so reichlich sich verästeln (Textfig. 2 und 3) so ist klar, daß dieser so sehr überwiegenden Zahl von Beobachtungen gegenüber die spärlichen Angaben von DOHRN, die sich nur auf Plagiostomen beziehen, keine größere Beweiskraft besitzen.

Und wenn man dann noch erfährt, daß durch ROSS GRANVILLE HARRISON auch in den eigentlichen DOHRNSchen Untersuchungen bedenkliche Fehler nachgewiesen werden, gewinnt die Angelegenheit für denselben ein noch ungünstigeres Licht. HARRISON nämlich hat gezeigt, daß, wenn auch nicht bei den Plagiostomen, doch wenigstens bei Amphibien die Ganglien, die die Seitennerven entsenden und die Organe der Seitenlinie versorgen, mit ihren Zellen direkt in die Achsenzylinder der Seitennerven auslaufen (Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien im Arch. f. mikrosk. Anatomie, Bd. LXIII, 1903, S. 35, mit 3 Tafeln und 35 Textfiguren).

Diese Achsenzylinder differenzieren sich bei *Amblystoma* bei der Bildung der Seitennerven von den Ganglienzellen aus in erster Linie

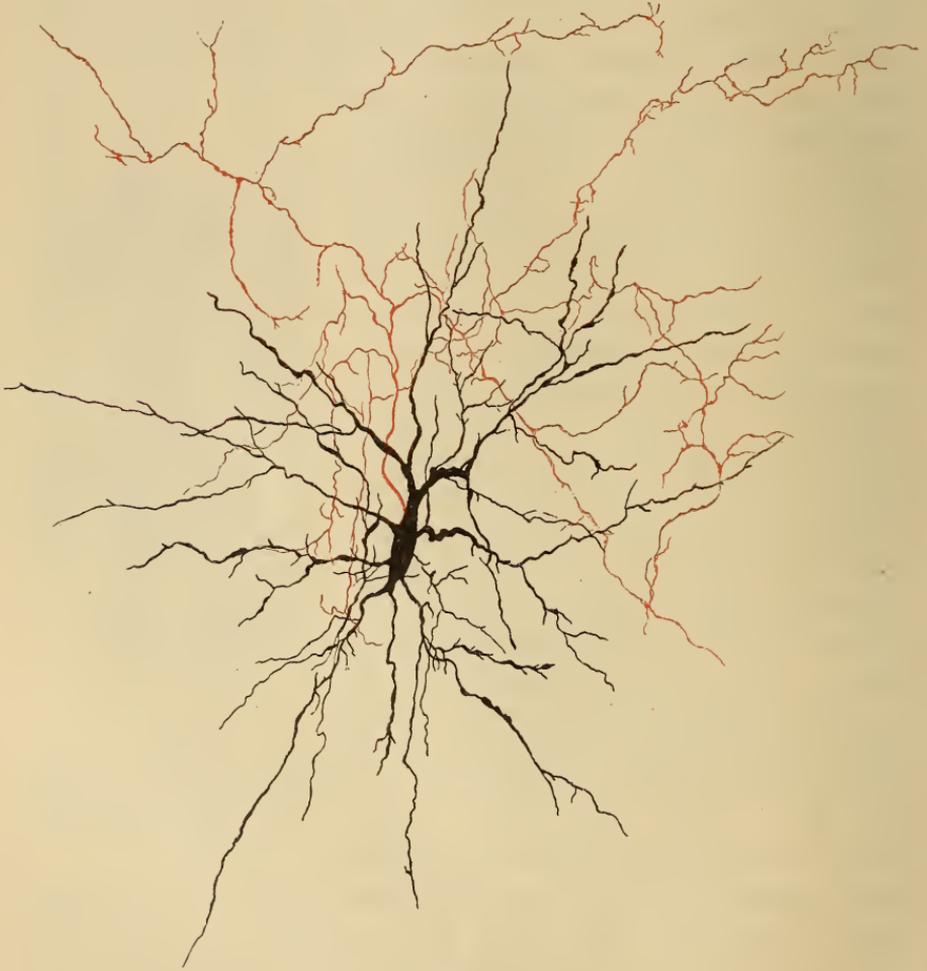


Textfig. 1.

Bipolare Ganglienzellen aus einem Ganglion sacrale eines Embryo des Menschen vom Ende des 2. Monats. Starke Vergr.

nach einer oder nach zwei Seiten und werden von besonderen Zellen eingehüllt, die sich jedoch nie so weit peripheriewärts erstrecken, als das wachsende Ende der Ganglienzellenfortsätze.

Wenn diese, d. h. die Achsenzylinderfortsätze, eine Absonderung der spindelförmigen Scheidenzellen wären, wie DOHRN annimmt, so



Textfig. 2.

Eine Zelle von GOLGIS II. Typus aus dem Linsenkern einer jungen Katze. Starke Vergr. Axon rot.

sollten wenigstens die Vorzeichen der Umbildung des Protoplasma innerhalb derselben auftreten, ehe der Achsenzylinder als solcher da ist.

Dies ist jedoch durchaus nicht der Fall. Die Scheidenzellen weisen nur undifferenziertes Plasma auf, in welchem auf keinen Fall

ein dünnes Fädchen auftritt, das sich späterhin in einen Achsenzylinder umbildet.

Im Gegenteil ist der Nervenfortsatz, der über jeden Zweifel hinaus von Anfang an mit der Ganglienzelle kontinuierlich ist, zunächst dick und protoplasmatisch und wandelt sich erst während seines Auswachsens in einen deutlich differenzierten Achsenzylinder um.

So weit HARRISON (l. c. S. 55), der gern zugibt, daß viele Bilder nicht imstande sind, einen vollgültigen Beweis für die geschilderte Achsenzylinderentstehung zu liefern.

Aber ebensowenig beweisen solche die von DOHRN vertretene gegenteilige Ansicht.

Demnach kann solchen sozusagen neutral sich stellenden Objekten keine Beweiskraft gegen die klaren Befunde bei *Amblystoma* beigemessen werden. Was HARRISON in den Schilderungen von DOHRN aber unerklärlich bleibt, ist, daß die Ganglienzellen ursprünglich gar nichts mit den Nervenfasern zu tun haben sollen und daß die Verbindung zwi-

sehen beiden erst sekundär entsteht, während nach seinen eignen Erfahrungen das Sicherste unsrer Kenntnisse von der Nervenhistogenese das ist, daß von Anfang an der Achsenzylinderfortsatz in kontinuierlicher Verbindung mit dem Plasma der Ganglienzelle sich befindet. Das lehren nicht nur der Nervus lateralis, sondern auch die Spinalganglien, die motorischen Zellen des Markes, die Zellen der dorsalen Hörner und die Kommissurenzellen des Markes.

Bezüglich der SCHWANNschen oder Scheidenzellen sprechen nach HARRISON die Befunde beim Amphibienembryo für den



Textfig. 3.

Große Zelle des II. Typus von GOLGI aus der Körnerschicht des Cerebellum der Katze mit rotem Axon. Starke Vergr.

ectodermalen Ursprung dieser Elemente am Seitennerven. Während nach DOHRN u. a. diese Zellen teilweise aus den Ganglien dieser Nerven, hauptsächlich jedoch aus der Anlage der Sinnesorgane selbst kommen, wandern sie bei Amphibien ausschließlich aus der Gegend der Ganglien in den Nervenstamm hinein und findet sich in den Sinnesplatten kein Anzeichen eines Heraustretens von Zellen aus der regelmäßigen epithelialen Schicht. —

Selbstverständlich mußte auch mir daran liegen, an den von DOHRN untersuchten Geschöpfen eigne Anschauungen zu gewinnen und habe ich dann *Acanthias*-, *Pristiurus*- und *Torpedo*-Embryonen dazu benutzt. Von diesen verdanke ich eine Serie an Schnitten von *Acanthias* Prof. STÖHR, die andern Serien hat mein früherer Custos P. HOFMANN von Embryonen angelegt, die ich ebenfalls von Prof. STÖHR erhielt.

Was ich dabei fand ist folgendes:

In erster Linie hebe ich hervor, daß alle Nervenstämme, die in größerer Länge unterscheidbar sind, aus feinsten Achsenzylindern bestehen, die wie bei höheren Wirbeltieren von einer kernhaltigen Scheide umgeben sind und einzelne Kerne (Zellen) im Innern enthalten.

Genau denselben Bau zeigen Querschnitte solcher Nerven, die ebenso aussehen wie Querschnitte des Oculomotorius, Trigemini und Trochlearis bei höheren Wirbeltieren (siehe unten).

Denselben Bau besitzt auch der Nerv der Seitenlinie und alle Nerven der Kopfsinnesorgane, sobald sie quer getroffen werden (Fig. 1), indem dieselben aus einem kompakten Bündel feiner Achsenzylinder mit einzelnen Kernen im Innern oder nur aus Achsenzylindern mit einer kernhaltigen Scheide bestehen.

Ein Hauptpunkt ist die Entwicklung der Ganglien, welche die Nerven der Seitenorgane abgeben. Nach DOHRN, BEARD u. a. sind alle diese Ganglien mit dem Ectoderm der Hautverdickung in Zusammenhang, welche die Sinnesorgane entwickelt und stehen somit auch die Nerven dieser Organe selbst zum Ectoderm in besonderer Beziehung.

Ich dagegen finde, daß das Ectoderm bei der Bildung der betreffenden Ganglien und Nerven ganz unbeteiligt ist, wenn auch die Ganglien und die Epidermisverdickung einander berühren und die Abgrenzung beider nicht immer leicht zu sehen ist.

Ich bin daher mit BALFOUR und HARRISON der Meinung, daß die Nervenfasern der Seitennerven und der andern Sinnesorgane

unmittelbar aus den betreffenden Ganglien stammen in der Weise, wie es HARRISON bei *Amblystoma* beschrieben hat.

Auch die SCHWANNschen Zellen kann ich nur auf die Ganglien zurückführen und sind dieselben somit dem Ectoderm zuzurechnen, insofern als wenigstens die Hauptmasse der Elemente der Ganglien von diesen abstammt.

In betreff der Bildung der Fasern der betreffenden Nerven habe ich keine andern Wahrnehmungen gemacht, als die oben erwähnten. Am schönsten lehren dies die Seitennerven, die wegen ihrer bedeutenden Stärke für eine solche Untersuchung besonders geeignet sind. Hier mache ich außer auf die Plagiostomen besonders auch auf schöne Serien von *Necturus* aufmerksam (s. Fig. 14), die ich der Güte meines Kollegen STÖHR verdanke.

Bei den Plagiostomen kommen nun allerdings viele Fälle vor, in denen eine bestimmte Entscheidung nicht möglich ist und die Nerven wie aus Zellketten zu bestehen scheinen. DOHRN hat von solchen Elementen viele Abbildungen gegeben, von denen ich besonders die Fig. 13 und 14 auf Taf. 17 seiner 17. Studie namhaft mache, die seine Annahme, daß die SCHWANNschen Zellen in ihrem Innern die Achsenzylinder bilden, versinnlichen sollen. Ich kann nur sagen, daß ich an Flächenbildern von solchen Nerven nie Andeutungen von feineren Fäserchen gesehen habe, wohl aber ausnahmslos an allen etwas stärkeren Nerven eine feine Faserung, die meiner Meinung nach nur auf die Achsenzylinder zu beziehen ist. Im übrigen ist hervorzuheben, daß die in Bildung begriffenen Nervenfasern von Amphibienlarven, sowie die Enden von Muskelnerven mit ihren kernhaltigen blassen Fäden genau so aussehen, wie die Plagiostomenfasern, die DOHRN abbildet, und doch ist deren Abstammung von Ganglienzellen keinem Zweifel unterworfen.

## II. Das erste Auftreten der Nervenfasern in den peripheren Nerven und die Schwannschen Zellen.

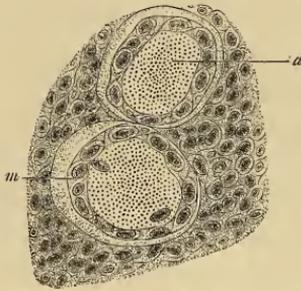
Alle peripheren Nerven, mögen dieselben motorisch oder sensibel sein, treten in erster Linie als nackte Achsenzylinder oder besser gesagt als nackte Protoplasmafortsätze von Nervenzellen auf, welche von einfachen kernhaltigen Hüllen zu feineren oder gröberem Nervenstämmchen zusammengefaßt werden.

Von solchen Nerven habe ich schon vor Jahren Abbildungen gegeben (Grundriß der Entwickl.-Gesch. des Menschen II. Aufl. 1884, Fig. 174 und Gewebelehre VI. Aufl., Bd. I, Fig. 133), die sich auf

die hintere Wurzel eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge beziehen und die ich hier wiederhole (Textfig. 4) (Fig. 113 der Gewebelehre VI. Aufl. Bd. I.)

Ganz ebenso verhalten sich die motorischen vorderen Wurzeln der Spinalnerven und alle Kopfnerven und gebe ich als Belege noch Abbildungen von Querschnitten des Trochlearis eines Rindsembryo von 1,5 cm und eines zweiten von 4,0 cm (Fig. 2 und 3). Der letzte Querschnitt wurde durch 210 Schnitte von  $10 \mu$  Dicke verfolgt und in allen Schnitten in wesentlich gleicher Weise gefunden, d. h. als zellenfreies Bündel von feinen Achsenzylindern mit einer Hülle von kernhaltigem Gewebe.

In der Fig. 4 sieht man vom Quintus des Rindsembryo von 1,5 cm eine größere Zahl Bündel von derselben Beschaffenheit, während die Fig. 5 von einem Hühnchen von 10 Tagen einen schon weiter entwickelten Nerven mit vielen SCHWANNschen Zellen im Innern darstellt.



Textfig. 4.

Zwei Bündel aus dem Querschnitte der hinteren Wurzel eines Nervus spinalis eines menschlichen Embryo von 8,5 mm Länge. *m*, mesodermatische Scheide, *a*, Bündel von Achsenzylindern, von denen das eine schon oberflächlich zwei Kerne enthält. Starke Vergr.

Der Beweis, den diese Querschnitte liefern, daß die embryonalen Nervenfasern als einfache Achsenzylinder von Nervenzellen entstehen und nicht durch Auswachsen von Zellenreihen sich bilden, wird noch bestimmter gemacht durch die folgenden Bilder, die solche Nerven in Längsschnitten darstellen.

So zeigen die Fig. 6 und 7 austretende vordere Wurzeln eines 1,5 cm langen Rindsembryo, die erst außerhalb des Rückenmarks kernhaltige Hüllen bekommen, im Innern dagegen keine einzige SCHWANNsche Zelle enthalten.

Fig. 9 zeigt von einem Hühnchen von 15 Tagen die Ursprünge der Achsenzylinder von den Zellen des motorischen Kernes, die, solange sie im Marke verlaufen, keine andern Begleitzellen besitzen als Gliazellen, an die Außenseite des Markes getreten, dagegen sofort an ihrer Oberfläche und im Innern von Zellen begleitet werden. Fig. 8 stellt von einem Hühnchen von 10 Tagen im Innern des Markes die nackten Achsenzylinder einer sensiblen Wurzel dar und außerhalb desselben den Stamm der Wurzel von zahlreichen Zellen durchsetzt, die zum Teil SCHWANNsche Zellen sind. Fig. 10 zeigt von einem Hühnchen von 4 Tagen die motorische

Wurzel als starkes Faserbündel von einem Rückenmark abgehend, das noch keine weiße Substanz besitzt. Nahe am Marke zeigt diese Wurzel drei oder vier Kernreihen, die wie in Lücken der Nervenfasern liegen, im weiteren Verlaufe immer spärlicher werden und endlich fast ganz verschwinden.

Fig. 11 gibt einen longitudinalen Frontalschnitt einer motorischen Wurzel eines Schafembryo von 16 mm, an dem das Heraustreten von vier Bündeln motorischer Achsenzylinder aus dem Marke zu sehen ist, an welche Bündel dann im weiteren Verlaufe Zellen als Umhüllungen sich anschließen. Von demselben Embryo stammt auch der Querschnitt Fig. 12, der bei kleiner Vergrößerung die motorische Wurzel sehr zellenarm und im weiteren Verlaufe zellenfrei zeigt, was namentlich von den letzten Ausläufern der Spinalnerven in der Gegend der in der ersten Anlage begriffenen vorderen Extremität gilt. Fig. 13 zeigt die Entwicklung einer motorischen Wurzel von einem Schafembryo von 6 mm Länge, an der sehr deutlich sechs oder sieben aus dem Marke austretende Nervenfasern zu erkennen sind, die in der Nähe ihrer Austrittsstelle in einen Zellenhaufen sich verlieren und als einzelne Elemente nicht weiter zu verfolgen sind.

Fig. 14 endlich gibt einen schönen Fall von einer zellenfreien motorischen Wurzel von *Necturus* mit anliegendem Ganglion spinale und einer kernhaltigen Hülle um das Nervenstämmchen.

Aus allen angeführten Beobachtungen erschließe ich mit Bestimmtheit, daß die motorischen Nervenfasern von gewissen Zellen des Markes abstammen und ohne weitere Beteiligung von Zellen, abgesehen von denen, die als Scheiden auftreten, zur Peripherie wachsen. Ich halte daher den Ausspruch von BETHE (Anatomie und Physiologie des Nervensystems, Leipzig 1903 S. 139), »daß, ehe sich eine Spur von Nervenfasern beim Hühnchen zeigt, der Ort, an dem später der Nerv entsteht, durch Zellketten vorgezeichnet ist«, für unbegründet und die gesammte Schilderung dieses Autors über die Entwicklung der Nervenfasern im Innern der SCHWANNschen Zellen, die als Nervenzellen bezeichnet werden, als durch Tatsachen widerlegt.

In neuester Zeit sind nun zu den Beobachtungen von HARRISON noch Beobachtungen von H. V. NEAL<sup>1</sup> und von KERR dazugekommen.

<sup>1</sup> H. V. NEAL, The development of the ventral nerves of Selachii. I. Spinal ventral nerves in MARK, Anniversary Volume. Art. XV, p. 292—293. Pl. XXII—XXIV 1903. Siehe auch eine frühere Arbeit dieses Forschers. The segmentation of the nervous System in *Acanthias* in Bulletin of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College. Vol. XXXI. Nr. 7. p. 147—290. 4 Pl.

Die Beobachtungen von NEAL beziehen sich auf Embryonen von *Squalus acanthias* und stellt derselbe folgende Sätze auf: Das Mark von *Acanthias* besteht beim Verschuß desselben ganz und gar aus gleichartigen epithelartigen Zellen und lassen sich keine Neuroblasten und Spongioblasten im Sinne von HIS unterscheiden. Von diesen Zellen entwickeln sich nur gewisse zu Neuroblasten und rücken gegen die ventrale Oberfläche des Markes, indem sie zugleich birnförmig werden und in Neuraxonen auslaufen.

Diese Neuraxonen sind anfänglich ganz selbständig und ohne Bekleidung von Kernen und Zellen und so bleiben dieselben im ganzen weiteren Verlaufe ihrer Entwicklung.

Davon daß die später die Neuraxonen umgebenden Zellen, die sehr früh auftreten, an der Bildung der Nervenfasern teilnehmen, oder solche in sich erzeugen, ist nie eine Spur wahrzunehmen und ist NEAL zur Überzeugung gelangt, daß die Achsenzylinder einzig und allein aus den birnförmigen Neuroblasten des Markes entstehen, wie dies seine schönen Figuren, besonders die auf Tafel XXXIII voll beweisen.

Was nun die junge Nervenfaserbündel einschneidenden Zellen betrifft, so ist NEAL der Ansicht, daß dieselben aus dem Mark ausgewanderte Elemente darstellen und somit ectodermaler Natur sind, doch glaubt er nicht, daß alle Scheidenzellen der motorischen Nerven eine solche Bedeutung haben, vielmehr ist er der Meinung, daß später Mesodermzellen sich denselben beigesellen.

So weit NEAL, der schon in seiner früheren Arbeit vom Jahre 1898 wesentlich zu demselben Resultate gekommen war.

Die Beobachtungen von J. GRAHAM KERR<sup>1</sup>, Prof. der Zoologie in Glasgow, weisen sehr bestimmt die Entstehung der Fasern der motorischen Wurzeln ohne irgend eine Beteiligung von SCHWANNschen Zellen bei *Lepidosiren* nach. Wie die jungen Nerven, die an den Myotomen verbreitet enden und von Anfang an in ihrer ganzen Länge auftreten, entstehen, läßt KERR unentschieden, dagegen glaubt er mit Sicherheit die SCHWANNschen Zellen von Mesodermzellen ableiten zu können, die bei jungen Embryonen nach und nach zwischen die Myotome und das Mark sich hineinschieben und die ganz kernlosen Nervenstämmchen umgeben. Beziehungen der motorischen Fasern

<sup>1</sup> On some points in the early Development of motor nerve-trunks and myotomes in *Lepidosiren paradoxa* in Transactions of the Royal Society of Edinburgh. Vol. XLI. P. I. No. 7. 1904.

zu Rückenmarkszellen beschreibt KERR nicht, wenn man jedoch seine Fig. 8 ansieht, in welcher ein Nerv mit mindestens vier dicken Protoplasmafortsätzen aus dem Rückenmark heraustritt und wie mit langgestreckten Zellen desselben zusammenhängt, so kann man nicht zweifeln, daß auch hier jede protoplasmatische Nervenfasern aus einer Zelle abstammt, und von einer solchen aus sich weiter entwickelt.

### III. Das erste Auftreten der Nervenfasern im Rückenmark und Gehirn.

Daß in den großen Zentralorganen die Nervenfasern ohne Ausnahme bei ihrem ersten Auftreten keinerlei Kerne oder Begleitzellen besitzen, ist eine allen Embryologen wohlbekannt, jedoch nicht von allen hinreichend gewürdigte Tatsache.

Im Rückenmark werden alle Teile der Stränge oder der weißen Substanz bei ihrem ersten Erscheinen einzig und allein von zarten blassen Fäserchen gebildet, die nichts anderes als Achsenzylinder der späteren markhaltigen Nervenfasern sind. Zu diesen gesellen sich dann früher oder später Gliazellen, die anfänglich ganz vereinzelt auftreten und erst nach und nach so an Menge zunehmen, daß dieselben schließlich durch die ganze weiße Substanz gleichmäßig verbreitet erscheinen.

Diese Gliazellen haben mit der Entwicklung der Nervenfasern nichts zu tun und stammen einfach aus der grauen Substanz, aus welcher sie in die dieselbe überlagernde weiße Substanz hineinwachsen.

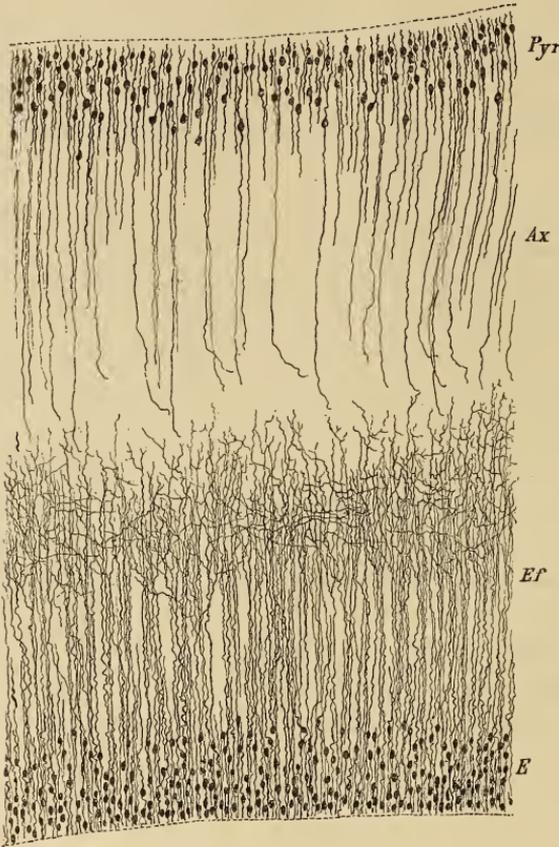
Zwei gute Beispiele der Art geben die Fig. 7 u. 9 von einem Hühnchen von 10 und einem von 15 Tagen, von denen die eine ein Mark ohne Gliazellen, einzig und allein aus Nervenfasern bzw. Achsenzylindern gebildet darstellt, die andere ein Mark, in welchem bereits Gliazellen sich finden.

Im Gehirn sind die Verhältnisse im wesentlichen dieselben und tritt überall die weiße Substanz in Gestalt feinsten, kern- und zellenloser Achsenzylinder auf. Hier wie dort ist es überall eine einzige Nervenzelle, welche einer solchen primitiven Nervenfasern den Ursprung gibt und ist keine Tatsache bekannt, welche Beziehungen von Nervenfasern zu mehreren Zellen bewiese (Textfig. 5 u. 6).

Wenn später Gliazellen in die Bündel der Hirnfasern hineinwachsen, so bilden sich, ebenso wie beim Mark, Verhältnisse aus, die in gewisser Beziehung an die SCHWANNschen Scheiden der

peripheren Nerven erinnern, ohne jedoch denselben gleichgestellt werden zu können, da im Zentralorgan nirgends die Glia zu Hüllen der einzelnen Nervenfasern sich entwickelt.

Mit Rücksicht auf die eben besprochenen Verhältnisse verweise



Textfig. 5.

Senkrechter Schnitt durch die Wand des großen Gehirns eines Fötus von 4 Monaten und 25 Tagen. Gez. bei Syst. IV, Ocular III, k. Tub. *E*, Ependymzellen in mehrfachen Lagen und Ependymfasern *Ef* nur bis etwas über die Hälfte der Hirnwand sich erstreckend; *Pyr*, Pyramidenzellen mit Axonen *Ax* und Dendriten in erster Entwicklung.

ich nun noch auf die vor kurzem erschienene letzte schöne Arbeit von His (die Entwicklung des menschlichen Gehirns während der ersten Monate, Leipzig 1904), die in weiterer Ausführung des von mir Behandelten zu denselben Ergebnissen gelangt, und wie schon im Jahre 1886 sich zu dem Satze bekennt, daß eine jede Nervenfasern aus einer einzigen Zelle als Ausläufer hervorgeht.

Über die feineren Beziehungen der embryonalen Nervenzellen zu den Nervenfasern haben schon vor Jahren die Untersuchungen von His (Abh. der sächs. Akademie Bd. XV, 1889) für das Rückenmark gelehrt, daß diese Elemente, die His Neuroblasten be-

nannte, in erster Linie eine birnförmige Gestalt annehmen und mit ihrem spitzen Ende in den Achsenzylinder übergehen. Erst in zweiter Linie und nachdem die Axonen schon eine größere Länge erreicht haben, beim Menschen gegen Ende des zweiten Monats, sprossen an dem entgegengesetzten Ende der Neuroblasten die Dendriten als anfangs kleine Auswüchse hervor, Beobachtungen, die auch von

RAMÓN, LENHOSSÉK und RETZIUS zum Teil vor His gemacht wurden.

Was das Gehirn anlangt, so liegen in dieser Beziehung Beobachtungen von RETZIUS und mir vor, die lehren, daß auch hier dieselben Bildungsgesetze walten. So zeigt die Textfig. 5 junge Nervenzellen des Großhirns eines menschlichen Fötus von 4 Monaten und 25 Tagen, bei denen die spindelförmigen Zellkörper schon längere Axonen, aber ganz kurze, unentwickelte Dendriten besitzen. In Textfig. 6 ist aus dem Gehirn eines Embryo von 7 Monaten schon die weitere Entwicklung deutlich zu erkennen. Neben Zellen mit eben sich anlegenden einfachen kurzen Dendriten finden sich hier auch andre, in denen dieselben schon länger und zum Teil sehr lang sind, Verästelungen besitzen und in der Mehrzahl an den Zellkörpern vorkommen. Die Axonen sind zum Teil auch länger, doch sind immer noch welche mit freien Enden vorhanden und an keinem derselben ein Kern wahrzunehmen. Unentwickelte Dendriten zeigen auch in



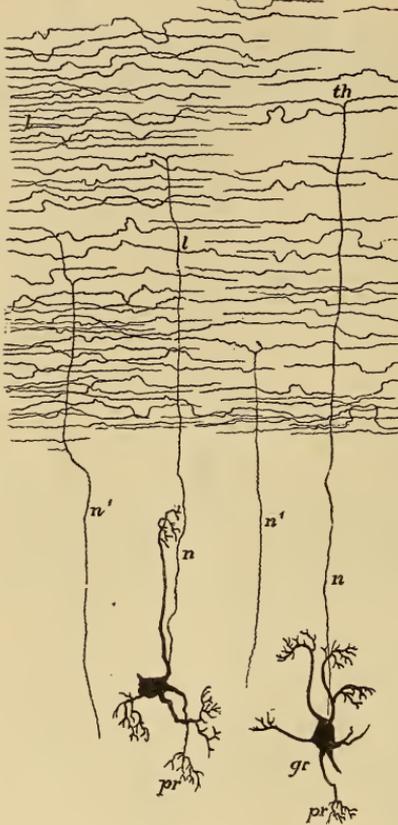
Textfig. 6.

Junge Pyramidenzellen aus dem Gehirn eines 23 cm langen menschlichen Embryo des 7. Monats, stark vergrößert. *a*, Zellen ohne Basaldendriten, *b*, Zellen mit den ersten Andeutungen solcher, *c*, Zelle mit gut entwickelten solchen, *Str.z*, Stratum zonale.

noch welche mit freien Enden vorhanden und an keinem derselben ein Kern wahrzunehmen. Unentwickelte Dendriten zeigen auch in

der VI. Aufl. meiner Gewebelehre die Fig. 726 vom Großhirn einer jungen Katze und Fig. 533 von den PURKINJESCHEN Zellen des Cerebellum desselben Geschöpfes.

Noch bestimmter als bei den genannten Zellen I. Ordnung tritt



Textfig. 7.

Zwei Körnerzellen *gr*, der rostfarbenen Lage des Cerebellum der Katze, senkrechter Longitudinalschnitt. *n*, Nervöser Fortsatz; *pr*, Dendriten; *th*, Theilungen der nervösen Fortsätze in der Molecularschicht und Übergang derselben in je zwei longitudinale Fäserchen *l*; *n'*, nervöse Fortsätze, deren Zellen nicht getroffen sind (GOLGI, starke Vergr.).

die Tatsache, daß die Achsenzylinder aus den Nervenzellen hervorsprossen und daß keine andern Zellen oder Kerne an deren Bildung sich beteiligen, zutage bei den GOLGISCHEN Zellen II. Ordnung. Bei diesen stellen die Nervenfasern, wie die früher gegebenen Textfiguren 2 und 3 lehren, Achsenzylinder dar, die zwar reich verästelt sind, aber keine größere Länge besitzen, vielmehr fast ohne Ausnahme eine beschränkte Verbreitung darbieten. Die längsten und auffallendsten solcher Neuraxonen sind einmal diejenigen der kleinen Körnerzellen des Cerebellum, die in gewisser Weise auch lose Bündel bilden, indem dieselben zu einer besonderen Lage der grauen Rindenschicht zusammentreten und Beziehungen zu den Dendriten der PURKINJESCHEN Zellen anzunehmen scheinen, Textfig. 7.

Zweitens lassen sich auch die Körnerzellen der Fascia dentata der Ammonshörner mit ihren Axonen, den sog. Moosfasern, als längere Axonen von GOLGIZellen

II. Ordnung bezeichnen. Auffallenderweise besitzen die genannten beiden Arten von Axonen kein Nervenmark, während ein solches, soviel mir bekannt ist, bei allen andern Nervenfasern GOLGISCHER Zellen II. Ordnung sich vorfindet.

Beim Gehirn kommt nun noch etwas dazu, was von besonderer Wichtigkeit ist, nämlich das Auftreten von mächtigen Bündeln

weißer Substanz, die ohne irgend eine Beimengung von fremden Bestandteilen, wie Gliazellen und anfänglich auch von Gefäßen, sich entwickeln und nach bestimmten Richtungen weiter wachsen.

Als eine solche Stelle habe ich schon vor langer Zeit in der II. Auflage meiner Entwicklungsgeschichte, Fig. 321 und 322, und Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. II, Fig. 813, die Ausstrahlung der Hirnstiele in das große Gehirn bezeichnet, von der ich auch hier zwei Bilder gebe, Fig. 25 und 26, eines bei geringer und eines bei starker Vergrößerung, beide von einem Embryo von 4 cm. Die letztere zeigt die Achsenzylinder dieser Faserung ohne jede Beimengung von Gliazellen, die nur in den Zwischenräumen der größeren Bündel vorkommen.

Zugleich lehrt die Fig. 25 bei kleiner Vergrößerung auch eine nicht unwichtige Tatsache, daß nämlich diese Bündel mit geschlossenen Enden vorwachsen in ähnlicher Weise, wie dies REMAK seinerzeit von dem Einwachsen der Nerven in die sich entwickelnde vordere Extremität des Hühnchens dargestellt hat.

Solche kompakte Bündel von Achsenzylindern finde ich außer an der angegebenen Stelle noch an vielen Orten im Gehirn, am schönsten an den einstrahlenden Wurzeln des Acusticus, Trigemini und Vagus und lehren alle diese Stellen, daß die weiße Substanz anfänglich einzig und allein aus nackten Achsenzylindern besteht, die von gewissen Zellen und Zellengruppen ausgehen und somit keineswegs als Derivate von Zellenreihen bezeichnet werden können, da ja nicht einmal jeder Achsenzylinder als mit zwei Zellen in Verbindung stehend gedacht werden kann.

Am schönsten habe ich dies verfolgt beim Acusticus von Rinds-embryonen von 15 mm (Fig. 21, 22, 23). Bei diesen entsendet das Ganglion acustici Bündel feinsten Achsenzylinder, die keine Spur von Zellen im Innern enthalten, wohl aber von einer kernhaltigen Hülle umgeben sind. Sobald nun diese Bündel am Hinterhirn angelangt sind, verlieren dieselben ihre Hülle und treten als nackte kompakte Bildungen in das Gehirn ein. Hier durchlaufen dieselben ein Bündel neben dem andern die ganze graue Substanz, bis sie in die Nähe der innern dicken Ependymlage angelangt, ihren Verlauf ändern und in nicht weiter zu verfolgende einzelne Fäserchen auslaufen.

Auf diesem ganzen Verlaufe enthalten die Acusticusbündel keine einzige Zelle, keinen Kern und bestehen einzig und allein aus feinsten Axonen und einem dieselben umgebenden Plasma, während zwischen den Bündeln viele Kerne, bzw. Zellen und längs und quer getroffene Achsenzylinder sichtbar sind.

Die Tatsache, daß im Gehirn und Mark einfache Zellenausläufer die weiße Substanz bilden und in keiner Weise eine Beteiligung von vielen Neuroblasten an der Bildung der Nervenfasern nachzuweisen ist, erweist sich natürlich für meinen Kollegen und Gegner in der Auffassung des feinsten Baues des Nervensystems, Prof. O. SCHULTZE, als ein großer Hemmschuh seiner Annahme einer pluricellularen Entstehung aller Nerven-elemente. Zwar versucht er durch die Annahme, daß es sich bei den langen zentralen Fasern »um teilweises auffälliges Sichtbarwerden von einem entwickelten, ursprünglich epithelialen, intercellularen System zwischen den die Ausläufer entsendenden und entfernteren Zellen handle« seine Hypothese zu retten, vergißt jedoch, daß bis jetzt bei keiner zentralen Faser zweierlei Zellen nachgewiesen sind, je eine Anfangszelle und eine Endzelle, vielmehr bei sensiblen und motorischen Fasern nur einmal Endzellen, das andre Mal Ursprungszellen bekannt sind. Ferner hat SCHULTZE die Zellen II. Ordnung mit ihren kurzen Achsenzylindern, bei deren Bildung an eine Beteiligung anderer Zellen auch nicht von ferne zu denken ist, ganz aus dem Auge gelassen.

Somit bietet die Entwicklung der zentralen Fasern einen vollgültigen und vielleicht den besten Beweis der Lehre von der Unicellularität der Neuronen.

Anmerkung. Ich will hier noch zwei in diesem Jahre soeben erschienene Arbeiten von CARLO BESTA und R. VARELA DE LA IGLESIA kurz erwähnen. CARLO BESTA (*Rivista sperimentale di Freniatria*. Vol. XXX. 1904. Part I und Part II—III) behauptet, daß bei der Entwicklung des Markes die bipolaren Nervenzellen alle ein zusammenhängendes Netzwerk bilden! Ich halte es nicht für nötig, auf solche Auseinandersetzungen näher einzugehen, da dieselben gut beglaubigten Tatsachen direkt widersprechen und der Autor mit seinen meisten Abbildungen nur das lehrt, was er zu widerlegen sucht, nämlich das Vorkommen der birnförmigen Neuroblasten von HIS.

Was die Abhandlung von R. VARELA DE LA IGLESIA (*Contribución al Estudio de la médula espinal*, Madrid 1904, 50 S. französischen und spanischen Textes und 22 Tafeln in Phototypie) betrifft, so spricht sich dieselbe von vornherein ihr Urteil durch die Annahme, daß alle im Marke vorkommenden Elemente ohne Ausnahme, Nervenzellen, Gliazellen, Axonen und Dendriten ein zusammenhängendes Netzwerk bilden, das sowohl die graue als auch die weiße Substanz durchziehe! Beim Durchgehen dieser Arbeit kann man nur bedauern, daß soviel Fleiß und Mühe an ein solches Phantom gewendet wurde. Ich möchte dem Verfasser empfehlen bei weiteren Studien von dem Satze auszugehen, daß jedenfalls im Nervensysteme ein doppeltes Gebiet sich findet, ein unwichtiges gerüstbildendes und ein bedeutungsvolles, eigentlich wirkendes, tätiges, welche in erster Linie bei allen anatomischen Studien auseinander zu halten sind. Manche Bilder von VARELA, wie z. B. seine

Taf. IX, scheinen zu beweisen, daß derselbe auch Richtiges gesehen hat, und ihm vielleicht die Möglichkeit offen steht, zu besseren Resultaten zu gelangen, als bisher.

#### IV. Das Auftreten der Scheiden der peripheren Nervenzellen.

Die Zellen, die die umhüllenden Kapseln der Ganglienzellen bilden, haben ganz und gar die Bedeutung der Elemente, die die SCHWANNschen Zellen der Nervenfasern darstellen. Dies läßt sich am leichtesten an den großen Ganglien des Vagus und Trigeminus nachweisen, in denen Ganglienzellenansammlungen neben starken Nervenbündeln vorkommen; ich verweise in dieser Beziehung auf die Fig. 17, 18 und 19. In den ersten beiden sieht man aus reinen Achsenzylindern bestehende Nervenbündel mit einfacher kernhaltiger Hülle und dicht beisammenliegende Gruppen von Nervenzellen ohne Spur einer Andeutung ihrer Zellhüllen. Anders in der Fig. 19. Hier finden sich von der Hülle des ganzen Ganglions aus eine größere oder geringere Zahl von Zellen zwischen die Ganglienzellen hineingewuchert und bilden solche deutliche Anfänge der Scheiden derselben, die auch in den Nervenstämmen als Andeutungen von SCHWANNschen Scheiden zu erkennen sind.

Diese Vorgänge treten nun offenbar nicht in allen Ganglien zu derselben Zeit auf und lehrt die Fig. 20, daß die Spinalganglien den sympathischen Ganglien vorgehen, indem hier in dem letzteren noch keine Spur von einwachsenden Zellen wahrzunehmen ist, während in Ganglion spinale das Einwachsen schon begonnen hat.

Selbstverständlich gehören die Zellen der SCHWANNschen Scheiden der Nervenfasern und die Elemente der Ganglienzellenkapseln in dieselbe Kategorie und stellen wesentlich gleichbedeutende Elemente dar, welche ich nach meinen neuesten Auffassungen alle als ektodermatische bezeichnen muß.

Auf die merkwürdigen Darlegungen, die DOHRN von diesen Verhältnissen gibt, kann hier nicht weiter eingegangen werden, da mit denselben die mit aller nur möglichen Bestimmtheit nachgewiesene Entwicklung der Nervenfasern aus den Ganglienzellen ganz unvereinbar ist.

#### V. Endigungen der Nervenfasern in der Peripherie.

Bei diesen Elementen ist es schwerer zu bestimmen, wie dieselben sich bilden und hat mein Kollege OSKAR SCHULTZE in seinem, vor dem meinen gehaltenen Vortrage vor der Anatomerversammlung in

Jena die Ansicht verteidigt, daß die sensiblen Nervenendigungen aus Zellennetzen hervorgehen. Ich konnte dem nicht beistimmen und bin der Meinung, daß auch hier dieselben Gesetze walten, wie bei den zentralen Fasern, daß nämlich jede motorische Faserverästelung und ebenso die sensiblen Endigungen auf einzellige Bildungen zurückzuführen sind.

Ich fasse die Endigungen der beiderlei Nervenfasern auf, wie folgt. Wenn man davon ausgeht, daß eine motorische Faser als Protoplasmafortsatz einer zentralen Ganglienzelle sich entwickelt, als solcher aus dem zentralen Nervensysteme austritt und erst jetzt eine kernhaltige Hülle erhält, so ist, wenigstens für die Stämme bewiesen, daß ihre Elemente ohne die Beteiligung von andern Zellen sich bilden, da solche Stämmchen erst später Nervenfasern mit SCHWANNschen Scheiden entwickeln.

Alle peripheren markhaltigen Fasern besitzen eine SCHWANNsche Scheide, die aus kernhaltigen Zellen besteht. Diese Scheide begleitet nun die Nervenfasern nicht nur so weit als dieselben Nervenmark besitzen, sondern auch deren blasse Fortsetzungen, ist jedoch an diesen später nicht mehr als gesonderte Bildung zu erkennen. So kommt es, daß die letzten Enden der motorischen und sensiblen Nerven ausbreitungen nichts als blasse mit Kernen besetzte Fäden zu sein scheinen.

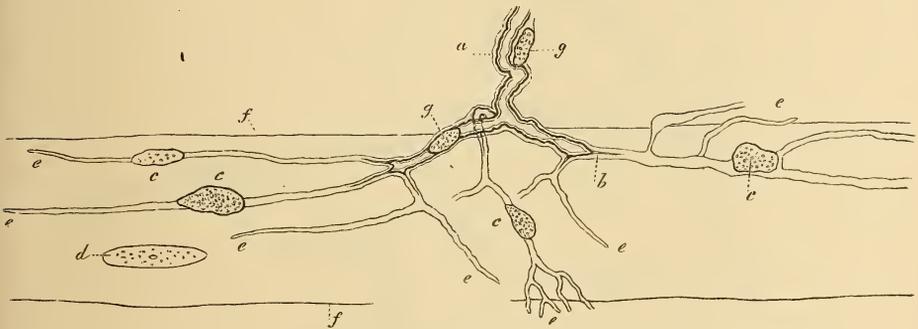
Zum besonderen Verständnisse verweise ich auf folgende, von mir vor langer Zeit gegebene bildliche Darstellungen. In dieser Zeitschrift habe ich in Bd. XII 1862 auf Taf. XIII die Enden der Muskelnerven des Frosches dargestellt, von welchen ich die Fig. 3 aus meiner Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. I, als Textfigur 8 hier wiedergebe.

In dieser Figur bekleidet die kernhaltige SCHWANNsche Scheide nicht nur die markhaltigen Röhren, sondern geht auch auf die blassen Endigungen derselben über, die auf den ersten Blick nichts als kernhaltige blasse Fasern zu sein scheinen.

Bei genauerem Zusehen gewahrt man jedoch, daß an vielen Stellen das Nervenmark scheinbar in blasse Fäden ausläuft (*b*), neben welchen die Fortsetzung der SCHWANNschen Scheide deutlich als Hülle erscheint (l. c. Fig. 2, 3, 4, 5, 6) und auch Kerne besitzt. Diese Fäden nun fließen im weiteren Verlaufe mit der SCHWANNschen Scheide zu blassen Fasern zusammen, welchen auch ferner noch Kerne zukommen, und diese Bildungen sind es, welche O. SCHULTZE für besondere Zellen hält und sie als Bildungszellen der Nervenfasern

betrachtet, während dieselben Nervenfasernenden mit Hüllen von SCHWANN'Schen Zellen darstellen.

Genau in derselben Weise verhalten sich auch in allem wesentlichen die sensiblen Nervenenden der Amphibienlarvenschwänze (l. c. Taf. XV und Studien an Batrachierlarven, diese Zeitschrift, Bd. XLIII, 1885). Bei ihrem ersten Auftreten stellen dieselben, wie HENSEN und ich selbst nachgewiesen haben, nichts als kernlose, mäßig verästelte, nackte Achsenzylinder dar, die mit unmeßbaren feinen Fäserchen frei auslaufen. Nach und nach treten dann an diesen Elementen Kerne auf, die von den Stämmen beginnend, allmählich gegen die Peripherie vorrücken. In



Textfig. 8.

Endverästelung einer dunkelrandigen Nervenfasern aus dem Hautmuskel der Brust des Frosches. Starke Vergr. *a*, Scheide der blassen Nervenröhre bei *b* auf die blassen Endfasern übergehend. *b*, Fortsetzung des Nervenröhreninhaltes (vorzüglich der Achsenzylinder) in die blassen Endfasern. *c*, Kerne dieser Fasern. *d*, Ein Kern der Muskelfaser *ff*, auf welcher die Verästelung der Endfasern aufliegt. *eeee*, Enden der blassen Endfasern. An den andern Stellen wurde ein deutliches Ende der Fasern nicht gesehen. *g*, Kerne der Scheide der dunkelrandigen Nervenröhre.

einem gewissen Stadium werden nun die Verästelungen dieser Fasern sehr zahlreich, zugleich vermehren sich die Kerne und treten Anastomosen auf, so daß die Endigungen einem Netzwerk von sternförmigen Zellen mit vielen freien Endigungen gleichen. Solche Netze betrachtet nun O. SCHULTZE als ursprüngliche Bildungen, übersieht jedoch hierbei, daß jedem scheinbaren Zellennetze eine kernarme und anfänglich ganz kernlose einfache Verästelung feinsten Achsenzylinder vorausgeht.

Es kann daher nicht bezweifelt werden, daß nicht die scheinbaren Zellennetze das Primitive sind, sondern die kernlosen, fein auslaufenden Fäden. Daß die Nerven des Amphibienlarvenschwanzes alle in solcher Weise aus dem Rückenmark, bzw. aus den Ganglien hervorzurufen, wird auch noch in späteren Stadien, wenn die Nerven

schon markhaltig zu werden beginnen, durch von mir und ROUGET angestellte Beobachtungen erwiesen.

Solche Nerven bestehen, wie die aus der oben zitierten Abhandlung entnommene Textfig. 9 lehrt, aus kurzen RANVIERSchen Gliedern, jedes mit einem Kern und seiner Scheide, welche Glieder schließlich in marklose kernhaltige blasse Fasern auslaufen. An solchen jungen markhaltigen Fasern sind nun sehr bemerkenswert viele Stellen, an denen von den RANVIERSchen Einschnürungen aus feine blasse Ausläufer ausgehen, die, wie die ursprünglichen Nervenenden, nach kürzerem oder längerem Verlaufe einfach oder geteilt frei enden.



Textfig. 9.

Eine Nervenfasern aus der Schwanzflosse einer Kaulquappe, in der die Markbildung bereits begonnen hat und markhaltige *s* und marklose Fasern *b* aneinanderstoßen; *s'*, Segmente mit Mark, die den Kern der SCHWANN'Schen Scheide meist deutlich, doch nicht immer in der Mitte zeigen; *s*, Segmente, deren Markscheide kaum länger ist, als der Kern der SCHWANN'Schen Scheide; *f*, feinste blasse Endigungen (nackte Achsenzylinder) die von den RANVIERSchen Einschnürungen der andern Fasern ausgehen.

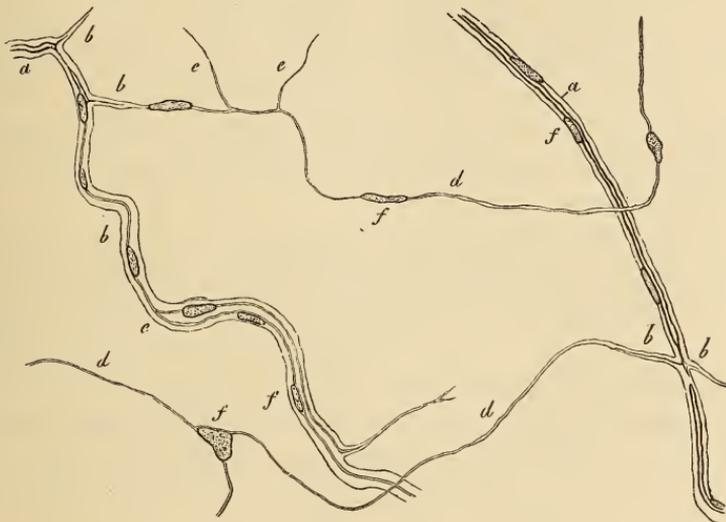
An solchen Ausläufern können dann in zweiter Linie SCHWANN'Sche Zellen auftreten und dieselben (siehe ROUGET, Archiv. de Physiologie 1875, Tom. XXXIII) zu langen kernhaltigen Fasern sich gestalten (Textfig. 10).

Diese Tatsachen beweisen besser als vieles andre, daß bei Amphibienlarven die sensiblen Nervenfasern ohne Beteiligung peripherer Zellen durch eignes selbständiges Wachstum sich bilden und auswachsen.

Ich bin daher der Meinung, daß bei den Amphibienlarven auch die sensiblen Fasern nicht aus peripheren Zellennetzen sich entwickeln, wie O. SCHULTZE annimmt, sondern alle ohne Ausnahme durch ein

allmähliches Hervorsprossen aus den Ganglien als ursprünglich einfache Fasern hervorgehen.

Seit dieses geschrieben wurde, ist nun auch eine neue Mitteilung von HARRISON erschienen (Bulletin des VI. internationalen Kongresses in Bern 1904, Nr. 6, und Neue Versuche und Beobachtungen über die Entwicklung des peripheren Nervensystems der Wirbeltiere, in Sitzungsber. der niederrhein. Ges. für Natur- und Heilkunde in Bonn 1904, Sitz. vom 11. Juli 1904), welche noch bestimmter, als ich es vermochte, für die unabhängig von andern Elementen vor sich gehende



Textfig. 10.

Ein Teil der Verästelung sensibler Fasern aus dem Hautmuskel der Brust des Frosches, Linse VII, Ocul. I von HARTNACK. *a a*, dunkelrandige Fasern mit abstehernder zarter Scheide und Kernen *f* innerhalb derselben; *b b b*, blasse Fasern, die teils Fortsetzungen der dunkelrandigen Fasern sind, teils seitlich von denselben abgehen, die alle noch eine Scheide und einen blassen Inhalt (Achsenzylinder) besitzen. Bei *c* teilt sich der Achsenzylinder einer solchen Faser; *d d d*, marklose Endfasern mit Kernen *f*, an denen keine Scheide mehr zu erkennen ist und mit Teilungen.

Entwicklung der Nervenfasern von Ganglienzellen bei niederen Wirbeltieren sich ausspricht.

HARRISON hat an Embryonen von *Rana esculenta* von 2,7—3,0 mm Länge die dorsale Hälfte des Rückenmarks samt der Ganglienleiste entfernt. Nach verschiedenen langen Zwischenräumen bis zu 8 Tagen wurden die operierten Tiere getötet und an Quer- und Längsschnitten mikroskopisch untersucht. Die hierbei erhaltenen Ergebnisse, zu denen noch Beobachtungen an Tritonen dazu kommen, faßt HARRISON in folgenden Sätzen zusammen:

»1) Die Achsenzylinder der motorischen Nerven entwickeln sich

in normaler Weise auch bei Froschembryonen, bei welchen das Auftreten der SCHWANNschen Zellen durch das frühzeitige Herausschneiden der Ganglienleiste verhindert worden ist. Die Nerven bestehen in solchen Fällen aus nackten Fasern, die sich als solche bis in den ventralen Teil der Rumpf- und Schwanzmuskulatur verfolgen lassen.

2) Die sensiblen Nerven des Schwanzes bestehen bei Tritonlarven zunächst aus nackten, verzweigten Fasern, die von ihrem Ursprunge von den Hinterzellen und den Spinalganglienzellen bis zu ihrer Endigung keine SCHWANNschen Zellen aufweisen. Letztere treten hier erst auf, nachdem die Faser gebildet ist und rücken allmählich von dem Zentrum nach der Peripherie vor, wie aus dem Vergleiche verschiedener Stadien und auch aus direkter Beobachtung an den Flossen lebender Larven ersichtlich ist.

Bei dem Froschembryo treten die Zellen verhältnismäßig früh in den Flossennerven auf, so daß nur die peripheren Enden dieser Nerven frei bleiben.

3) Die ROHON-BEARDSchen Hinterzellen des Froschembryo entsenden frühzeitig Protoplasmafortsätze, die sich allmählich unter der Haut zu Nervenfasern ausdehnen. Das Ende der sich bildenden Nervenfasern besteht in einer Verdickung mit feinen, verästelten, pseudopodienartigen Fortsätzen. Die Nervenfasern sind zunächst einfach, später verzweigen sie sich und schließlich stoßen die Verzweigungen benachbarter Zellen zusammen, um einen Plexus zu bilden. Von Anfang bis Ende sind an diesen Nerven keine SCHWANNschen Zellen vorhanden.

Aus dem Obigen geht mit Sicherheit hervor, daß bei den Amphibien die Nervenfasern lediglich aus den Ganglienzellen hervordachsen. Es ist gänzlich ausgeschlossen, daß die SCHWANNschen Zellen etwas mit der Genese der Achsenzylinder und den peripheren Endverzweigungen derselben zu tun haben.«

Soweit HARRISON.

Über die Herkunft der SCHWANNschen Zellen herrschten bis jetzt zweierlei Ansichten. Die einen, zu denen auch ich gehörte, betrachteten dieselben als mesodermatische Bildungen, die andern, wie DOHRN, FRORIEP, HARRISON u. a., faßten sie als ektodermatische Elemente auf. Eine genaue Überlegung und neue Beobachtungen veranlassen mich nun mit Bezug auf die sensiblen Fasern entschieden für eine ektodermatische Herkunft dieser Elemente mich auszusprechen, indem es keinem Zweifel unterliegen kann, daß dieselben von den Spinal- und Kopfganglien abstammen.

Ist dem so, so wird es in hohem Grade wahrscheinlich, daß diese Elemente überall ektodermatische Bildungen sind, in welchem Falle für diejenigen der motorischen Fasern verschiedene Möglichkeiten sich ergeben.

Entweder könnten dieselben unmittelbar aus dem Rückenmark und Gehirn abstammen, wie DOHRN und NEAL meinen, oder aus den Spinalganglien und der Ganglienleiste, wie HARRISON annimmt. Bei den oben erwähnten operierten Froschlarven fanden sich in gewissen Gegenden des Körpers, namentlich im Schwanze, Spuren von Spinalganglien. Offenbar war hier die Ganglienleiste nicht vollständig entfernt worden. In diesen Fällen fanden sich einige SCHWANNsche Zellen an den sensiblen Nerven, aber ausschließlich an Nerven in der Nähe der Ganglienspuren.

Sonst sind die sensiblen Nerven frei von Zellen. Bei Tritonlarven von 10 mm Länge findet sich nach HARRISON in der Schwanzflosse ein Nervenplexus, in dem die SCHWANNschen Zellen vollständig fehlen.

Die betreffenden Nerven sind nackte Fäden, die sich vielfach verzweigen und bis zum Flossenrande sich erstrecken. Diese Nerven stammen aus den Spinalganglien und den ROHON-BEARDSchen Hinterzellen.

Später treten dann die SCHWANNschen Zellen allmählich auf. Bei einer Larve fanden sich z. B. an fast allen Schwanznerven solche Zellen, aber meist an einem Nerven nur eine Zelle und diese ist sehr wenig vom Ganglion entfernt, während im Flossensaume selbst keine einzige Zelle vorhanden ist. An einem Nerven war die einzige SCHWANNsche Zelle noch in Berührung mit dem Ganglion und ließ sich der nackte Nerv bis zum Flossensaume verfolgen.

Bei älteren Tritonen sind SCHWANNsche Zellen in größerer Zahl vorhanden, liegen jedoch zunächst bloß an den proximalen Strecken, während die Enden sogar bis auf 1,5 mm zellenfrei bleiben, ein Beweis, daß diese Zellen erst allmählich sich nach der Peripherie bewegen, welche Wanderung HARRISON sogar an lebenden Larven beobachtet zu haben glaubt. In einem Falle sah er eine solche Zelle in einer halben Stunde um etwa  $35 \mu$  sich fortbewegen, welche Verschiebung übrigens meiner Meinung zufolge auch durch Wachstum des Nerven vor sich gegangen sein könnte.

Im Froschlarvenschwanz weisen die sensiblen Nerven von Anfang an SCHWANNsche Zellen auf, so daß nur die peripheren Enden von denselben frei bleiben. Die ganz zahllosen Nerven dagegen, die sehr frühzeitig in der Flosse der Kaulquappe von den Hinterzellen

abstammend sich finden, haben keine SCHWANNschen Zellen und erhalten auch später keine solchen.

Alles zusammengenommen ergibt sich, daß die SCHWANNschen Zellen ein sehr variables Element sind. Jedenfalls aber können dieselben bei der Erzeugung des Achsenzylinders keine Rolle spielen (HARRISON).

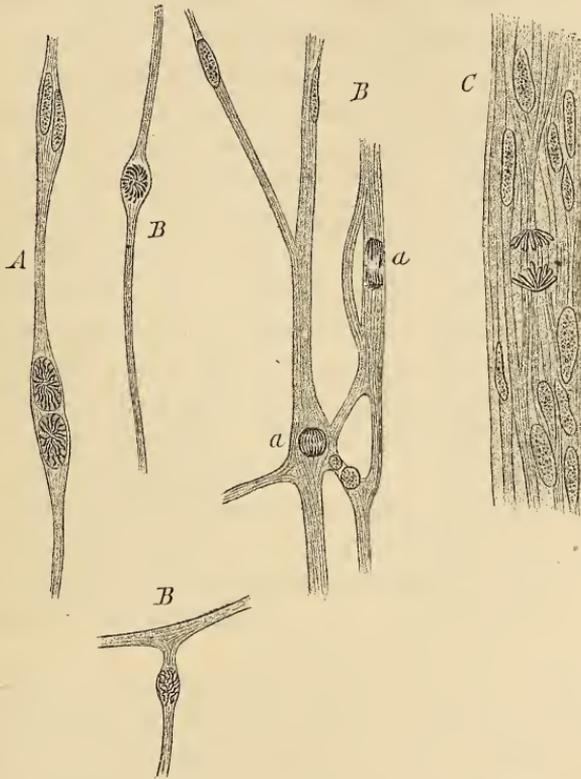
Ich möchte nun noch beifügen, daß mit Hinsicht auf die Entwicklung der SCHWANNschen Zellen aus den Spinalganglien Bilder, wie sie die Fig. 14 von *Necturus* und Fig. 13 von einem Schafembryo von 6 mm darstellen, sehr entschieden für die Möglichkeit sprechen, daß auch bei höheren Tieren Zellen der Ganglienanlagen zu SCHWANNschen Zellen der motorischen Wurzeln sich gestalten, doch möchte ich die Frage offen lassen, ob nicht in späteren Stadien auch mesodermatische Zellen zu Scheidenzellen von Nerven oder von Nervenfasern sich umbilden.

Ziehen wir zum Schluß das Endergebnis aus allem über die SCHWANNschen Zellen Bekannten, so ergibt sich folgendes:

Ich habe schon früher betont, daß ich jetzt der Meinung beipflichte, daß diese Elemente an sensiblen Fasern aus der Anlage der Ganglien entspringen, somit ektodermaler Natur seien. Ihre Entwicklung würde somit zentrifugal vor sich gehen und die Scheidenzellen in erster Linie in der Nähe der Ganglien auftreten und von da aus weiter sich vorschieben. Hierbei treten zahlreiche Mitosen an diesen Zellen auf, die ich schon vor Jahren durch Abbildungen versinnlicht habe (l. c. Taf. I, Fig. 4, Textfig. 11) und wird es so wahrscheinlich, daß dieselben, einmal auf die hervorsprossenden Axonen übergetreten, einzig und allein durch solche Teilungen sich vermehren und schließlich das ganze Zellengerüst liefern, welches die wachsende Nerven ausbreitung endgültig bekleidet.

Auch in den Stämmen gehen die in ihrem Innern auftretenden Scheidenzellen aus Mitosen oberflächlich gelegener Elemente hervor, wie die Textfig. 11 C lehrt, und erscheint es so als in hohem Grade wahrscheinlich, daß nur zwei Quellen an der Bildung der Scheidenzellen sich beteiligen, einmal gewisse Bestandteile der Ganglien und zweitens die Mitosen der auf den Nerven angelagerten Elemente. Für eine selbständige, vom Ektoderm unabhängige Anlagerung von Scheidenzellen aus dem Mesoderm, die ich früher annahm, vermag ich jetzt keine vollbeweisenden Tatsachen anzuführen, als die schon in meiner alten Arbeit besprochenen (l. c. S. 4—5), denen ich nicht mehr dieselbe Bedeutung zuschreiben kann, wie früher, da jetzt die

Entwicklung von Scheidenzellen aus den Ganglienanlagen sicher feststeht. Auf die Frage, ob die Scheidenzellen, welcher Name dem der SCHWANNschen Zellen vorzuziehen ist, als selbständige oder als verschmolzene Elemente anzusehen sind, gehe ich hier nicht ein, da dieselbe für die hier mich beschäftigenden Fragen keine größere Tragweite besitzt.



Textfig. 11.

Indirekte Teilungen der Kerne markloser Nerven von Amphibienlarven. Starke Vergr. A, von den Seitennerven eines Triton, dessen Schwanz 8,5 mm maß. B, Von *Rana esculenta*, a a, Mitosen. C, Von einer älteren Siredonlarve in einem stärkeren Nervenstämmchen.

Dagegen erlaube ich mir zu betonen, daß diese Elemente, wo sie sich finden, eine gewisse Bedeutung für die Ausbildung der Nervenfasern besitzen, in welcher Beziehung ich nichts Besseres tun kann, als die Erwägungen zu wiederholen, die ich vor Jahren aussprach (diese Zeitschrift, Bd. XLIII, S. 14): »Die Art und Weise, die Bildung des Markes anlangend, scheint mir folgende Hypothese für einmal die wahrscheinlichste zu sein. Ich betrachte die primitiven Nervenfasern als protoplasmatische Ausläufer von zentralen

Nervenzellen, in denen bald eine zentrale Faser als Anlage des Achsenzylinders von einem dünnen Protoplasmamantel sich scheidet. Im Laufe der Entwicklung werden diese beiden Teile dicker, wobei möglicherweise die Kerne der SCHWANNschen Scheiden eine Rolle spielen und unter dem Einfluß dieser Kerne wandelt sich dann die Protoplasmahülle durch Ablagerung von Fetten in das echte Nervenmark um. Die markhaltigen Fasern ohne SCHWANNsche Scheiden in den Zentralorganen lehren übrigens, daß die Bildung von Nervenmark auch für sich, unabhängig von andern Einwirkungen zustande kommen kann. Immerhin zeigt die Gliederung der mit Scheiden versehenen Fasern, daß diese und vor allem die Kerne derselben doch wohl nicht ohne Bedeutung für die Markbildung sind.«

Bei den motorischen und sensiblen Nervenendigungen ist nun noch ein Punkt zu besprechen, ob bei denselben nur freie Enden von Nervenfasern oder auch Anastomosen oder Netze vorhanden sind.

Daß in vielen Fällen der Anschein von Netzen sich findet ist sicher und habe ich selbst schon vor Jahren aus der Haut der Maus netzförmige Verbindungen der Endausbreitung der marklosen Nerven beschrieben (diese Zeitschr., Bd. VIII, 1856, Taf. XIV, Fig. 10).

Ähnliche Verhältnisse fand ich dann auch bei den Schwanznerven von Froschembryonen, im elektrischen Organe von *Torpedo* (mit MAX SCHULTZE und BALLOWITZ) und in der ganzen Mucosa des Tractus intestinalis von Fröschen, welchen Beobachtungen zahlreiche andre von verschiedenen Forschern sich anreihen (DOGIEL, RUFFINI, BETHE u. a.).

Nimmt man nun noch die Zentralorgane dazu, so finden sich in diesen nicht nur zahlreiche Fälle von reichen Verästelungen von Nervenfasern, sondern auch netzförmige Verbindungen derselben, wie an den zentripetalen Fasern der Hirnrinde, den zentrifugalen Bahnen aller Teile und vor allem an den Achsenzylindern vieler Nervenzellen II. Ordnung (Textfig. 2, 3).

Es fragt sich nun vor allem, ob Verbindungen von Ausläufern verschiedener Zellen irgendwo zu treffen sind, indem in diesem Falle die Lehre von der Selbständigkeit der Neuren oder Neuronen nicht aufrecht erhalten werden könnte. In dieser Beziehung ist folgendes zu bemerken. Bei den Nervenzellen II. Ordnung, deren Achsenzylinder so reich sich verästeln und auch häufig netzförmige Verbindungen zeigen, ist noch an keinem Orte eine Verbindung zweier Zellen nachgewiesen worden. Ganz dasselbe findet sich auch in gewissen andern Fällen, wie z. B. bei den zentralen Enden höherer

Sinnesnerven, wie beim Opticus und Olfactorius; ebenso ist auch bei den Nerven der äußeren Haut in vielen Fällen nur eine reiche Verästelung und keine Anastomosenbildung wahrzunehmen. Und wo scheinbar Netze sich finden, wie im elektrischen Organe, ist es unmöglich zu bestimmen, wie viel von einem solchen Netze auf Rechnung einer einzelnen Zelle kommt, wenn man bedenkt, wie ungemein zahlreich die Nervenfaserteilungen in diesem Organe sind.

Bei motorischen Endigungen sind überhaupt anastomosierende Fasern bei quergestreiften Muskeln äußerst selten und auch bei glatter Muskulatur nicht mit hinreichender Bestimmtheit nachgewiesen. Außerdem sind physiologische Versuche zu erwähnen, wie die von LANGLEY und ANDERSON, die ergeben haben, daß in der Iris und in der Haut trotz der vorhandenen Nervenplexus lokale Erregungen stets lokale Wirkungen erzeugen (Journ. of Physiol. Vol. XXXI. June 30, 1904).

In Erwägung aller dieser Verhältnisse habe ich die Überzeugung gewonnen, zu der auch RETZIUS gelangt ist, daß alle Nerven zuletzt frei auslaufen und daß die Netze, die dieselben in gewissen Fällen bilden, nicht auf Anastomosen der Achsenzylinder beruhen, sondern nur Plexus derselben darstellen.

Die einfachsten Nervensysteme der niederen Tiere lasse ich ganz aus der Betrachtung aus, indem ich mit andern die Überzeugung habe, daß wir über dieselben noch lange nicht hinreichend unterrichtet sind.

Alle bisherigen Schilderungen, die die Entwicklung der Nerven-elemente betreffen, lehren, daß die Annahme von Neuronen oder Neuren als Zelleinheiten gesichert dasteht; ich will nun noch die Einwürfe beleuchten, die von verschiedenen andern Seiten gegen dieselbe gemacht wurden. Von diesen Einwürfen erwähne ich:

1) die von BETHE bei seinen Versuchen über Nervendurchschneidungen gemachten Beobachtungen über eine selbständige, von den Zentren unabhängige autogene Entstehung von Nervenfasern.

2) Die Beobachtungen über das Vorkommen von motorischen Nervenfasern bei hirn- oder marklosen Mißbildungen.

3) Die Erfahrungen von BRAUS über die Entwicklung von Nervenfasern bei amputierten und verpflanzten Extremitäten von jungen Amphibien.

4) Die Ermittlungen von BETHE über die Nerven-elemente der Wirbeltiere, die beweisen sollen, daß die Neurofibrillen aller nervösen

Elemente zusammenhängen, und die Angaben von L. AUERBACH und HELD, die lehren, daß die Enden der Achsenzylinder mit dem inneren Fasersystem der Nervenzellen und Dendriten verbunden sind.

Hier könnte auch die Hypothese von NISSL erwähnt werden, daß das zentrale Grau von einem zusammenhängenden Netzwerk von Fäserchen gebildet werde.

So sehr ich nun auch NISSL hochhalte, dem wir so schöne Untersuchungen über den Bau der Nervenzellen, über den Thalamus opticus (s. m. Gewebelehre VI. Aufl. II. S. 540 u. folg.) und andres mehr verdanken, so bin ich doch nicht imstande auf die erwähnte Hypothese einzugehen, da dieselbe auf gar keine direkten Beobachtungen sich stützt.

Es ist nun nicht meine Absicht ausführlicher auf diese verschiedenen Einwendungen einzugehen, um so weniger, als dieselben in CAJAL, v. LENHOSSÉK, LUGARO vorzügliche Besprechungen und Widerlegungen gefunden haben, in welcher Beziehung ich vor allem auf die ausführlichen neuesten Darlegungen und Kritiken von CAJAL<sup>1</sup> und LUGARO verweise<sup>2</sup>.

1) Was nun in erster Linie die Erfahrungen von BETHE anlangt, der im peripheren Teil resezierter Nerven junger Tiere autogene Neubildung von Nervenfasern beobachtet haben will, so sind diese Versuche keineswegs voll beweisend. MÜNZER hat beobachtet, daß in solchen Fällen der zentrale Teil des resezierten Ischiadicus nicht frei zwischen den Muskeln sich erhält, sondern innig mit den umliegenden Geweben verwächst und daß von demselben aus zarte junge Nervenfasern ausgehen, die beide Teile verbinden.

Dasselbe beobachtete auch RAIMAN. LUGARO hat seinerseits bei ganz beweisenden Versuchen, — (es wurden bei jungen Hunden und Katzen alle Spinalganglien und alle Wurzeln der Lumbal- und Sacralnerven reseziert und eine Woche später auch der Ischiadicus durchschnitten und das zentrale Ende ausgerissen) — bei denen die

<sup>1</sup> Trabajos del Laboratorio de biologia. Tom II. 1903. p. 102 und Tom III. 1903. Fasc. I.

<sup>2</sup> a) Sullo stato attuale della teoria del Neurone in Archivio di Anatomia e di Embryologia. Vol. III. Fasc. 2. 1904. p. 412—437. b) Recensioni delle opere di NISSL, Die Neuronenlehre und ihre Anhänger 1903, di BETHE, Allgemeine Anatomie und Physiologie des Nervensystems 1903, di S. RAMÓN Y CAJAL, un metodo de coloración selectiva del reticulo protoplasmatico y sus efectos en los diversos organos nerviosos 1903, in Rivista di Patologia nervosa e mentale. Vol. IX. Fasc. 2. 1904. c) Recensioni in Rivista di Patol. nerv. e ment. Vol. IX. Fasc. 9. 1904.

ganze Extremität gelähmt und ohne reizbare Nerven war, in zwei Fällen keine autogen gebildeten Fasern gefunden (Rivista di Patologia 1904 S. 450).

Endlich haben J. N. LANGLEY und H. K. ANDERSON Versuche unternommen, die BETHES Ergebnissen direkt zuwiderlaufen (Journal of Physiology Vol. XXXI. No. 5. August 22, 1904). Wenn in ihren Experimenten das periphere Ende eine motorische Funktion zeigte, so ließ sich mehr oder weniger bestimmt eine Verbindung desselben mit Fasern nachweisen, die mit dem Zentrum in Verbindung standen.

Auffallend ist mir, daß BETHES Versuche an erwachsenen Tieren nicht gelingen, obschon bei diesen die Regeneration der Nerven von den Stämmen aus nach der Peripherie unzweifelhaft sehr leicht sich macht, indem die Nervenfasern vom zentralen Ende aus vorwachsen und in das periphere Ende eindringen. Alles in allem ist jedenfalls der Versuch von BETHE nicht so beweisend, wie er ihm erschienen ist.

2) Was die Beobachtungen über das Vorkommen von motorischen Nervenfasern bei hirn- und marklosen Mißbildungen betrifft, so begreife ich nicht, wie man auf solche Fälle irgend ein Gewicht legen konnte, da ja nicht bewiesen ist, daß in denselben nicht anfangs Hirn und Mark angelegt war und nur in späterer Zeit zugrunde ging.

3) Von ganz anderer Bedeutung sind die Versuche von BRAUS in der uns beschäftigenden Frage. BRAUS exstirpierte Frühanlagen von vorderen Extremitäten bei Unkenlarven und transplantierte sie neben die hinteren Gliedmaßenanlagen derselben Embryonen, worauf eine schnelle Einheilung und Weiterentwicklung der Extremität eintrat. Nach ungefähr 3 Wochen besitzt die angeheilte Extremität ein an Dicke und Verlauf wohlgebildetes Nervensystem, das auch Verbindungen mit den Nerven des Haupttieres, ähnlich einem Plexus brachialis zeigt. Aus dem Umstande nun, daß der fragliche Plexus an Dicke und Zahl seiner Achsenzylinder ganz außerordentlich zurücksteht gegenüber der Dicke und der Achsenzylinderzahl der Nerven der Extremität selbst, könnte man schließen, daß viele der Nerven der Extremität selbst autogen entstanden sind. Bei weiterer Überlegung erhebt sich die Frage, ob der fragliche Plexus früher größer und stärker war oder ob er nur eine Vorstufe eines später kräftigeren Plexus darstelle. Im ersteren Falle könnte die Hypothese von der Bildung der Nervenfasern der Extremität von

einzelnen Zellen aus zu Recht bestehen, im zweiten Falle dagegen nicht. BRAUS hat nun schon früher (Verh. d. Anat. Gesellsch. in Jena 1904. S. 53—66) die genannte Alternative geprüft und in keiner Vorstufe einen stärkeren Plexus gefunden, wie die Auswachsungshypothese einen solchen voraussetzt, dagegen gelang es ihm nachzuweisen, daß bei älteren Embryonen die Extremitätennerven sich fortentwickeln. Auch fand er von den Oberarmnerven aus schwache Reize auf die Handmuskeln der implantierten Extremität wirksam und sah auch kurz vor der Metamorphose spontane Bewegungen. Demnach sind die Nerven der Pfröplinge wohl funktionierende Elemente und hält es BRAUS nach allem für ausgeschlossen, daß hier eine Bildung von Nervenfasern durch Auswachsen von Ganglienzellen stattgefunden habe.

Über die Art und Weise, wie die betreffenden Nervenfasern sich bilden, darüber enthält sich BRAUS jeder näheren Angabe.

Meiner Meinung nach sind die Experimente von BRAUS, so wichtig dieselben auch sind, für die Frage der Entwicklung der Nervenfasern keineswegs entscheidend, so lange nicht eine genaue mikroskopische Untersuchung des betreffenden Plexus vorliegt, über welche BRAUS vorläufig nicht zu verfügen scheint, da er gar keine Angaben über die Zahl der in denselben vorkommenden Fasern und deren Beziehungen zu den Nerven der implantierten Extremität macht. Unter diesen Umständen verdient eine Möglichkeit, die sich mir sofort aufdrängte, alle Beachtung, nämlich die, ob nicht in dem betreffenden Plexus zahlreiche Teilungen von Nervenfasern sich finden, infolge welcher der Unterschied in der Stärke der Nerven des Plexus und derjenigen der Extremitätennerven sich leicht erklären würde und die ganze BRAUSsche Deduktion mit Bezug auf die Neuronenlehre hinfällig würde.

Wenn man bedenkt, daß nicht nur in gewissen Fällen, wie bei den elektrischen Nerven von *Malapterurus*, in großen Stämmen, sondern viel häufiger in kleinen Stämmen zahlreiche Teilungen von Nervenfasern auftreten, so wird man meine Andeutung nicht unverständlich finden. In dieser Beziehung führe ich nicht nur die elektrischen Nerven von *Torpedo* an, sondern berufe mich ganz speziell auf Nerven von Amphibien. So finden sich hier in den Nerven des Brusthautmuskels des Frosches sehr zahlreiche Teilungen (Textfig. 12) in der Art, daß der Stamm des Nerven dieser Muskeln nach REICHERT nur 7—10, nach MAYS 20—22 Fasern enthält, die so häufig sich teilen, daß sie schließlich 200 Muskelfasern versorgen.

Wenn so etwas in dem Plexus von BRAUS sich fände, so würde seine ganze Ableitung hinfällig.

4) Ich gehe nun schließlich noch auf die Annahmen von BETHE<sup>1</sup> über, daß die intracellularen, von ihm zuerst bei den Wirbeltieren



Textfig. 12.

Einige Nervenstämmchen aus dem Brusthautmuskel eines mit Methylenblau injizierten Frosches mit dunklen Färbungen der Achsenzylinder, zum Teil auch des Markes, dunklen Querscheiben und Rensslements biconiques an RANVIERSchen Einschnürungen mit Zwei—Fünfteilungen der Fasern. Nerven-segmente sehr kurz. Starke Vergr.

nachgewiesenen Neurofibrillen und die extracellularen Nervennetze miteinander in Verbindung stehen, was, wenn es sich als wahr ergäbe,

<sup>1</sup> SCHWALBE, Morphologische Arbeiten, Bd. VIII. Heft 1. 1898. Arch. f. mikrosk. Anat., Bd. 55. 1900. S. 513—558. Taf. XXIX—XXXI.

der Neuronenlehre, die die Selbständigkeit der Neuronen in ihrem ganzen Verlaufe annimmt, den Todesstoß versetzen würde.

BETHE ist der Ansicht, daß die von GOLGI entdeckten und von ihm selbst mit dem Namen Golginetze bezeichneten Bildungen nervöser Natur seien, welche einerseits mit den intracellularen Fibrillen, anderseits mit den extracellularen nervösen Endverästelungen der Achsenzylinder anderer Neuronen zusammenhängen. — Es würde mich zu weit führen, wollte ich an diesem Orte auf die umfangreiche Literatur dieser Frage eingehen und begnüge ich mich auf die oben zitierten Arbeiten von CAJAL und LUGARO hinzuweisen und hier nur die Hauptergebnisse, zu denen diese Forscher gelangt sind, zu erwähnen.

1) Das Golginetz wird von GOLGI selbst<sup>1</sup>, von DONAGGIO, CAJAL, LUGARO und HELD als nicht nervöser Natur angesehen und stellt, wie CAJAL annimmt, höchstwahrscheinlich, ebenso wie ein von BETHE nachgewiesenes, damit zusammenhängendes, in der grauen und weißen Substanz vorkommendes feines Maschennetz nichts als ein Gerinnungsprodukt einer eiweißartigen Substanz dar, welche nach dem Verfahren von BETHE auch als eine Gerinnung im Innern der Gefäße sich zeigt (CAJAL).

2) Eine Verbindung der Golginetze mit den Neurofibrillen im Innern der Zellen und in ihren Ausläufern ist in keiner Weise nachzuweisen (CAJAL).

3) Dagegen finden sich um viele Neuren Endigungen von Achsenzylindern anderer Neuren, die ohne Verbindungen miteinander einzugehen, entweder nur den Zellenkörper umgeben, oder auch an die Dendriten sich ansetzen und stets extracellular endigen. Von solchen Endigungen kennt man manche schon seit längerer Zeit, wie die der Korbfasern an den PURKINJESCHEN Zellen, die von HELD und mir (Gewebelehre, VI. Aufl., Bd. II, S. 400), über die Zellen der Trapezfasern, ferner viele von RAMÓN beschriebene Endigungen. Andre sind erst in neuester Zeit von DONAGGIO<sup>2</sup>, HELD<sup>3</sup>, AUERBACH<sup>4</sup> und CAJAL<sup>5</sup> an den Zellen des Markes vor allem gesehen und genauer beschrieben worden.

<sup>1</sup> *Intorno alla struttura delle cellule nervose.* Torino 1898.

<sup>2</sup> *Rivista sperimentale di Freniatria.* Vol. XXVII. 1901.

<sup>3</sup> *Arch. f. Anat. u. Phys. Anat. Abth.* 1897. II. Abh. Supplementband. III. Abh. Zur weiteren Kenntnis der Nervenendfüße und zur Struktur der Sehzellen. Abh. der Kgl. Sächs. Gesellsch. d. Wissenschaften. Bd. XXIX. Nr. II. 1904.

<sup>4</sup> *Neurolog. Zentralblatt.* 1898. Nr. 10.

<sup>5</sup> *Trabajos del Laboratorio de investig. biologicas.* Tom II. 1903. p. 102 und Tom III. 1903. Fasc. I.

Von den Endfasern dieser Neuren behauptete früher AUERBACH mit aller Bestimmtheit (l. c.), daß nirgends ein ununterbrochener Übergang von Endigungen derselben und dem Protoplasma der betreffenden Neuren zu beobachten sei, während er jetzt (Anatom. Anzeiger, XXV, 1904, S. 4) seine frühere Darstellung aufgibt und die Axonenenden mit den von ihnen umgebenen Zellen in direkte Verbindung bringt!

Ohne eigne Erfahrungen über diese Verhältnisse zu besitzen, als die oben erwähnten von den PURKINJESCHEN Zellen und den Elementen des Trapezkernes, muß ich doch bekennen, daß mir die Abbildungen von AUERBACH (l. c. Fig. 1—4) sehr wenig beweisend erscheinen, ebenso wie seine früheren photographischen Darstellungen (Monatsschrift für Psychologie und Neurologie, 1899, Taf. II). Ebensovienig Vertrauen erwecken mir die neuesten Beschreibungen und Abbildungen von HELD (l. c.), so daß ich vorläufig keinen Grund habe, an der Behauptung CAJALS zu zweifeln, daß die Achsenzylinderenden den Nervenzellen und ihren Dendriten nur anliegen und nicht direkt in dieselben übergehen. Ob diese Achsenzylinderenden untereinander zusammenhängen und vielleicht mit Ausläufern ineinander übergehen oder nicht, scheint mir eine Frage von geringerer Bedeutung zu sein.

Die Hauptsache ist die, ob die einzelnen Neuronen als anatomische Einheiten aufzufassen sind, von denen jede ihren selbständigen Entwicklungsgang beschreibt und ob sie auch als physiologische Einheiten gelten können.

Nach dem, was ich oben dargelegt habe, entwickeln sich die einzelnen Neuronen in den Zentralorganen ganz unabhängig voneinander und sind anfänglich durch weite Zwischenräume voneinander getrennt. Erst nach Vollendung ihrer Entwicklung sind sie einander so nahe gekommen, daß an eine Verschmelzung gewisser Teile derselben gedacht werden könnte. Untersucht man nun in diesem Stadium ihre Beziehungen zum Körper, so ergibt sich mit Bestimmtheit, daß die einzelnen Neuronen funktionell selbständig dastehen.

Die zentrifugal wirkenden Neuronen zeigen ihre ganz bestimmten Beziehungen zu den einzelnen Muskeln und können sich nicht vertreten und dasselbe gilt von den zentripetalen Leitern, den sensiblen Neuronen. Wenn dem so ist, so gibt es keinen Grund für die Annahme, daß dies beim Gehirn in der sogenannten psychischen Sphäre anders sein sollte. Somit ist und bleibt die Hauptfrage die: Gehen die Neuronen aus einzelnen Zellen oder aus vielen solchen hervor?

Als Endergebnis meiner Darstellungen stelle ich folgende Sätze auf:

## I. Allgemeines.

Hauptorgane des Nervensystems sind die Neuronen WALDEYER, Neurodendren ich, oder Neuren RAUBER. Dieselben stellen anatomische Einheiten dar, von denen jede aus einer Nerven- oder Ganglienzelle und einem Achsenzylinder (Axon) besteht, viele auch noch Protoplasmafortsätze oder Dendriten besitzen, welche beiden Teile ohne Beteiligung anderer Elemente unmittelbar aus der Ganglienzelle hervorwachsen.

Diese Neuronen sind nicht nur in ihrer Entwicklung selbständige Bildungen, sondern erhalten sich auch später als solche, verschmelzen nicht miteinander und wirken nur durch Kontakt aufeinander.

Als Nebenorgane finden sich zweierlei Umhüllungsgebilde und zwar a) Scheidenzellen (sogenannte SCHWANNsche Zellen) um periphere Ganglienzellen und Nervenfasern herum und b) Gliazellen im zentralen Nervensystem, ohne besondere Beziehungen zu den nervösen Elementen.

## II. Besonderes.

Die Neuronen zerfallen in zwei Gruppen, in solche, die einzig und allein im zentralen Nervensystem sich finden und in andre, die auch am peripheren Nervensystem sich beteiligen.

### A. Elemente des zentralen Nervensystems.

Alle zentralen Neuronen besitzen Achsenzylinder und Dendriten, und zerfallen in solche I. Ordnung mit langen Achsenzylindern und solche II. Ordnung mit kurzen Axonen.

1) Neuronen mit langen Achsenzylindern finden sich in allen zentripetal leitenden Bahnen vom Hirn und Mark, wie z. B. in der Schleifenbahn, der Kleinhirnseitenstrangbahn, den Hirnstiel-, Kleinhirn- und Großhirnbahnen, den Bahnen der höheren Sinnesorgane; ferner in den zentrifugalen Bahnen der Pyramiden, des Balkens, der verschiedenen kleinen Commissuren.

Alle Axonen dieser Bahnen besitzen einen Belag von Nervenmark, zeigen jedoch keine RANVIERSchen Einschnürungen und keine Scheidenzellen, wohl aber treten später Gliazellen in deren Nähe auf, zeigen jedoch niemals besondere Beziehungen zu den einzelnen Achsenzylindern.

2) Neuronen mit kurzen Axonen scheinen ebenfalls in der Mehrzahl Nervenmark zu entwickeln, ohne daß Gliazellen eine be-

sondere Stellung zu den Axonen darböten. In gewissen Fällen bleiben die Achsenzylinder der GOLGISchen Zellen II. Ordnung während ihres ganzen Lebens nackt ohne Markhülle, wie bei den kleinen Körnerzellen des Cerebellum und bei den Zellen der Fascia dentata der Ammonshörner, welche die Moosfasern abgeben.

## B. Elemente des peripheren Nervensystems.

### a) Zentripetale Bahnen.

Diese Nervenfasern entspringen von den Zellen der Ganglien der Kopf- und Rückenmarksnerven und des Sympathicus. Die erstgenannten wachsen in erster Linie zentral- und peripherwärts aus, während dieselben zugleich von dem zweiten Bestandteil der Ganglionanlage, den ektodermalen Scheiden derselben, umgeben werden und so ihre Scheidenzellen erhalten. An dem peripheren Axon entwickeln sich diese Zellen nach und nach bis auf die letzten Endigungen derselben, wodurch diese Enden scheinbar wie von anastomosierenden sternförmigen Zellen gebildet erscheinen, ohne etwas anders zu sein, als reich verästelte und auch anastomosierende Achsenzylinder mit sie umhüllenden kernhaltigen Scheiden.

In letzter Linie erhalten diese Achsenzylinder Nervenmark, wobei RANVIERSche Einschnürungen sich ausbilden. Auch die zentral verlaufenden Axonen der Ganglienzellen erhalten Scheidenzellen, jedoch nur bis zu ihrem Eintritte in das Rückenmark oder Gehirn, dagegen ist der zum Teil sehr lange Verlauf derselben im Zentralorgane frei von solchen Hüllen. Und doch entwickeln auch diese Axonen Nervenmark, jedoch ohne RANVIERSche Einschnürungen, was deutlich beweist, daß die Markbildung ganz unabhängig von den Scheidenzellen vor sich geht.

Bei den sympathischen Ganglien zeigt die Entwicklung der Axonen dieselben Verhältnisse wie bei den cerebrospinalen Ganglien und besitzen hier alle Axonen, die markhaltig werden, Scheidenzellen.

### b) Zentrifugale Bahnen und Elemente.

Die motorischen Fasern entspringen von bestimmten Nervenzellen des Markes und Gehirns und entwickeln ihre Axonen selbständig ohne Beteiligung anderer Elemente. Anfänglich nur an der Oberfläche ihrer Bündel von Scheidenzellen umgeben, entwickeln dieselben später solche auch in ihrem Innern. Die Herkunft der oberflächlichen und der tieferen Scheidenzellen der motorischen Fasern ist noch nicht genau festgestellt. Sicher ist so viel, daß diese Elemente bei

den motorischen Fasern ebenso sich verhalten, wie bei den sensiblen, was ihre Bedeutung für die Bildung der RANVIERSchen Glieder betrifft und darf daher wohl als wahrscheinlich angenommen werden, daß auch hier Elemente der primitiven ektodermalen Nervenanlage eine Rolle spielen.

Die motorischen Nervenfasern enden an den Muskeln wesentlich in derselben Weise, wie die sensiblen beginnen, und finden sich auch hier in gewissen Fällen scheinbare Zellnetze und zum Teil netzförmige Anordnungen der feinsten Axonen (elektrische Organe).

Zum Schlusse noch die Bemerkung, daß meine Auseinandersetzung sich nur auf die Wirbeltiere bezieht und die Wirbellosen gänzlich außer Augen läßt.

Meiner Ansicht zufolge ist kein Grund vorhanden für die Annahme, daß der feinere Bau des Nervensystems bei allen Geschöpfen derselbe sei und werden noch zahlreiche Untersuchungen nötig sein, um über die allmähliche Entwicklung dieses Systems Klarheit zu gewinnen.

Würzburg, den 18. Dezember 1904.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel I—IV.

Fig. 1. Der Ramus ophthalmicus superficialis des Facialis im Querschnitte der Fig. 24 von *Acanthias* mit drei oberflächlichen Kernen und zwei im Innern gelegenen, die zu Scheidenzellen gehören. 540/1.

Fig. 2. Querschnitt des Nervus trochlearis eines Rindsembryo von 15 mm mit einer kernhaltigen Hülle. 520/1.

Fig. 3. Querschnitt desselben Nerven von einem Rindsembryo von 4 cm. 520/1. Die Hülle ist mächtiger und dringt an einer Stelle in das Innere des Nerven hinein. Der Nerv ist 0,060—0,079 mm breit und 0,048 mm dick und besteht aus gleichmäßig feinen Fasern und einer Zwischensubstanz, die wahrscheinlich für jedes Fäserchen eine Hülle bildet.

Fig. 4. Querschnitt einiger Bündel eines sensiblen Quintusastes eines Rindsembryo von 15 mm. 350/1. Kernhaltige Scheide der Nervenfaserbündel nur oberflächlich.

Fig. 5. Querschnitt zweier Nervenstämmchen eines Hühnerembryo von 10 Tagen. 370/1. Das Innere der Stämmchen enthält schon sehr viele Kerne von Zellen, die von der Hülle aus hineinwachsen und später zu Scheidenzellen sich gestalten.

Fig. 6. Austrittsstelle einer motorischen Wurzel aus dem Marke eines Rindsembryo von 15 mm. 300/1. Die weiße Substanz des Markes besteht aus feinen Achsenzylindern und enthält nur ganz vereinzelt Gliazellen. Die Wurzeln sind im Innern des Markes ohne kernhaltige Scheiden, erhalten aber solche so-

fort, nachdem sie das Mark verlassen haben. Vom Ganglion spinale und der sensiblen Wurzel sind Teile zu sehen.

Fig. 7. Die motorische Wurzel desselben Embryo. 400/1. Verhalten wie in Fig. 6. Kommissurenfasern deutlich. Weiße Substanz des Markes ohne Gliazellen.

Fig. 8. Einstrahlung einer sensiblen Wurzel in das Mark eines Hühnchens von 10 Tagen. 370/1. Die Kerne an den sensiblen Fasern außerhalb des Markes gehören zum Teil Ganglienzellen an, vielleicht auch Scheidenzellen. Weiße Substanz fast ohne Gliazellen.

Fig. 9. Segment des Markes eines Hühnchens von 15 Tagen mit einem Teile des motorischen Vorderhornkernes und seinen Achsenzylindern, die in die Wurzel eintreten. Weiße Substanz mit vielen Gliazellen. Motorische Wurzel mit vielen Kernen von Scheidenzellen. 300/1.

Fig. 10. Ursprung einer motorischen Wurzel aus dem Marke eines Hühnchens vom 4. Tage. 350/1. Es ist außer dem Marke auch ein Teil des Spinalganglions dargestellt. Das Mark hat noch keine weiße Substanz und entsendet aus seinem ventralen Ende ein Bündel feiner Fasern, denen sich sofort reihenweise gestellte Kerne anschließen, die Scheidenzellen angehören und im weiteren Verlaufe ganz schwinden. Einer dieser Kerne zeigt eine Mitose und ebensolche werden auch im Spinalganglion wahrgenommen. Viele in dem umliegenden Mesodermgewebe liegende Zellen stimmen ganz mit den um die nervösen Teile liegenden überein, andre mit denen des Ganglion, aus welchen eine deutliche bipolare Zelle entspringt.

Fig. 11. Teil eines longitudinalen Frontalschnittes des Markes und einer austretenden motorischen Wurzel eines Schafembryo von 16 mm. 350/1. Die einzelnen Wurzelbündel bestehen aus kernfreien Fasern, die, aus dem Marke als solche ausgetreten, weiterziehen und von Zellen begleitet werden, die zum Teil Scheidenzellen darstellen.

Fig. 12. Von einem Schafembryo von 13 mm ein Teil des Markes mit dem Kern des Vorderhorns, dem Ganglion spinale und beiden Wurzeln, sowie dem ventralen Nervenstamme, der in der Gegend der Anlage der vorderen Extremität fein ausläuft. 100/1. In der motorischen Wurzel zwei Kernreihen zwischen ihren Bündeln und weiter im gemeinsamen Stamme eine größere Zahl von Kernen, während solche im weiteren Verlaufe nur an der Oberfläche sich finden.

Fig. 13. Ein Teil des Markes und eines Urwirbels eines Schafembryo von 6 mm. Zwischen beiden die motorische Wurzel und ein Teil des Ganglion spinale. 300/1. Die motorische Wurzel tritt mit sieben kernlosen Fasern oder Faserbündelchen aus dem Marke heraus und verliert sich in einer Ansammlung von Kernen an der ventralen Seite des Ganglion, die bis gegen die Muskelplatte sich erstreckt, ohne daß sich nachweisen läßt, was aus den motorischen Fäserchen wird. Auffallend sind die größeren Kerne in diesem Gewebzuge, die vielleicht auf Mitosen sich beziehen.

Fig. 14. Rückenmarkshälfte, Spinalganglion und motorische Wurzel von *Necturus*. 330/1. Sehr auffallend ist die ganz kernfreie motorische Wurzel mit ihrem sehr deutlichen Belage von Scheidenkernen, welche mit den Kernen des Ganglion in allen Beziehungen übereinstimmen. Unterhalb des Markes der Umriß der sehr großen Chorda.

Fig. 15. Hälfte eines Frontalschnittes durch das große Hirn eines Rindes von 4 cm. 12/1. Im Innern der Basalteile von Seh- und Streifenhügel erkennt man eine starke nach oben und außen ausstrahlende Fasermasse, die wesentlich aus gliafreien Nervenbündeln besteht, von welchen die

Fig. 16 bei 300/1 ein Bündel deutlich zur Anschauung bringt.

Fig. 17. Querschnitt des Ganglion Nervi vagi eines Rindes von 15 mm. 260/1.

Fig. 18. Ein Teil eines solchen Ganglion. 520/1. In beiden Zeichnungen bilden die Ganglienzellen kompakte Haufen und zeigen keine Kerne zwischen sich, wie solche um die Bündel von Nervenfasern zwischen den Zellen in reichlicher Menge sich finden und Vorläufer der Scheiden darstellen.

Fig. 19. Aus dem Ganglion Nervi vagi eines Rindes von 4 cm. 520/1. Hier sind auch um die einzelnen Ganglienzellen und um Gruppen von solchen Scheidenzellen vorhanden.

Fig. 20. Der ventrale Teil eines Spinalganglion eines Hühnchens von 10 Tagen mit dem anliegenden Abschnitte eines sympathischen Ganglion. 370/1. In dem ersteren sind die Scheidenzellen um die einzelnen Ganglienzellen sehr deutlich, während solche im sympathischen Ganglion fast ganz fehlen. In diesem sind auch die Zellkörper der Ganglienzellen wenig ausgeprägt, dagegen deutlich im Spinalganglion. In beiden Ganglien Mitosen.

Fig. 21. Ein Teil des Hinterhirns eines Rindsembryo von 15 mm. 80/1. *E*, Begrenzung der Höhle des Hinterhirns; *Igr*, innere graue Substanz mit vielen Gefäßen; *Agr*, äußere graue Substanz mit einer oberflächlichen Lage von Nervenfasern und innern Nervenbündeln des Acusticus; *Tv*, Tunica vascularis; *N*, drei Bündel des Acusticus quer getroffen mit kernhaltigen Scheiden; *G VIII*, Ganglion des Acusticus; *Va*, ein Teil der medialen Wand der Gehörblase.

Fig. 22. Ein Teil der Oberfläche des Hinterhirns eines ähnlichen Schnittes. 300/1. *N*, zwei Acusticusbündel im Querschnitte mit kernhaltiger Scheide; *N<sup>1</sup>*, ein solches Bündel halb im Hinterhirn drin, halb frei ohne kernhaltige Scheide; *N<sup>2</sup>*, Acusticusbündel ganz in der oberflächlichen weißen Lage des Hinterhirns, ganz ohne Hülle; *N<sub>f</sub>*, Teile von solchen Acusticusbündeln in der Längensicht. Die Kerne um diese Bündel gehören in ihrer Mehrzahl der Neuroglia an und finden sich zwischen denselben feinste Achsenzylinder quer und schief getroffen.

Fig. 23. Zwei Bündel von marklosen Acusticusfasern der Fig. 21. 350/1. Zwischen und um dieselben Gliazellen und an gewissen Stellen Querschnitte von feinsten Achsenzylindern.

Fig. 24. Teil eines Querschnittes des Kopfes eines *Acanthias*-Embryo aus der Gegend des Auges und des verlängerten Markes. 60/1. Die Figur zeigt den Augenbecher mit der Linse und den hintersten Teil des Zwischenhirns. Zwischen beiden die Prämandibularhöhle *Pr.M* mit einem Venensinus dorsal von derselben. Der Nervus oculomotorius *III* liegt zwischen dem Auge und der genannten Höhle, der Trochlearis *IV* hinter derselben. Außerdem sind noch sichtbar der Ramus ophthalmicus superficialis Nervi facialis im Querschnitte *R.s.s. VII*.

Die Präparate von *Acanthias* waren in Sublimat und Pikrinsäure erhärtet und in Eosin und Hämatoxylin gefärbt; die andern alle in Zenker erhärtet und ebenso gefärbt.

## Asterien und Ophiuren

der schwedischen Expedition nach den Magalhaensländern 1895—1897.

Von

Hubert Ludwig.

---

Mit Tafel V und VI.

---

Im Anschlusse an meine früheren Mitteilungen über antarktische und subantarktische Echinodermen enthalten die folgenden Blätter eine Bearbeitung der von der schwedischen Expedition nach den Magalhaensländern 1895—1897 heimgebrachten Seesterne und Ophiuren. Neue Arten sind zwar nicht darunter, aber schon durch die genauen Fundortsangaben ist die ganze Sammlung, welche 12 Seestern- und 5 Ophiuren-Arten umfaßt, von besonderer Bedeutung. Noch bemerkenswerter erwies sie sich in morphologischer Hinsicht, da sie zahlreiche junge und halbwüchsige Tiere enthält, welche insbesondere bei den Arten: *Asterodon singularis*, *Odontaster penicillatus*, *Odontaster grayi*, *Porania antarctica*, *Cycethra verrucosa*, *Asterina fimbriata*, *Solaster australis* und *Retaster gibber* ein näheres Studium der Skelettentwicklung und anderer postembryonaler Entwicklungsverhältnisse gestatteten.

Von Arten, die seit ihrer ersten Beschreibung nicht wiedergefunden waren, sind in der Sammlung *Solaster australis* (Perrier) und *Retaster gibber* Sladen vertreten.

Durch auffallende Größe der Eier zeichnen sich die brutpflegende *Cycethra verrucosa*, dann *Retaster gibber* und namentlich die brutpflegende *Sporasterias antarctica* sowie *Asterina fimbriata* aus; letztere bietet zugleich einen neuen Fall von sexueller Formdifferenz der Genitalschläuche.

## I. Asteroidea.

1. *Asterodon singularis* (Müller und Troschel).

Taf. V, Fig. 1, 2, 3.

PERRIER, 1891, S. K 132—134, Taf. XI, Fig. 4a, 4b (*Asterodon granulatus*).LEIPOLDT, 1895, S. 614—620, Taf. XXXI, Fig. 7a—c (*Odontaster singularis*) (dort ist auch die ältere Literatur angeführt).MEISSNER, 1896, S. 92—93, Taf. VI, Fig. 5, 5a, 6 (*Odontaster singularis*).LUDWIG, 1903, S. 19—20 (*Asterodon singularis*).MEISSNER, 1904, S. 19 (*Odontaster singularis*).

Drei große Exemplare von Puerto Pantalón, im Beagle Canal, südlich von Feuerland, 9. Mai 1896; klippiger Ebbestrand.

Ein jugendliches Exemplar von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m; Boden mit toten Schalen.

Maße der vier Exemplare:

Nr.	R in mm	r in mm	r:R	ZoR <sup>1</sup>
1	7,5	5,5	1:1,36	5
2	44	26	1:1,69	14
3 <sup>2</sup>	63	36	1:1,75	17
4	70	40	1:1,75	18

Zur Vervollständigung unserer bisherigen Kenntnis dieser Art mögen die folgenden Beobachtungen an den vorliegenden Exemplaren dienen:

Das jugendliche Exemplar (Taf. V, Fig. 2, 3) läßt die primären Platten des Scheitels deutlich erkennen, während das an den älteren Exemplaren nicht mehr der Fall ist; die primären Interradialplatten zeichnen sich nicht nur durch ihre Lage, sondern auch durch ihre Größe aus; die dem After unmittelbar anliegende Zentralplatte läßt sich ebenfalls leicht feststellen; die primären Radialplatten sind erheblich kleiner als die primären Interradialplatten. Die Radialplatten folgen jetzt noch in einer ganz regelmäßigen Längsreihe in der Medianlinie des Armes aufeinander, während sie bei den größeren Exemplaren eine unregelmäßige Anordnung zeigen.

Pedicellarien sind bei dem jungen Tiere erst auf einigen Ventrolateralplatten und auf einzelnen wenigen Rückenplatten angelegt; dagegen sind die drei größeren Tiere mit zahlreichen, meist zwei-, drei- oder vierklappigen Pedicellarien ausgestattet, die besonders auf den Ventrolateralplatten und auf den Rückenplatten ebenso reichlich

<sup>1</sup> = Zahl der oberen Randplatten an einer Armseite ohne die unpaare.

<sup>2</sup> S. Taf. V, Fig. 1.

vorkommen wie bei dem von MEISSNER (1896, S. 93, Taf. VI, Fig. 6) abgebildeten Exemplare aus dem Chonos-Archipel, aber auch auf den oberen und unteren Randplatten hier und da zur Ausbildung gelangt sind.

Die einfach fingerförmigen Papulae beschränken sich bei dem jungen Tiere auf fünf radiale, unmittelbar nach außen von den primären Radialplatten gelegene Bezirke und sind darin so verteilt, daß sie einzeln in den zwischen den Rückenplatten befindlichen Skelettlücken hervortreten. Bei den größeren Exemplaren aber sind sie auch in den Scheitelbezirk eingedrungen und finden sich in allen Skelettlücken desselben; ferner haben sie sich über den Armrücken so weit verbreitet, daß sie nur in fünf sehr schmalen interradialen Streifen und in der nächsten Nähe der Armspitze fehlen. Sie stehen jetzt auch in der Regel nicht mehr einzeln, sondern in Gruppen von zwei bis fünf in je einer Skelettlücke.

Die niedrigen, ziemlich großen, mit Granula besetzten Rückenplatten kann man kaum als Paxillen bezeichnen; sie besitzen eine unregelmäßig gelappte Umrandung ihrer Basalfläche und stehen durch Aneinanderlagerung oder Übergreifen der Lappen in fester Verbindung miteinander.

Zur anatomischen Untersuchung wurde das größte Exemplar (Nr. 4 der Tabelle) benutzt. Die Saugscheiben der mit zweiteiligen Ampullen versehenen Füßchen sind ziemlich groß. Superambulacrale Skelettstücke sind nicht vorhanden. In jedem Interradius, mit Ausnahme desjenigen des Steinkanals, befindet sich eine verhältnismäßig große POLISCHE Blase. Die Septen sind durchscheinend, unverkalkt und besitzen ihrem inneren freien Rande entlang einen kräftigen dorsoventralen Muskel.

Jederseits an jedem Septum sind die Genitalorgane in Form eines dicken Büschels von kurzen, verästelten Schläuchen befestigt, welche mit kleinen Eizellen gefüllt sind.

Die radialen Blinddärme entspringen gesondert, sind mächtig entwickelt und endigen in einem Abstände von 42—45 mm vom Scheibenzentrum, so daß das letzte Drittel des Armes frei von ihnen bleibt.

Die interradialen Blinddärme, deren vier vorhanden sind (in jedem Interradius mit Ausnahme desjenigen des Steinkanals je einer), fallen durch ihre reiche Entfaltung auf. Sie stellen reichverästelte und durch kuglige Auftreibungen traubenförmig aussehende Schläuche

dar, die über und zu den Seiten des Magens die interradianalen Bezirke der Scheibe zu beiden Seiten der interradianalen Septen ausfüllen und eine Länge von 20 mm erreichen.

## 2. *Odontaster penicillatus* (Philippi) und 3. *Odontaster grayi* (Bell).

### • Odontaster.

Wie in meiner Bearbeitung der Seesterne der »Belgica«-Expedition (1903) gebrauche ich auch hier den Gattungsnamen *Odontaster* in dem Sinne, daß er alle Odontasteriden umschließt, die auf jeder Mundecke nur einen, den beiden Mundeckstücken gemeinschaftlichen »Zahnstachel« besitzen. Die von VERRILL (1899) vorgenommene weitere Zerlegung der hierhin gehörigen Arten in die drei kleineren Gattungen *Acodontaster*, *Gnathaster* s. str. und *Odontaster* s. str. scheint mir zu gekünstelt um mich ihr anschließen zu können.

Im Magalhaens-Gebiete kommen zwei Arten vor, deren Synonymik aber in solche Unordnung geraten ist, daß sich ein näheres Eingehen darauf nicht umgehen läßt. Am längsten ist die Art bekannt, die PHILIPPI 1870 unter dem Namen *Goniodiscus penicillatus* in die Literatur eingeführt hat, freilich mit so unzulänglicher Beschreibung, daß ihre Zugehörigkeit zu *Odontaster* erst im Jahre 1898 durch MEISSNER nach einer Photographie des PHILIPPISCHEN Original-exemplars festgestellt werden konnte. Die zweite Art ist zuerst durch BELL 1881 unter dem Namen *Calliderma grayi* veröffentlicht und dann durch SLADEN 1889 mit Recht aus der Gattung *Calliderma* entfernt und zu den Odontasteriden (= *Gnathaster* Sladen) gestellt worden. Gleichzeitig beschrieb SLADEN eine neue Art aus dem magalhaensischen Gebiete unter dem Namen *Gnathaster pilulatus* und mußte damals diese Form für neu halten, da er nach der Beschreibung, die PHILIPPI von seinem *Goniodiscus penicillatus* gegeben hatte, unmöglich auf den Gedanken einer Identität beider Formen kommen konnte. Alsdann erschien 1891 PERRIERS Bearbeitung der Seesterne der französischen Cap Horn-Expedition. Hier werden die beiden an der Südspitze Amerikas lebenden Arten zwar bestimmt voneinander unterschieden, aber leider so in das System eingeordnet, daß die echte *grayi* Bell als neue Art unter dem Namen *Asterodon pedicellaris* Perrier erscheint, dagegen die zweite, mit *Gnathaster pilulatus* Sladen identische Art fälschlich für BELLS *grayi* angesehen und dementsprechend benannt wird. BELL (1893) hat dann versucht eine Aufklärung über diese und andre Odontasterarten herbeizu-

führen, wirft aber dabei gerade die beiden von PERRIER ganz mit Recht auseinandergehaltenen (wenn auch irrtümlich benannten) Arten in eine einzige Art zusammen, von der er dann wieder auf das hier ganz unzuverlässige Merkmal des Fehlens oder Vorhandenseins von Pedicellarien eine völlig unhaltbare zweite Art als *Odontaster pedicellaris* s. str. abtrennt. BELL übersieht dabei, daß PERRIERS *grayi* mit seiner (BELLS) *grayi* nicht übereinstimmt, sondern mit SLADENS *pilulatus*, den er irrtümlich für ein Synonym der von SMITH von den Kerguelen beschriebenen Art *Pentagonaster* (*Gnathaster* Sladen) *meridionalis* hält. Durch die meines Erachtens — und ich schließe mich darin ganz an SLADEN an — nirgends sicher begründete Annahme, daß *meridionalis* Smith nicht nur im Kerguelen-Gebiete (und nach neuen Funden auch an Victoria-Land<sup>1</sup>), sondern auch im Magalhaens-Gebiete lebt, ist weiterhin auch LEIPOLDT zu der allerdings nur mit großer Zurückhaltung geäußerten (LEIPOLDT, 1895, S. 632) Vorstellung gekommen, daß die ihm von der Vettor-Pisani-Expedition vorgelegenen und jetzt von mir nachuntersuchten Exemplare von *pilulatus* Sladen zu *meridionalis* Smith zu ziehen seien. Auch darin kann ich ihm nicht beipflichten, daß er PERRIERS *grayi* und *pedicellaris* ebenso wie vor ihm BELL für eine und dieselbe Art ansieht; er würde gewiß anderer Meinung gewesen sein, wenn er beide Formen nebeneinander hätte untersuchen können, was ihm aber nicht möglich war, weil die echte *grayi* in der Ausbeute der Vettor-Pisani-Expedition nicht vertreten ist. Dagegen bin ich ganz mit ihm darin einverstanden, daß *Gnathaster pilulatus* Sladen dieselbe Art ist, welche die Vettor-Pisani-Expedition von Porto Lagunas und Puerto Bueno heimgebracht hat. Nach dem Gesagten müssen in LEIPOLDTS Synonymik (1895, S. 620) alle Zitate gestrichen werden bis auf *Gnathaster pilulatus* Sladen 1889 und *Asterodon grayi* Perrier 1891.

Der von mir nicht geteilten Ansicht, daß die von LEIPOLDT untersuchten Tiere zu *Odontaster meridionalis* Smith gehören, hat sich endlich auch MEISSNER (1896) ohne weiteres angeschlossen, aber keine nähere Begründung dafür beigebracht. Zwei von den von MEISSNER untersuchten Exemplaren habe ich genau mit den LEIPOLDT-schen verglichen und ihre Identität feststellen können und gelange dadurch zu dem Schlusse, daß MEISSNERS *meridionalis* ebenso wie LEIPOLDTS *meridionalis* zu *pilulatus* Sladen gehören. Da aber später

<sup>1</sup> BELL, 1902, S. 216.

(1898) MEISSNER die Identität seiner Exemplare mit *PHILIPPIS penicillatus* erkannt hat, so muß der SLADENSche Artname *pilulatus* vor dem älteren PHILIPPISchen zurücktreten.

Aus alledem ergibt sich, daß die beiden in den magalhaensischen Gebiete lebenden *Odontaster*-Arten als *Odontaster penicillatus* (Philippi) und *Odontaster grayi* (Bell) bezeichnet werden müssen und ihre Synonymik<sup>1</sup> sich nunmehr folgendermaßen gestaltet:

*Odontaster penicillatus* (Philippi).

- 1870 *Goniodiscus penicillatus* Philippi, S. 268.  
 1889 *Gnathaster pilulatus* Sladen, S. 292—294, Taf. LVII, Fig. 5—7.  
 1891 *Asterodon grayi* Perrier, S. K 138—140.  
 1894 *Gnathaster grayi* Perrier, S. 2.  
 1895 *Odontaster meridionalis* Leipoldt, S. 620—633, Taf. XXXI, Fig. 8f, Taf. XXXII, Fig. 8a—c, g.  
 1896 *Odontaster meridionalis* Meissner, S. 93.  
 1898 *Odontaster penicillatus* Meissner, S. 394.  
 1899 *Gnathaster pilulatus* Verrill, S. 205.

*Odontaster grayi* (Bell).

- 1881 *Calliderma grayi* Bell, S. 95—96, Taf. VIII, Fig. 5.  
 1881 *Pentagonaster paxillosus* (non Gray) Bell<sup>2</sup>, S. 95.  
 1889 *Gnathaster grayi* Sladen, S. 286 und 750.  
 1891 *Asterodon pedicellaris* Perrier, S. K 135—138, Taf. XIII, Fig. 1a—c.  
 1893 *Odontaster grayi* (partim) Bell, S. 261.  
 1893 *Odontaster pedicellaris* Bell, S. 262.  
 1894 *Gnathaster pedicellaris* Perrier, S. 2 und 244.  
 1899 *Gnathaster pedicellaris* Verrill, S. 205.  
 1899 *Gnathaster grayi* Verrill, S. 205.

<sup>1</sup> In dieser Synonymik und ebenso in der nachher folgenden Zusammenstellung der Fundorte und der Maße beider Arten habe ich die neuesten Angaben von MEISSNER (1904, S. 19—20) unberücksichtigt lassen müssen, da er die beiden von mir hier auseinander gehaltenen Arten als eine einzige Art unter dem Namen *Odontaster penicillatus* (Philippi) zusammenfaßt und sich aus seinen Maßangaben (leider gibt er die Zahl der Randplatten nicht an) nur vermuten läßt, daß die meisten der ihm von der Hamburgischen Magalhaensischen Sammelreise vorliegenden Exemplare zu *Odontaster grayi* (Bell) gehören.

<sup>2</sup> BELL selbst (1893, S. 261) erklärt seinen *Pentagonaster paxillosus* für identisch mit *Odontaster grayi*.

Die schwedische Expedition nach den Magalhaensländern hat Exemplare beider Arten erbeutet, nämlich zwei Junge von *Odontaster penicillatus* und neun halbwüchsige und ein erwachsenes Tier von *Odontaster grayi*. Wenn man deren Fundorte mit allen andern bisher bekannten Fundorten beider Arten zusammenstellt, so ergibt sich, daß der seltener angetroffene, in Tiefen von 15—183 m lebende *O. penicillatus* vom östlichen Eingange der Magalhaensstraße durch diese hindurch bis zur Westseite Patagoniens geht und dort an der chilenischen Küste sein Gebiet nordwärts bis etwa 41° 30' s. Br. fortsetzt, dagegen südlich von Feuerland bis jetzt nicht gefunden worden ist. Andererseits kennen wir den in geringeren Tiefen von 0—35 m (meistens 10—30 m) hausenden und darum wohl auch häufiger erbeuteten *O. grayi* nicht nur aus der Magalhaensstraße und von den Falklandinseln, sondern auch von verschiedenen südlich von Feuerland gelegenen Fundstellen; sein nördlichster Fundort liegt unter 51° s. Br., der südlichste unter 55° 35' s. Br.; an der Westküste Patagoniens ist er bis jetzt noch nicht gefunden worden.

Im einzelnen sind die Fundorte der beiden Arten die folgenden:

*Odontaster penicillatus* (Philippi)<sup>1</sup>.

Cape Virgins, etwa 52° 20' s. Br.; 68° 20' w. L.; 101 m (SLADEN 1889).

Ostseite von Feuerland in der Bahia San Sebastian; 53° 13' s. Br.; 68° 31' w. L.; 97 m (PERRIER 1891).

In der Magalhaensstraße bei Cap Valentyn; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m (schwedische Expedition).

Puerto Bueno an der patagonischen Westküste; etwa 51° s. Br.; 74° 15' w. L.; 50—80 m (LEIPOLDT 1895).

Porto Lagunas (Westseite von Patagonien); etwa 45° 20' s. Br.; 73° w. L.; 50—80 m (LEIPOLDT 1895).

Calbuco (Chile); etwa 41° 45' s. Br.; 73° 40' w. L.; ? m (MEISSNER 1896).  
Lagartija-Insel bei Calbuco; 15 m (MEISSNER 1896).

Puerto Montt (Chile); etwa 41° 30' s. Br.; 73° w. L.; ? m (PHILIPPI 1870).

*Odontaster grayi* (Bell)<sup>1</sup>.

Falkland-Inseln (Port Edgar); etwa 51° s. Br.; 60° w. L.; 24 m (PERRIER 1891).

Magalhaensstraße, ohne nähere Angabe, zwischen 52° 20' bis 54° 10' s. Br. und 68° bis 75° w. L. (BELL 1881, PERRIER 1891).

Punta Arenas (= Sandy Point); 53° 10' s. Br.; 70° 54' w. L.; 16—18 m (BELL 1881, PERRIER 1891).

Puerto Harris; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m (schwedische Expedition, ein Exemplar).

Puerto Condor; etwa 54° s. Br.; 70° 8' w. L.; ? m (schwedische Expedition, ein Exemplar).

<sup>1</sup> S. Anmerkung 1 S. 44.

Beagle Canal; etwa 55° s. Br.; 67° bis 70° w. L.; 13—30 m (PERRIER 1891).  
Puerto Pantalón im Beagle Canal; 9. Mai 1896, am klippigen Ebbestrande  
(schwedische Expedition, zwei Exemplare).

Ushuaia im Beagle Canal; 54° 49' s. Br.; 68° 18' w. L.; 10 m (PERRIER 1891).

Ushuaia; 14. Februar 1896; 22—27 m (schwedische Expedition, sechs  
Exemplare).

Orange Bay, südlich von Feuerland; etwa 55° 30' s. Br.; 68° w. L.; 26 bis  
28 m (PERRIER 1891).

Gretton Bay, südlich von Feuerland; etwa 55° 35' s. Br.; 67° 30' w. L.;  
24—30 m (PERRIER 1891).

Ferner ein Fundort, den ich auf den mir zur Verfügung stehenden Karten  
des Magalhaensgebietes nicht finden und deshalb seine genauere Lage nicht ange-  
ben kann, nämlich: Canal der Wedell-Insel; 35 m (PERRIER, 1891).

An diese beiden subantarktischen Arten schließt sich dann wei-  
ter südwestlich, im antarktischen Bezirk, die von mir aus der Aus-  
beute der »Belgica« (1903, S. 21—22) von 71° 18' s. Br., 88° 2'  
w. L. aus 450 m Tiefe beschriebene Art *O. cremeus* an.

Zur näheren Kenntnis der beiden Arten *O. penicillatus* und *O.*  
*grayi* mögen die folgenden Beobachtungen dienen, die sich vorzugs-  
weise auf die von der schwedischen Expedition heimgebrachten  
jungen und halbwüchsigen Tiere beziehen.

## 2. *Odontaster penicillatus* (Philippi).

Taf. V, Fig. 4, 5.

Die beiden von der schwedischen Expedition erbeuteten jungen  
Tiere sind so klein, daß *R* an dem einen (Taf. V, Fig. 4, 5) nur 4,  
an dem andern nur 5 mm mißt. Um das Verhältnis von *r* : *R* und  
die Zahl der Randplatten in den verschiedenen Altersstadien dieser  
Art darzulegen, stelle ich in der folgenden Tabelle alles von mir  
selbst und von andern<sup>1</sup> darüber Beobachtete zusammen:

Bezeichnung des Exemplars	<i>R</i> in mm	<i>r</i> in mm	<i>r</i> : <i>R</i>	Zo <i>R</i> <sup>2</sup>
Kleinstes Exemplar der schwedischen Expedition . . . . .	4	2,5	1 : 1,60	5
Das andre Exemplar der schwedischen Expedition . . . . .	5	3	1 : 1,67	5
LEIPOLDTS junges Exemplar von Puerto Bueno . . . . .	6	3,5 <sup>3</sup>	1 : 1,71	5 (6uR)
MEISSNERS Exemplar <i>d</i> von Lagartija	12	6	1 : 2,00	11

<sup>1</sup> S. Anmerkung 1 S. 44.

<sup>2</sup> Zahl der oberen Randplatten ohne die unpaare.

<sup>3</sup> Durch einen Druckfehler steht bei LEIPOLDT, 1895, S. 630, *r* = 2 mm;  
obige Angabe *r* = 3,5 mm beruht auf meiner eignen Messung an demselben  
Exemplare.

Bezeichnung des Exemplars	$R$ in mm	$r$ in mm	$r : R$	$ZoR$
MEISSNERS Exemplar <i>b</i> von Calbuco .	21	10	1 : 2,10	13
MEISSNERS Exemplar <i>c</i> von Lagartija (mir vorliegend) . . . . .	23	10	1 : 2,30	13
PHILIPPIS Exemplar von Puerto Montt	24	14	1 : 1,71	11—12
LEIPOLDTS Exemplar <i>b</i> von Porto Lagunas . . . . .	26,5	12	1 : 2,21	14 <sup>1</sup>
SLADENS kleines Exemplar . . . . .	27	14,5	1 : 1,86	17
PERRIERS Exemplar . . . . .	27	12	1 : 2,25	18 (17)
MEISSNERS Exemplar <i>a</i> von Calbuco .	33	15	1 : 2,20	15
LEIPOLDTS Exemplar <i>a</i> von Porto Lagunas . . . . .	40	21	1 : 1,90	17 <sup>2</sup>
MEISSNERS Exemplar <i>b</i> von Lagartija	40	18	1 : 2,22	17
MEISSNERS Exemplar <i>a</i> von Lagartija (mir vorliegend) . . . . .	40	18	1 : 2,22	20 <sup>3</sup>
SLADENS großes Exemplar . . . . .	42	21	1 : 2,00	19

Aus dieser Tabelle ergibt sich, daß das Verhältnis von  $r : R$  von den kleinsten bis zu den größten Exemplaren sich zwischen 1 : 1,60 (Minimum) und 1 : 2,30 (Maximum) bewegt und im Durchschnitt bei den fünfzehn Exemplaren der Tabelle 1 : 2,05 beträgt. Bei den vier kleinsten Exemplaren von  $R = 4—12$  mm ist  $r : R$  im Durchschnitt 1 : 1,80 und bei den elf größeren von  $R = 21—42$  mm ist  $r : R$  durchschnittlich 1 : 2,07.

Die Zahl der oberen Randplatten (die unpaare nicht mitgezählt) beträgt schon bei dem kleinsten Exemplare von  $R = 4$  mm fünf; bei  $R = 12$  mm beträgt sie bereits 11 und steigt bei den größten Exemplaren bei  $R = 40—42$  mm auf 17—20.

Die oberen Randplatten stoßen bei den jungen Tieren ebenso wenig wie bei den alten in der dorsalen Medianlinie des Armes zusammen. Der große »Zahnstachel« jeder Mundecke ist bei den vorliegenden kleinen Exemplaren schon kräftig ausgebildet. Pedicellarien sind noch nicht vorhanden. Die primären Interradialplatten sind deutlich erkennbar und die einzelstehenden, einfach fingerförmigen Papulae beschränken sich in geringer Anzahl auf fünf radiale Bezirke, die nach außen von der selbst noch papulafreien Scheitelgegend liegen.

Bei den älteren Tieren können Pedicellarien auf den Ventrolateralplatten und an den dorsalen Paxillen auftreten; doch ist das keineswegs immer der Fall. So werden z. B. von SLADEN, PERRIER

<sup>1</sup> Auf S. 625 der LEIPOLDTSchen Abhandlung steht statt 14 irrtümlich 17.

<sup>2</sup> Nicht 16, wie LEIPOLDT S. 625 angibt.

<sup>3</sup> MEISSNER gibt 19 an; ich sehe aber an demselben Exemplar 20, von denen die letzte allerdings sehr klein ist.

und MEISSNER an den von ihnen untersuchten Exemplaren entweder keine Pedicellarien erwähnt oder (PERRIER) sogar ausdrücklich in Abrede gestellt, während LEIPOLDT sie bei den ihm und jetzt wieder mir vorliegenden größeren Exemplaren antraf; auch an den beiden von mir verglichenen MEISSNERSCHEN Exemplaren finde ich wenigstens auf einzelnen Ventrolateralplatten eine Pedicellarie.

Zur Anatomie der älteren Tiere kann ich nach unveröffentlichten Beobachtungen von LEIPOLDT das Folgende mitteilen. Die Rückenpaxillen haben meistens eine sechslappige Basis und übergreifen sich in der Regel gegenseitig mit den Enden ihrer basalen Lappen; doch können einzelne dieser Lappen so kurz sein, daß sie mit dem entsprechenden Lappen einer benachbarten Basis nicht mehr in Berührung kommen; in fünf interradianen, nach außen von dem Scheitelbezirke gelegenen Streifen haben die Paxillenbasen einen mehr abgerundeten Umriß. Die Madreporenplatte ist ein selbständiges Skelettstück. Die einfach fingerförmigen Papulae finden sich in allen Skelettlücken der Rückenhaut mit alleiniger Ausnahme der erwähnten interradianen Streifen und der nächsten Nachbarschaft der oberen Randplatten. Fast ausnahmslos steht in je einer der sechs um eine Paxillenbasis befindlichen Skelettlücken nur eine Papula; wo aber zwei oder drei Skelettlücken in eine zusammenfließen, finden sich dementsprechend zwei oder drei Papulae in der vereinigten Lücke. In jedem Interradius liegt eine POLISCHE Blase. Die interradianen Septen sind unverkalkt. Jederseits an jedem Septum ist ein Bündel von zahlreichen, verzweigten, mit halbkugeligen Ausbuchtungen besetzten, eng zusammengedrängten Genitalschläuchen befestigt, die in dem untersuchten Exemplare ( $R = 40$  mm) nur Samen enthielten. Die radialen Blinddärme entspringen gesondert und endigen bei  $R = 40$  mm in einem Abstände von 28 mm vom Scheibenmittelpunkte. Es sind fünf interradiale Blinddärme vorhanden, die eine mehrfach verzweigte und gelappte Form haben und eine Länge von 8,5 mm erreichen (bei  $R = 40$  mm).

### 3. *Odontaster grayi* (Bell).

Taf. V, Fig. 6, 7, 8, 9.

Maße der zehn mir vorliegenden und der drei früher bekannten<sup>1</sup> Exemplare:

<sup>1</sup> S. Anmerkung 1 S. 44.

Nr.	$R$ in mm	$r$ in mm	$r:R$	$ZoR^1$
1	10	7,5	1:1,33	5
2	11	8	1:1,37	5
3	11	8	1:1,37	6
4	13	9	1:1,44	6
5	13	9	1:1,44	6
6	14,5	9,5	1:1,53	7
7 <sup>2</sup>	15	8	1:1,87	10
8	15	10	1:1,50	8
9	17	11	1:1,54	8
10	18	12,5	1:1,44	9
11 <sup>3</sup>	19	12	1:1,58	10
12	42	26	1:1,61	12
13 <sup>4</sup>	47	29	1:1,62	13

Das Verhältnis von  $r:R$  schwankt demnach bei den 13 Exemplaren der Tabelle von 1:1,33 (Minimum) bis zu 1:1,87 (Maximum) und beträgt im Durchschnitt 1:1,54. Bei den drei kleinsten Exemplaren von  $R = 10 - 11$  mm ist  $r = R$  durchschnittlich 1:1,36, dagegen bei den beiden größten von  $R = 42 - 47$  mm, im Durchschnitt 1:1,62. Vergleicht man diese Werte von  $r:R$  mit denjenigen des *Odontaster penicillatus*, so ergibt sich, daß bei der vorliegenden Art die Arme sowohl bei den jungen wie bei den alten Tieren merklich kürzer sind und der Gesamtumriß des Körpers sich mehr einem Pentagon nähert.

Ein zweiter, durchgreifender Unterschied des *O. grayi* von *O. penicillatus* liegt in der verhältnismäßig geringeren Zahl der Randplatten. Denn während bei *O. penicillatus* schon bei  $R = 4$  mm fünf obere Randplatten (ohne die unpaare) vorhanden sind, wird diese Zahl bei *O. grayi* erst bei  $R = 10 - 11$  mm erreicht und während bei *O. grayi* auch die großen Exemplare von  $R = 42 - 47$  mm erst 12 - 13 besitzen, haben annähernd ebenso große Exemplare des *O. penicillatus* deren 17-20.

Ein dritter, freilich nicht immer scharf hervortretender Unterschied beider Arten prägt sich in der Granulation der oberen Randplatten bei den älteren Exemplaren aus. Bei *O. grayi* stoßen nämlich die Granula der aufeinander folgenden oberen Randplatten über der die einzelnen Randplatten trennenden Naht dicht zusammen, so-

<sup>1</sup> Ohne die unpaare obere Randplatte.

<sup>2</sup> Nr. 7 = BELLS *Calliderma grayi* 1881. Die obigen Ziffern sind aus BELLS Text entnommen; in seiner wahrscheinlich in doppelter Größe gezeichneten Abbildung ist  $R = 32$  mm,  $r = 19$  mm,  $r:R = 1:1,68$  und  $ZoR = 9$ .

<sup>3</sup> Nr. 11 = BELLS *Pentagonaster paxillosus* 1881.

<sup>4</sup> Nr. 13 = PERRIERS *Asterodon pedicellaris*. PERRIER gibt zwar 15 bis 17 Randplatten an, seine Abbildung aber zeigt nur 13.

daß diese Naht verdeckt wird; bei *O. penicillatus* aber bleiben die Granula jeder oberen Randplatte von denen der nächstfolgenden durch einen schmalen nackten Streifen getrennt und lassen so die erwähnte Naht freiliegen<sup>1</sup>.

Bei den jungen Tieren unterscheiden sich die oberen Randplatten des *O. grayi* aber auch noch in anderer Hinsicht von denjenigen des *O. penicillatus*. Bei letzterer Art nämlich stoßen die jederseitigen oberen Randplatten auch bei den jüngsten Exemplaren (von  $R = 4 - 6$  mm) nirgends in der dorsalen Medianlinie des Armes zusammen. Bei *O. grayi* aber berühren sich anfänglich (bei Exemplaren von  $R = 10 - 11$  mm) die vorletzte oder auch die drittletzte obere Randplatte in der dorsalen Mittellinie und erst bei größeren Exemplaren (von  $R = 13 - 47$  mm) reichen die Rückenpaxillen wie bei *O. penicillatus* bis zur Terminalplatte.

Die mir aus der Ausbeute der schwedischen Expedition vorliegenden neun jungen Tiere (Taf. V, Fig. 6, 7, 8, 9), deren  $R = 10 - 18$  mm mißt (Nr. 1—6 und 8—10 der Tabelle) gaben noch zu einigen weiteren Beobachtungen Gelegenheit. Der große »Zahnstachel« jeder Mundecke ist gut ausgebildet und der After deutlich erkennbar, von 5—7 kurzen Stachelchen überdeckt und meistens von vier, seltener von fünf paxillären Rückenplatten umstellt. Die primären Interradialplatten sind bei  $R = 10 - 17$  mm noch sicher zu erkennen, während sie bei  $R = 18$  mm wie bei den Erwachsenen ( $R = 42 - 47$  mm) nicht mehr deutlich sind. Die Radialplatten der Arme stehen bei den neun jungen Tieren in einer regelmäßigen Längsreihe. Die auch bei dieser Art dem Außenende einer primären Interradialplatte dicht anliegende, selbständige Madreporenplatte ist anfänglich (bei  $R = 10$  mm) mit ihrem Mittelpunkt genau  $1\frac{1}{2}$  mal so weit vom Außenrande des Körpers wie vom Zentrum entfernt; später aber nimmt der Abstand vom Außenrande schneller zu als der vom Zentrum, so daß er bei  $R = 18$  mm schon 1,78 mal und bei dem erwachsenen Tiere von  $R = 42$  mm 1,89 mal so groß ist wie der Abstand vom Zentrum.

Die einzeln stehenden, fingerförmigen Papulae beschränken sich auch bei dieser Art anfänglich auf fünf radiale, nach außen von dem Scheitelfelde gelegene Bezirke. Aber schon bei dem jüngsten der vorliegenden Tiere ( $R = 10$  mm) haben sie begonnen ihren Einzug

<sup>1</sup> SLADEN erwähnt dieses Verhalten auch schon in seiner Beschreibung des *Gnathaster pilulatus* (1889, S. 292) = *Odontaster penicillatus*.

in das Scheitelfeld zu halten; doch sind jetzt erst zwei Papulae in dem ganzen Scheitel vorhanden. Bei  $R = 11$  mm zähle ich im Scheitel bereits etwa zehn und bei  $R = 13$  mm schon etwa zwanzig Papulae; auch haben sich bei  $R = 13$  mm die fünf anfänglich kleinen radialen Papularbezirke weiter nach den Randplatten und nach der Armspitze hin ausgedehnt. Bei  $R = 14,5$ — $18$  mm ist die Verbreitung der Papulae schon dieselbe wie bei den alten Tieren, indem sie sich nunmehr in sämtlichen Lücken des Scheitelskelettes und außerhalb desselben so weit verbreitet finden, daß nur fünf schmale interradiale Streifen dauernd frei von ihnen bleiben.

Aus drei, vier oder fünf Stachelchen gebildete Pedicellarien kommen zwar bei den meisten, aber doch nicht bei allen jüngeren Exemplaren vor. Während ich sie bei Nr. 2, 4 und 6 vermisste, besitzt Nr. 1 je eine auf jeder der dem Munde zunächst gelegenen Ventrolateralplatte, aber noch keine auf dem Rücken. Bei Nr. 3 sind schon mehrere Ventrolateralplatten und auch einzelne Rückenplatten mit einer Pedicellarie ausgerüstet und ebenso verhält sich das Exemplar Nr. 5. Bei Nr. 8, 9 und 10 trifft das gleichfalls zu, doch ist die Zahl der damit ausgestatteten Ventrolateralplatten bald eine größere bald eine kleinere. Dementsprechend ist auch bei den alten Tieren die Häufigkeit dieser Organe großen individuellen Schwankungen unterworfen; so finde ich sie bei dem mir vorliegenden Exemplare von  $R = 42$  mm (= Nr. 12 der Tabelle) nur sehr sparsam auf einzelnen Ventrolateralplatten, während sie bei dem von PERRIER (1891 »*Asterodon pedicellaris*«) geschilderten Exemplare von  $R = 47$  mm (= Nr. 13 der Tabelle) sehr zahlreich auf den ventrolateralen Feldern angebracht sind.

In der inneren Organisation konnte ich bei dem geöffneten großen Exemplare von  $R = 42$  mm keine bemerkenswerten Unterschiede von *O. penicillatus* wahrnehmen.

#### 4. *Porania antarctica* E. A. Smith.

Taf. VI, Fig. 1.

LEIPOLDT, 1895, S. 588—589 (dort ist auch die ältere Literatur angeführt).

MEISSNER, 1896, S. 99.

LUDWIG, 1903, S. 22—24, Taf. II, Fig. 18—20.

MEISSNER, 1904, S. 17.

Die schwedische Expedition hat 29 Exemplare aus der Magalhaensstraße und aus dem Beagle-Canal (südlich von Feuerland) heimgebracht, nämlich:

25 Exemplare von Cap Valentyn, östlich von Punta Arenas; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Boden mit toten Schalen.

Drei Exemplare aus der Bahia inutil; 53° 30' s. Br.; 69° 45' w. L.; 23. Januar 1896; 36—55 m; Boden mit leeren Schalen.

Ein Exemplar von Ushuaia, im Beagle Canal; 54° 49' s. Br.; 68° 18' w. L.; 14. Februar 1896; 22—27 m; Ton- und Algenboden.

Diese Fundorte liegen in dem schon bekannten Verbreitungsgebiete der Art (LUDWIG 1903, S. 22), das sich nach MEISSNER (l. c. 1896) an der chilenischen Seite der Südspitze Amerikas nordwärts bis Calbuco (41° 45' s. Br.) ausdehnt.

Maße von 19 von der schwedischen Expedition erbeuteten Exemplaren:

Nr.	$R$ in mm	$r$ in mm	$r : R$
1	4,5	2,5	1 : 1,80
2	5	2,75	1 : 1,82
3	5,5	3	1 : 1,83
4	6	3	1 : 2,00
5	6	3,25	1 : 1,85
6	6,5	3,25	1 : 2,00
7	7	3,5	1 : 2,00
8	7	4	1 : 1,75
9	7,5	3,75	1 : 2,00
10	8	4	1 : 2,00
11	8,5	4,25	1 : 2,00
12	9	4,25	1 : 2,16
13	9	4,5	1 : 2,00
14	10	5	1 : 2,00
15	11	5,5	1 : 2,00
16	12	6	1 : 2,00
17	16	7	1 : 2,29
18	18	9	1 : 2,00
19	19	9	1 : 2,11

Bei diesen 19 jungen und halbwüchsigen Tieren von  $R = 4,5$  mm bis  $R = 19$  mm (erwachsene hat die schwedische Expedition nicht heimgebracht) ist  $r : R$  im Minimum 1 : 1,75, im Maximum 1 : 2,29, im Durchschnitt 1 : 2,04.

Zur Ergänzung meiner Beschreibung eines jungen Tieres von  $R = 9$  mm (1903, S. 22—24, Taf. II, Fig. 18—20) habe ich das Skelett des Scheibenrückens bei dem jüngsten der jetzt vorliegenden Exemplare, dessen  $R$  nur 4,5 mm mißt, näher untersucht. Dasselbe unterscheidet sich in seinem Scheitelbezirke (Taf. VI, Fig. 1) von dem erwähnten Exemplare der »Belgica«-Expedition durch eine geringere Anzahl von Connectivplättchen und von sekundären isolierten Kalkplättchen; auch sind die primären Radialplatten noch nicht dreilappig, sondern fünfplappig umrandet. Des Näheren stehen die Centroradialia jetzt noch in direkter Verbindung mit den primären Interradialplatten

und die Brücken zwischen den primären Interradialplatten und den primären Radialplatten sind erst aus je einem einzigen Connectivplättchen gebildet. Die Afteröffnung ist bereits von einer Gruppe freier Stachelchen umringt. Die Papulae sind noch in keines der fünf sekundären (interradialen) Scheitelfelder eingerückt und in den fünf Radialfeldern des Scheitels ist erst je eine Papula zur Ausbildung gelangt.

Zur innern Anatomie bemerke ich an der Hand des größten der vorliegenden Exemplare (Nr. 19 der Tabelle), daß in jedem der fünf Interradien eine ziemlich große POLISCHE Blase vorhanden ist, daß ferner die interradialen Septen in der Nähe des Scheibenrandes durchbrochen sind, daß endlich die radialen Blinddärme gesondert entspringen und die interradialen Blinddärme sehr kräftig entwickelt sind; von letzteren sind fünf vorhanden, die sich in je zwei gabeln und durch zahlreiche, kugelige Ausbuchtungen fast traubenförmig aussehen. Die Genitalorgane bilden zehn Büschel von kurzen Schläuchen, die noch keine reifen Geschlechtsprodukte enthalten und an der Rückenwand des Körpers rechts und links von der durchbrochenen Stelle der Septen befestigt sind.

### 5. *Cycethra verrucosa* (Philippi).

Taf. VI, Fig. 2, 3.

PHILIPPI, 1857, S. 132—133 (*Goniodiscus verrucosus*).

LEIPOLDT, 1895, S. 602—606, Taf. XXXI, Fig. 4 (*Cycethra nitida*).

LEIPOLDT, 1895, S. 606—609 (*Cycethra electilis*).

MEISSNER, 1896, S. 95—96 (*Cycethra simplex*).

MEISSNER, 1896, S. 96 (*Cycethra simplex* forma *subelectilis*).

MEISSNER, 1898, S. 394 (*Goniodiscus verrucosus* Philippi).

BELL, 1902, S. 215—216 (*Cycethra simplex*) (dort ist auch die ältere Literatur aufgeführt).

MEISSNER, 1904, S. 14—15 (*Cycethra verrucosa*).

Von dieser in ihrer Variabilität mit *Sporasterias antarctica* wett-eifernden Art hat die schwedische Expedition im ganzen 13, meist jugendliche Exemplare heimgebracht, über deren Maße und Randplattenzahl die folgende Tabelle Auskunft gibt:

Nr.	R in mm	r in mm	r : R	ZoR <sup>1</sup>	ZuR <sup>2</sup>
1	1,6	1	1 : 1,60	2	2
2	4	2,5	1 : 1,60	3	4
3	4,5	2,5	1 : 1,80	5	6
4	6	3,5	1 : 1,71	7	7

<sup>1</sup> = Zahl der oberen Randplatten.

<sup>2</sup> = Zahl der unteren Randplatten.

Nr.	<i>R</i> in mm	<i>r</i> in mm	<i>r</i> : <i>R</i>	<i>ZoR</i>	<i>ZuR</i>
5	7	4,5	1:1,55	8	9
6	8	5	1:1,60	8	9
7	9,5	5	1:1,90	9	9
8	10,5	5,5	1:1,91	11	11
9	11	6	1:1,83	11	11
10	14	5	1:2,80	15	15
11	20	11	1:1,82	12	13
12	30	12	1:2,50	18	18
13	40	11	1:3,64	26—32	26—32

Was die Fundorte angeht, so fallen sie alle in das schon bekannte, weit ausgedehnte, zirkumpolare Verbreitungsgebiet der Art. Die einzelnen Exemplare verteilen sich auf folgende Örtlichkeiten:

Drei junge Exemplare von Punta Arenas in der Magalhaensstraße; 53° 10' s. Br.; 70° 54' w. L.; 2. Dezember 1895; am Ebbstrand auf Sand und Steinen.

Ein junges Exemplar, ebenfalls von Punta Arenas; 14. Dezember 1895; 27 m; Boden mit toten Schalen.

Ein großes Exemplar von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m; Geröll mit leeren Schalen.

Ein halbwüchsiges Exemplar von Rio Condor, Magalhaensstraße; 54° s. Br.; 70° 8' w. L.; 26. Februar 1896; 91 m; Boden mit leeren Schalen.

Drei junge Exemplare aus der Borja-Bay, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 33' s. Br.; 72° 30' w. L.; 7. April 1896; 18 m; Algenboden.

Ein junges Exemplar aus der Fortescue-Bay, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 42' s. Br.; 72° w. L.; 25. März 1896, 18—22 m; Algenboden.

Ein halbwüchsiges Exemplar von Harberton Harbour, im Beagle-Canal, südlich von Feuerland); 54° 33' s. Br.; 67° 21' w. L.; 2. Mai 1896; 15 m; Algenboden.

Ein mittelgroßes schlecht erhaltenes Exemplar von Puerto Toro, an der Ostseite der Navarin-Insel, südlich von Feuerland; 55° 5' s. Br.; 67° 6' w. L.; 8. Februar 1896; am Ebbstrand.

Ein junges Exemplar von Isla Nueva, südlich von Feuerland; 55° 12' s. Br.; 66° 40' w. L.; 7. Februar 1896; 15 m; Geröll mit leeren Schalen.

Die jungen Tiere, die zum Teil noch kleiner sind als die jüngsten bisher bekannten, geben zu einigen Bemerkungen Veranlassung. Bei dem jüngsten Exemplare, dessen *R* nur 1,6 mm mißt, stoßen im Scheitelskelett (Taf. VI, Fig. 3) die verhältnismäßig recht großen, schildförmigen primären Interradialplatten, mit ihren proximalen Seitenlappen sich ein wenig übergreifend, im Umkreis des Scheitelfeldes zusammen. Ob die Madreporenplatte schon angelegt ist, ließ sich nicht sicher erkennen. Im Scheitelfeld liegt eine fünf-lappige (die Lappen radial gerichtet) Zentralplatte, die keine feste Verbindung mit den primären Interradialplatten eingeht. Der eine

der fünf Ränder der Zentralplatte buchtet sich etwas tiefer ein um Raum für die Afteröffnung zu geben, die selbst von zwei winzigen Kalkplättchen flankiert wird. Die primären Radialplatten sind kaum halb so groß wie die primären Interradialplatten, liegen nach außen von denselben und sind ohne direkte Verbindung mit ihnen. Es sind erst zwei obere und zwei untere Randplatten vorhanden und das ganze Armrückenskelett besteht erst aus zwei Radialplatten (der zweiten und der dritten). Die Terminalplatte ist quer trapezförmig mit abgerundeten Ecken. Die Bestachelung der Platten verhält sich bei diesem jüngsten Tiere so, daß die Zentralplatte vier, die primären Interradialplatten sechs bis acht, die primären Radialplatten drei, die zweiten Radialplatten zwei, die dritten Radialplatten ein, die erste obere und die erste untere Randplatte je drei und die zweite obere und die zweite untere Randplatte je zwei Stachelchen tragen; die Terminalplatte trägt auf ihrer dorsalen Oberfläche, auf den Seitenrändern und am distalen Rande zusammen etwa 20 Stachelchen.

Vergleicht man den Bau dieses jugendlichen Scheitelskelettes mit dem anderer Seesterne, so ergibt sich eine auffallende Ähnlichkeit mit Arten der Gattung *Asterina*, z. B. mit den von mir bei Jungen von *Asterina gibbosa* (1897, Taf. IX, Fig. 1) gefundenen Verhältnissen. Diese Ähnlichkeit wird beim weiteren Wachstum des jungen Tieres noch ausgeprägter, denn bei den beiden Exemplaren Nr. 2 und Nr. 3 der Tabelle, deren *R* 4, bez. 4,5 mm (Taf. VI, Fig. 2) mißt, haben die primären Radialplatten die primären Interradialplatten auseinandergedrängt und beteiligen sich nunmehr an der Umrandung des Scheitelfeldes. In letzterem liegen jetzt außer der Zentralplatte zahlreiche, kleine sekundäre Plättchen, unter denen sich zehn größere, nämlich fünf zentroradiale und fünf centrinterradiale, unterscheiden lassen (Taf. VI, Fig. 2). Die Radialia des Armes bilden keine regelmäßige Längsreihe mehr, ebensowenig die jetzt aufgetretenen Adradialia und Dorsolateralia; aber interr radial folgt auf jede primäre Interradialplatte eine zur ersten oberen Randplatte führende geschlossene Reihe von drei Dorsolateralplatten. Die Madreporplatte ist jetzt deutlich als eine selbständige Plattenanlage in einer Einbuchtung des distalen Randes der betreffenden primären Interradialplatte zu erkennen. Das Scheitelfeld stimmt nunmehr mit den Jungen von *Asterina gibbosa*, wie ich sie 1897, Taf. IX, Fig. 2, 3, 5 abgebildet habe, überein und erinnert auch an das in der vorliegenden Abhandlung (Taf. VI, Fig. 4) abgebildete Scheitelskelett einer jungen *Asterina fimbriata*.

Von den erst zu zwei vorhandenen oberen und unteren Randplatten des jüngsten Tieres ( $R = 1,6$  mm) waren die ersten mit drei, die zweiten mit zwei Stachelchen bewehrt, aber schon bei den nächstälteren Jungen ( $R = 4$  mm und  $R = 4,5$  mm) sind sie mit zahlreichen Stachelchen ausgerüstet. Die Platten selbst sind anfänglich länger als breit und werden erst später breiter als lang.

Bei dem jüngsten Tiere ( $R = 1,6$  mm) (Taf. VI, Fig. 3) sind noch gar keine Papulae zur Ausbildung gelangt. Bei den nächstälteren ( $R = 4$  mm und  $R = 4,5$  mm) ist das Scheitelfeld (Taf. VI, Fig. 2) auch noch frei von ihnen, während sie außerhalb desselben bereits aufgetreten sind. Bei noch etwas älteren Jungen ( $R = 6$  mm und  $R = 8$  mm) sind sie auch in das Scheitelfeld eingerückt und bei Exemplaren von  $R = 9,5$ —11 mm steht in jeder Skelettlücke des Arm- und Scheibenrückens mit Ausnahme von fünf schmalen interradiären Streifen je eine (nur ausnahmsweise einmal zwei) Papula.

Die Bewaffnung der Adambulacralplatten besteht bei dem jüngsten Exemplare ( $R = 1,6$  mm) nur aus einem ambulacralen und einem subambulacralen Stachel, die miteinander eine Querreihe bilden. Dieser Zustand wird später in der Nähe der Armspitze festgehalten, im proximalen Armabschnitt aber tritt schon bei den Exemplaren Nr. 2 und Nr. 3 zu dem ambulacralen Stachel noch ein zweiter, adoral von ihm gelegener Ambulacralstachel hinzu und die Zahl der subambulacralen steigt ebenfalls auf zwei (selten auf drei). Weiterhin, z. B. bei dem Exemplare Nr. 6, haben die ersten Adambulacralplatten sogar drei ambulacrale und drei subambulacrale Stacheln, aber die folgenden Adambulacralplatten besitzen nur zwei ambulacrale und drei subambulacrale Stacheln und nach der Armspitze hin rückt der adorale der beiden ambulacralen Stacheln auf die ventrale Plattenoberfläche und stellt sich hier mit den drei subambulacralen in eine Querreihe. Die Exemplare Nr. 7, 8 und 9 machen davon insofern eine Ausnahme als sie auch im proximalen Armabschnitt nur einen ambulacralen und zwei subambulacrale Stacheln besitzen. Bei Exemplaren von  $R = 14$ , 20 und 40 mm, Nr. 10, 11 und 13 der Tabelle, zählt man auf den proximalen Adambulacralplatten stets zwei ambulacrale (einen adoralen und einen aboralen) und zwei oder drei in einer Querreihe stehende subambulacrale Stacheln; gegen die Armspitze hin rückt auch bei ihnen der adorale Ambulacralstachel in die subambulacrale Querreihe.

Die Mundeckstücke haben an ihrem ambulacralen Rande anfänglich (bei  $R = 1,6$  mm) erst drei gegen den Mund hin an Größe zunehmende Stacheln. Bald jedoch, schon bei Exemplaren von  $R = 4$  oder  $4,5$  mm, ist die bei den erwachsenen Tieren am häufigsten beobachtete Zahl von vier Stacheln erreicht, die mitunter, z. B. bei Nr. 6 und Nr. 11, auf fünf steigen kann. Auf dem distalen Teile der Ventralfläche der Mundeckstücke steht zuerst (bei  $R = 1,6$  mm) nur ein Stachel, zu dem sich aber schon frühzeitig, z. B. bei den Exemplaren Nr. 2 und Nr. 3 und bei Nr. 6—9, noch einer oder zwei (selten drei) hinzugesellen, die dann zusammen eine bogenförmige, mit der Konkavität des Bogens gegen die Sutura gerichtete Gruppe bilden.

Während das kleinste Exemplar noch keine Längsreihe von Ventrolateralplatten besitzt, besteht bei dem Exemplare Nr. 2 die erste ventrolaterale Längsreihe schon aus vier und bei dem Exemplare Nr. 3 schon aus sechs Platten, die in ihrer Lagerung den vier, bez. sechs ersten Adambulacralplatten entsprechen. Auch ist bei diesen beiden Exemplaren schon eine zweite, jüngere Ventrolateralreihe zwischen der ersten Längsreihe und den unteren Randplatten in Entwicklung begriffen; sie besteht bei dem Exemplare Nr. 2 aus einer und bei dem Exemplare Nr. 3 aus drei Platten. Beim weiteren Wachstum des Tieres entstehen die neuen ventrolateralen Längsreihen stets an den unteren Randplatten, während sich die alten Längsreihen zugleich in der Richtung nach der Armspitze verlängern, ohne diese aber jemals völlig zu erreichen. Die Bewaffnung der Ventrolateralplatten besteht anfänglich aus ein oder zwei, dann aus drei und bei großen Tieren, z. B. dem mit sieben ventrolateralen Längsreihen von Platten ausgestatteten Exemplar Nr. 13, aus drei bis fünf kurzen, stumpfen Stachelchen, die den subambulacralen der Adambulacralplatten ähnlich sind.

Da nach MEISSNERS (1904, S. 15) Entdeckung die *Cycethra verrucosa* ihre Brut in ähnlicher Weise pflegt wie *Sporasterias antarctica* und eine Anzahl anderer Arten (vgl. meine Zusammenstellung 1904) und schon bei einer Größe von  $R = 8$ — $12,5$  mm fortpflanzungsfähig wird, so schien es mir von besonderem Interesse die Geschlechtsorgane näher zu untersuchen. Bei einem weiblichen Exemplare von  $R = 10,5$  mm (Nr. 8 der Tabelle) fand ich in den zahlreichen, kugeligen Ovarialschläuchen, die in jedem Interradius nach außen von dem pfeilerförmigen Septum in zwei dichten Büscheln angebracht sind, je 6—10 Eizellen von ungleichem Alter, von denen die größten

schon sehr dotterreich geworden sind und einen Durchmesser von 0,6 mm haben. Bei dem von LEIPOLDT als *Cycethra nitida* bezeichneten größeren Exemplare von  $R = 34$  mm bestehen die Genitalorgane ebenfalls aus fünfmal zwei dichten Büscheln von zahlreichen, nunmehr in Form von kurzen, zylindrischen Röhren auftretenden Ovarialschläuchen, die eine große Menge von Eizellen der verschiedensten Altersstadien bis zu solchen von 0,57 mm Durchmesser enthalten. Diese Größe der noch in den Ovarien befindlichen Eier stimmt sehr gut zu der von MEISSNER festgestellten Brutpflege. Seine Exemplare waren am 17. Juli an den Falkland-Inseln gesammelt. Das erwähnte LEIPOLDT'sche Exemplar war Ende November oder Anfang Dezember bei Porto Lagunas, das vorliegende Exemplar Nr. 8 der schwedischen Expedition war am 2. Dezember bei Punta Arenas erbeutet worden. Aus diesen Daten scheint mir der Schluß gerechtfertigt, daß die Art zwei Brutperioden im Jahre hat, die eine im Dezember, die andre im Juli, und dadurch ein Seitenstück zu der antarktischen *Cucumaria crocea* Lesson liefert, bei welcher ich sogar drei Brutperioden im Jahre wahrscheinlich machen konnte (vgl. meine magalhaensischen Holothurien 1898, S. 24).

Zur inneren Anatomie der Art möchte ich schließlich bemerken, daß die interradianalen Septen in Form von frei durch die Leibeshöhle gehenden, verkalkten Pfeilern ausgebildet sind, die in Form und Stellung vollkommen mit denen der Gattung *Asterina* übereinstimmen. Auch das erinnert an *Asterina*, daß die gesondert über je einer kräftigen radialen Ausbuchtung des Magens entspringenden, ziemlich langen radialen Blinddärme mit wohlentwickelter TIEDEMANN'Scher Tasche ausgestattet und daß fünf kurze, gelappte, auf die Scheitelgegend beschränkte interradianale Blinddärme vorhanden sind. Ferner fehlt wie bei *Asterina gibbosa* im Interradius des Steinkanals das links vom Steinkanal gelegene TIEDEMANN'Sche Körperchen, während die andern Interradien je zwei eng zusammengerückte TIEDEMANN'Sche Körperchen besitzen. Während *Asterina gibbosa* nur eine POLISCHE Blase besitzt, scheinen diese Organe bei *Cycethra verrucosa* sogar gänzlich in Wegfall gekommen zu sein.

Aus alledem und aus der schon oben erwähnten Ähnlichkeit des jungen Scheitelskelettes mit demjenigen von *Asterina* sowie aus dem Umstande, daß man bei *Cycethra* auch im Baue des erwachsenen Rückenskelettes der Arme bei dessen Innenansicht eine radiale und jederseits davon eine adradiale und eine Anzahl dorsolateraler Plattenreihen, wenn auch nicht von derselben Regelmäßigkeit der Anord-

nung wie bei *Asterina* unterscheiden kann, glaube ich den Schluß ableiten zu dürfen, daß die Gattung *Cycethra* mitsamt ihren Verwandten (*Ganeria*, *Lebrunaster*, *Radiaster*) ihre nächsten Beziehungen bei den Asteriniden haben und von SLADEN (1889) ganz mit Recht mit dieser Familie vereinigt worden sind. Dagegen scheinen mir die Gründe, aus welchen PERRIER (1894, S. 171) sie von den Asteriniden getrennt und darauf die besondere Familie der Ganeriidae gegründet hat, von geringerem Gewichte zu sein.

### 6. *Asterina fimbriata* Edm. Perrier.

Taf. V, Fig. 10—13, Taf. VI, Fig. 4, 5.

PERRIER, 1875, S. 307—308.

BELL, 1881, S. 97.

STUDER, 1884, S. 41.

PERRIER, 1891, S. K 111—112, Taf. XII, Fig. 5 a, 5 b.

LEIPOLDT, 1895, S. 594.

MEISSNER, 1896, S. 97.

MEISSNER, 1904, S. 16.

Die Art war bis jetzt schon von den Falkland-Inseln, aus der Magalhaensstraße und südlich von Feuerland sowie von der Westseite Patagoniens und der chilenischen Küste nördlich bis Calbuco bekannt, wie sich aus der folgenden Zusammenstellung aller seitherigen Fundorte ergibt:

Port Stanley, Falkland-Inseln (MEISSNER 1904).

Punta Arenas (= Sandy Point), Magalhaensstraße; 53° 10' s. Br.; 70° 54' w. L. (BELL 1881, MEISSNER 1896).

Tuesday Harbour, Desolation Island, westlicher Ausgang der Magalhaensstraße; etwa 52° 50' s. Br.; 74° 30' w. L. (STUDER 1884).

Puerto Churruca, westlicher Ausgang der Magalhaensstraße; 53° 4' s. Br.; 73° 56' w. L. (MEISSNER 1904).

Borja Bay, Magalhaensstraße; 53° 33' s. Br.; 72° 30' w. L. (BELL 1881).

Cockle Cove<sup>1</sup> (BELL 1881).

Beagle-Canal, südlich von Feuerland (MEISSNER 1904).

Harberton Harbour, im Beagle-Canal; 54° 53' s. Br.; 67° 21' w. L. (MEISSNER 1904).

Orange-Bay, südlich von Feuerland; etwa 55° 30' s. Br.; 68° w. L. (PERRIER 1891).

Insel Navarin, südlich von Feuerland (MEISSNER 1904).

Puerto Toro, an der Navarin-Insel, südlich von Feuerland; 55° 5' s. Br.; 67° 6' w. L. (MEISSNER 1904).

Puerto Pantalón, Südküste von Feuerland (MEISSNER 1904).

<sup>1</sup> Wahrscheinlich in der Magalhaensstraße, aber auf den mir zur Verfügung stehenden Karten nicht angegeben.

Puerto Bueno, Westküste von Patagonien;  $51^{\circ}$  s. Br.;  $74^{\circ} 15'$  w. L. (LEIPOLDT 1895).

Porto Lagunas, Westküste von Patagonien; etwa  $45^{\circ} 20'$  s. Br.;  $73^{\circ}$  w. L. (LEIPOLDT 1895).

Chonos-Archipel;  $44-46^{\circ}$  s. Br.;  $74^{\circ}$  w. L. (LEIPOLDT 1895).

Chiloë;  $42^{\circ}-43^{\circ} 30'$  s. Br.;  $74^{\circ}$  w. L. (PERRIER 1875, LEIPOLDT 1895).

Calbuco (Chile); etwa  $41^{\circ} 45'$  s. Br.;  $73^{\circ} 40'$  w. L. (MEISSNER 1896).

Von der schwedischen Expedition wurden im ganzen 28 Exemplare in der Magalhaensstraße und südlich von Feuerland erbeutet, die sich folgendermaßen auf die einzelnen Fundorte verteilen:

Zwei Exemplare von Punta Arenas; 5. Dezember 1895; 9–36 m; Boden mit toten Schalen.

Ein Exemplar von dem gleichen Orte; 16. Dezember 1895; 36 m; Boden mit toten Schalen.

Drei Exemplare von Cap Valentyn, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 25'$  s. Br.;  $70^{\circ} 40'$  w. L.; 12 März 1896; 183 m; Geröll mit leeren Schalen.

Sieben Exemplare von Puerto Harris, Eingang des Admiralty Sound, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 50'$  s. Br.;  $70^{\circ} 24'$  w. L.; 11. März 1896; 27 m; Geröll mit leeren Schalen.

Vier Exemplare aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 30'$  s. Br.;  $69^{\circ} 30'$  w. L.; 23. Januar 1896; 20–27 m; Geröll und Korallineen.

Ein Exemplar von der Forteseue Bay, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 42'$  s. Br.;  $72^{\circ}$  w. L.; 25. März 1896; 18–22 m; Algenboden.

Neun Exemplare von Puerto Churruca, westlicher Ausgang der Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 4'$  s. Br.;  $73^{\circ} 56'$  w. L.; 26. März 1896; 36 m; Algenboden mit toten Schalen.

Ein Exemplar von Harberton Harbour, im Beagle-Canal, südlich von Feuerland;  $54^{\circ} 53'$  s. Br.;  $67^{\circ} 21'$  w. L.; 11. Mai 1896; 11 m; Algenboden.

Die Art lebt in Tiefen von 0 (Ebbestrand) bis 183 m und scheint am häufigsten in 8–50 m vorzukommen; sie bevorzugt harten Boden mit Algen. Im Leben ist sie oben ziegelrot (MEISSNER) oder orangefarben (schwedische Expedition).

Die sämtlichen von der schwedischen Expedition gefundenen Exemplare sind jüngere oder halbwüchsige Tiere; denn keines von ihnen erreicht die von PERRIER (1875) und LEIPOLDT (1895) angegebene Maximalgröße von  $R = 10-11$  mm. Die folgende Tabelle gibt eine Übersicht über die Maße und die Zahl der unteren Randplatten und der Adambulacralplatten von zehn Exemplaren:

Nr.	$R$ in mm	$r$ in mm	$r : R$	$ZuR$	$ZAd^1$
1 <sup>2</sup>	2,75	2,25	1 : 1,22	4	8
2	3	2,5	1 : 1,20	4	9
3	3,5	3	1 : 1,17	5	10
4	3,75	2,75	1 : 1,36	5	11
5	4	3,5	1 : 1,14	6	12
6 <sup>2</sup>	5	4	1 : 1,25	6	12
7	5,5	4,5	1 : 1,22	7	14
8	5,5	3,5	1 : 1,57	8	15
9	6	5	1 : 1,20	7	15
10	6,5	4,5	1 : 1,44	9	16

Aus der Tabelle ergibt sich für die noch nicht ganz erwachsenen Tiere das durchschnittliche Verhältnis von  $r : R = 1 : 1,28$  (im Minimum  $1 : 1,17$ , im Maximum  $1 : 1,57$ ), was mit den früheren Angaben von PERRIER und LEIPOLDT im Einklang steht.

Um die Entwicklung des Skelettes mit den früher von mir (1897, S. 215—235) bei *Asterina gibbosa* beobachteten Verhältnissen zu vergleichen, benutzte ich namentlich das kleinste der vorliegenden Exemplare von  $R = 2,75$  mm (Nr. 1 der Tabelle) (Taf. V, Fig. 12, 13). Das Scheitelskelett dieses jungen Tieres (Taf. VI, Fig. 4) entspricht durchaus dem eines jungen, ungefähr gleich großen ( $R = 2, 3$  mm) Exemplars von *Asterina gibbosa* (vgl. l. c., Taf. IX, Fig. 3). Die primären Radialplatten, die primären Interradialplatten, die Zentralplatte und die fünf Centroradialplatten verhalten sich in beiden Fällen ganz gleich. Die Madreporenplatte ist auch hier ein selbständiges Skelettstück, das in einer Einbuchtung des distalen Randes der betreffenden primären Interradialplatte liegt. Außerhalb des Scheitelskelettes (Taf. VI, Fig. 5) läßt sich in der Mittellinie des Armes eine Längsreihe von Radialplatten unterscheiden, an welche sich jederseits eine gleichfalls bis zur Terminalplatte reichende Reihe von Adradialplatten anschließt; ferner wird der Raum zwischen den Adradialplatten und den oberen Randplatten von zwei Längsreihen von Dorsolateralplatten ausgefüllt. Während später alle diese Platten durch die Entwicklung der Papulae mehr oder weniger auseinanderweichen, schließen sie jetzt noch ziemlich dicht zusammen. Nur zwischen jeder primären Radialplatte, der ihr benachbarten primären Interradialplatte und der ersten Adradialplatte befindet sich eine etwas größere Skelettlücke, die ich bei *Asterina gibbosa* und andern Seesternen (1897, S. 217) als Armfeld bezeichnete. In diesen Arm-

<sup>1</sup> = Zahl der Adambulacralplatten einer Armseite.

<sup>2</sup> Die beiden Exemplare Nr. 1 und Nr. 6 wurden zu den photographischen Abbildungen (Taf. V, Fig. 10, 11, 12, 13) benutzt.

feldern hat sich jetzt auch schon je eine Papula ausgebildet, während sonst noch nirgends Papulae wahrzunehmen sind. Ein etwas größeres junges Tier von  $R = 3$  mm (Nr. 2 der Tabelle) verhält sich ganz ebenso. Diese Organe treten demnach bei der vorliegenden Art primär genau an denselben zehn Stellen auf, wie bei *Asterina gibbosa* und wie dort beanspruchen sie erst später auch andre Skelettlücken des Armrückens und des Scheitelfeldes mit Ausnahme von fünf schmalen, interradianen, nach außen von dem Scheitelbezirk gelegenen Streifen, die stets papulafrei bleiben. Auch in der Anlage der oberen und der unteren Randplatten stimmt die vorliegende Art ganz mit der mittelmeerischen überein und ebenso verhält es sich mit den Ventrolateralplatten.

Was die Bestachelung der Skelettplatten des jungen Tieres angeht, so besitzen die Mundeckplatten schon dieselben vier Stacheln wie die alten Tiere. Die Adambulacralplatten, von denen erst acht vorhanden sind, tragen einen ambulacralen und einen subambulacralen Stachel. Von den Ventrolateralplatten sind die beiden an die Mundeckstücke angrenzenden noch unbewaffnet, die andern haben je einen Stachel. Die unteren Randplatten sind am freien Rande mit vier Stacheln besetzt. Die Rückenplatten sind mit einem oder mehreren kleinen Stachelchen ausgerüstet.

Zur inneren Anatomie der mittelgroßen und erwachsenen Tiere will ich zunächst nur bemerken, daß fünf gut entwickelte, gelappte interradianale Blinddärme vorhanden sind und die interradianalen Septen, wie bei andern Arten der Gattung, frei durch die Leibeshöhle hindurchtretende, verkalkte Pfeiler darstellen. Randwärts von dem dorsalen Ende dieser Pfeiler sind an die Rückenwand des Körpers die fünf Paare von Genitalorganen befestigt, die zu einigen weiteren Bemerkungen Veranlassung geben. Erstens sind die Genitalorgane in ihrer Form bei den beiden Geschlechtern auffallend verschieden. Während sie bei den Männchen ein Büschel von zahlreichen, kurzen, ein- oder zweimal gegabelten, zylindrischen Schläuchen darstellen, die zur Fortpflanzungszeit eine Dicke von 0,33—0,4 mm haben, besteht bei den Weibchen jedes der zehn Genitalorgane nur aus zwei oder drei kugeligen Säckchen. Ähnliche Fälle von sexueller Differenz in Zahl und Form der Genitalschläuche sind nun bereits bei mehreren Seesternen angetroffen worden, so insbesondere durch LEIPOLDT (1896) bei *Asterias antarctica* (= *rugispina*) und durch mich (1905) bei *Brisinga tenella* und *Freyella insignis*.

Von Männchen habe ich bei der vorliegenden Art nur ein Exem-

plar von  $R = 6,5$  mm untersucht; dieses Exemplar war am 5. Dezember erbeutet worden; in seinen Hodenschläuchen ließ sich das hohe samenbildende Epithel der Wandung und im Lumen eine Menge fertiger Samenzellen deutlich unterscheiden. Von weiblichen Tieren untersuchte ich zwei Exemplare der »Vettor-Pisani«-Expedition von Porto Lagunas; bei dem einen ist  $R = 6$  mm, bei dem andern 9 mm; beide waren in der Zeit von Ende November bis Anfang Dezember gesammelt worden. Ferner untersuchte ich aus der Ausbeute der schwedischen Expedition ein am 16. Dezember gefangenes Exemplar von  $R = 5$  mm, sowie ein am 11. März gefangenes von  $R = 6$  mm. Bei den drei aus Ende November und Anfang bis Mitte Dezember herrührenden Tieren sind die Ovarialsäckchen übereinstimmend 1—1,25 mm groß und beherbergen außer einer Anzahl kleiner, junger Eizellen einige (3—4) große, welche anscheinend ganz ausgebildet und zur Ablage reif sind. Diese großen Eizellen sind sehr dotterreich, gelblich (d. h. jetzt in Alkohol) und undurchsichtig; aufgehellert lassen sie erkennen, daß das Keimbläschen noch vorhanden ist; ihre Größe beträgt 0,58—0,74 mm. Daraus geht hervor, daß die Eier dieses kleinen Seesternes einen Durchmesser von rund  $\frac{3}{4}$  mm erreichen, was zusammen mit der geringen Zahl der fertigen Eier mit Bestimmtheit darauf hinweist, daß die *Asterina fimbriata* eine abgekürzte Entwicklung durchläuft und vielleicht auch irgend eine Art von Brutpflege betreibt.

Bei dem vierten der untersuchten Weibchen, das im März erbeutet war, boten die Ovarialsäckchen ein ganz andres Bild. Sie sind auffallend klein, haben einen größten Durchmesser von nur 0,5 mm und enthalten ausschließlich kleine (junge) Eizellen von höchstens 0,1—0,13 mm Größe.

Mir scheint demnach der Schluß gerechtfertigt, daß die Fortpflanzungszeit der vorliegenden Art in die Monate November-Dezember fällt.

Bemerkenswert sind auch die Maße der untersuchten geschlechtsreifen Weibchen, die sich zwischen  $R = 5$  mm bis  $R = 9$  mm bewegen, weil sie wie bei manchen andern Seesternen z. B. auch bei *Cyathra verrucosa* s. S. 57, beweisen, daß die Geschlechtstätigkeit viel früher beginnt als die Beendigung des Körperwachstums.

### 7. *Solaster australis* (Perrier).

PERRIER, 1891, S. K 113—116, Taf. X, Fig. 1a—1d (*Crossaster australis*).

Seit PERRIER'S Beschreibung und Abbildung seines *Crossaster australis* ist kein weiteres Exemplar bekannt geworden. Es ist schon

aus diesem Grunde nicht ohne Interesse, daß die schwedische Expedition wenigstens ein, freilich noch jugendliches, zehnamiges Exemplar erbeutet hat. Dasselbe wurde bei Cap Valentyn in der Magalhaenstraße ( $53^{\circ} 25'$  s. Br.;  $70^{\circ} 40'$  w. L.) am 12. März 1896 aus einer Tiefe von 183 m heraufgeholt; Bodenbeschaffenheit: Geröll mit leeren Schalen.

Die Fundorte der neun PERRIERSchen Exemplare liegen sämtlich im Süden von Feuerland zwischen  $54^{\circ} 40'$  bis  $55^{\circ} 45'$  s. Br. und  $67^{\circ}$  bis  $69^{\circ}$  w. L. in Tiefen von 65—198 m. Das vorliegende Stück zeigt aber, daß die Art auch in der Magalhaensstraße nicht fehlt.

PERRIER gibt nur von drei (erwachsenen) Exemplaren die folgenden Maße an:

	$R$ in mm	$r$ in mm	$r : R$
a	52	16	1 : 3,25
b	75	20	1 : 3,75
c	75	25	1 : 3,00 (= var. <i>crassus</i> ).

Das mir vorliegende Exemplar ist viel kleiner:  $R = 16,5$  mm,  $r = 6$  mm,  $r : R = 1 : 2,75$ . Die Breite der Arme mißt an ihrer Basis 3,75 mm. Die Krone der Rückenpaxillen besteht aus fünf oder sechs kurzen Stachelchen, die mit drei oder vier kurzen, divergierenden Dornen endigen. Auf die Länge von 5 mm zählt man etwa acht Paxillen. Die im Arme meistens vierarmigen Basen der Paxillen übergreifen sich mit ihren Armenden ohne daß Connectivplättchen vorhanden sind. Die kleinen, zwischen den Paxillenbasen befindlichen Maschen des Rückenskeletts, deren man im proximalen Armabschnitt quer über den Arm zehn bis zwölf zählt, beherbergen in der Scheibe wie in den Armen nur je eine einfach kegelförmige Papula. Die größeren Randpaxillen = untere Randplatten sind im proximalen Armabschnitt mit je 10—12 Stachelchen ausgerüstet.

Die Bewaffnung der Adambulacralplatten und der Mundeckstücke ist, entsprechend dem jugendlichen Alter des Tieres, eine geringere als bei den von PERRIER beschriebenen älteren Exemplaren. Am ambulacralen Rande finden sich nur an der ersten Ambulacralplatte drei, an den übrigen erst zwei an ihrer Basis durch Haut verbundene, in der Längsrichtung des Armes aufeinanderfolgende, divergierende Stacheln; die Stachelquerreihe der ventralen Plattenoberfläche besteht im proximalen Armabschnitt aus vier, im distalen Armabschnitt aus nur drei Stacheln. Die Mundeckstücke besitzen ihrem ambulacralen Rande entlang eine Reihe von sieben Stacheln, die nach

dem Munde hin an Größe zunehmen; ferner tragen sie auf ihrer ventralen Oberfläche, dem suturalen Rande parallel, eine Reihe von vier Stacheln, die ebenfalls mundwärts an Größe zunehmen.

Wegen der kleinen Maschen des Dorsalskelettes und der einzeln<sup>1</sup> (nicht in Gruppen) darin stehenden Papulae scheint mir mit Rücksicht auf die von PERRIER selbst (1894, S. 154) gegebene Unterscheidung der beiden, ja überhaupt sehr nahe verwandten und kaum auseinander zu haltenden Gattungen *Crossaster* und *Solaster* die vorliegende Art besser zu *Solaster* als zu *Crossaster* gestellt werden zu müssen.

### 8. *Retaster gibber* Sladen.

Taf. VI, Fig. 6, 7.

SLADEN, 1882, S. 199—200.

SLADEN, 1889, S. 481—482, Taf. LXXIV, Fig. 5 u. 6, Taf. LXXVII, Fig. 7 u. 8.

Ein halbwüchsiges und ein jugendliches Exemplar von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m; Boden mit toten Schalen.

Maße des halbwüchsigen Exemplars:  $R = 18$  mm,  $r = 12$  mm,  $r : R = 1 : 1,5$ ; Höhe des Körpers 13 mm.

Maße des jungen Exemplars:  $R = 5$  mm;  $r = 4$  mm;  $r : R = 1 : 1,25$ .

Das größere der beiden Exemplare stimmt so gut mit der Beschreibung und den Abbildungen überein, die SLADEN von seinem *Retaster gibber* gegeben hat, daß die Zugehörigkeit zu dieser Art zweifellos ist. Sein Exemplar stammte ebenfalls aus dem Magalhaensgebiet; es wurde am Eingang des Smith Channel unter 52° 45' 30" s. Br., 73° 46' w. L. aus 448 m Tiefe heraufgeholt.

Zu SLADENS Beschreibung gestattet das vorliegende Exemplar einige Berichtigungen und Zusätze zu machen. Die Füßchen sind zweireihig geordnet. SLADEN gibt für sein Exemplar die Maße  $R = 28$  mm,  $r = 14$  mm, also  $r : R = 1 : 2$ . Diese Differenz von den Maßen des mir vorliegenden Tieres erklärt sich aus dem halbwüchsigen Zustande des letzteren und steht im Einklang damit, daß er an seinem Exemplar über 30 Actinolateralstacheln an jeder Seite der Radien zählte, während an meinem Exemplar nur etwa 20 vorhanden sind. Die steile Stellung dieser Stacheln, die er an seinem Exemplar besonders hervorhebt und als ein Artmerkmal ansieht, ist an meinen beiden Exemplaren nicht vorhanden und dürfte lediglich

<sup>1</sup> Vgl. PERRIER, 1891, Taf. X, Fig. 1 c.

auf einen besonderen Kontraktionszustand des Tieres zurückzuführen sein, denn die Actinolateralstacheln sind beweglich auf den lateralen Lappen der Adambulacralplatten eingelenkt, so daß sie sich innerhalb gewisser Grenzen aufrichten und niederlegen können. Aus der obigen Angabe über die mit dem Alter zunehmende Zahl der Actinolateralstacheln geht auch hervor, daß diese Zahl ebensowenig wie die in derselben Weise mit dem Alter zunehmende Zahl der Adambulacralplatten als ein Artmerkmal brauchbar ist. Ich bemerke das deshalb, weil PERRIER mehrmals bei Beschreibungen von *Pteraster*-Arten die Zahl der Actinolateralstacheln als Artmerkmal anzusehen scheint (PERRIER, 1891, S. K 146; 1894, S. 184). Was die morphologische Bedeutung der Actinolateralstacheln angeht, so beweist ihre Einlenkung auf einem dem lateralen Lappen der Adambulacralplatten angehörigen Gelenkhöcker, daß sie als eine besondere Form von Adambulacralstacheln anzusehen sind.

In der gemeinschaftlichen Flosse der beiden Mundeckstücke jeder Mundecke gibt SLADEN jederseits, also auf einem jeden Mundeckstücke, nur drei Stacheln an. Es stehen aber aboral von diesen drei Stacheln auf jedem Mundeckstück noch drei weitere, allerdings erheblich kleinere Stacheln in der Flosse, die SLADEN, wie es scheint, übersehen hat; die drei adoralen sind bis 2 mm lang, während die drei an Größe rasch abnehmenden aboralen nur 1 mm lang sind. Der große aufrechte Stachel, der sich auf der ventralen Oberfläche eines jeden Mundeckstückes erhebt, ist ein klein wenig säbelförmig gebogen, 2,5 mm lang, 0,27 mm dick, zugespitzt und in seinem Außen teil in einer Länge von 1,48 mm glashell; die glashelle Spitze des Stachels ist also mehr als halb so lang wie der ganze Stachel.

Die wie bei andern *Retaster*- und *Pteraster*-Arten auf dem adoralen Rande der Adambulacralplatten eingelenkten Stacheln der adambulacralen Querflossen sind im proximalen Armabschnitt in der Fünzfzahl vorhanden, von denen der innerste der kleinste ist; weiter distal zählt man nur noch vier und nahe der Armspitze nur noch drei Stacheln in jeder Querflosse. Auf dem lateralen Ende des aboralen Randes der Adambulacralplatten ist das Schüppchen eingelenkt, welches den über der Segmentalöffnung gelegenen Deckel stützt; dieses Schüppchen ist seiner Form nach ein umgestaltetes, kurzes, plattes und nach einer Seite hin zipfelförmig verbreitertes Stachelehen, das im proximalen Armabschnitt 0,3—0,35 mm hoch ist und an seinem Zipfel eine Breite von 0,5—0,55 mm besitzt (Taf. VI, Fig. 7).

Die Paxillen der Rückenhaut haben eine kräftige Basis und

einen kräftigen Schaft. Die Basis (Taf. VI, Fig. 6) ist vierarmig; von den vier lappenförmigen Armen greifen die beiden adoralen über je einen aboralen Arm zweier benachbarter Paxillenbasen; dadurch entstehen zwischen den Paxillenbasen ziemlich regelmäßige, abgerundet vierseitige Maschen. Von einer ihrer Armspitzen zur gegenüberliegenden Armspitze gemessen hat die Paxillenbasis einen diagonalen Durchmesser von 1,6—2 mm. Der Paxillenschaft steht näher am adoralen als am aboralen Rande der Basis, ist 1,25—2 mm hoch, 0,3 mm dick und trägt eine aus meistens acht peripherischen und ein bis drei zentralen, langen Stacheln gebildete Krone; nach der Armspitze (die Terminalplatte ist klein) hin nimmt aber die Größe der Paxillen ab und damit vermindert sich auch die Zahl und Länge ihrer Stacheln bis auf vier peripherische und einen zentralen. Die Stacheln der Paxillen besitzen das Besondere, daß sie an ihrem in der Supradorsalmembran gelegenen Ende zu einer rundlichen, kolbenförmigen Auftreibung anschwellen, die etwa doppelt so dick ist wie der Stachel und aus einem ungemein brüchigen, feinen Maschenwerk von Kalkreisern besteht. Diese Brüchigkeit ist so groß, daß es mir nicht gelingen wollte, einen Paxillenstachel mit ganz unversehrtem Endkolben zu isolieren. Abgebrochene Stücke der Endkolben können die Täuschung hervorrufen als seien in der Supradorsalmembran wie bei *Pteraster* besondere, stäbchenförmige oder verästelte Kalkkörperchen vorhanden, was in Wirklichkeit nicht der Fall ist.

In den zwischen den Paxillenbasen gelegenen, von der dünnen durchscheinenden, eigentlichen Rückenhaut ausgefüllten Maschen liegt im dorsalen Bereiche der Arme je eine große, zarte Papula, die anscheinend eine viellappige Form hat.

Die Geschlechtsorgane fand ich bei dem vorliegenden Exemplar, an dem ein Interradius geöffnet wurde, als traubenförmige Drüsen, von denen jederseits von der ventralen Ansatzlinie des interradiären Septums je eine befestigt ist; sie enthielten außer zahlreichen jungen Eiern in verschiedenen Altersstadien eine Anzahl anscheinend zu ihrer definitiven Größe gelangter, 0,55 mm großer, kugliger (jetzt in Alkohol) gelber Eier, in denen sich ein 0,13 mm großes Keimbläschen mit einem 0,04 mm großen Keimfleck erkennen ließ.

Das junge mir vorliegende Exemplar besaß jederseits in jedem Arm erst elf Actinolateralstacheln. Der Glasstachel auf jedem Mundeckstück ist im Vergleich zur Größe des ganzen Tierchens auffallend groß, indem er bereits eine Länge von 1,5 mm besitzt. Am ambulacralen Rande der Mundecken sind in der Flosse jederseits erst

fünf Stacheln vorhanden und in den adambulacralen Querflossen zählt man auch an den proximalen Adambulacralplatten erst vier Stacheln,

Über den Bau des Scheitelskeletts dieses jungen Exemplars habe ich bereits an einem andern Ort eine Abbildung veröffentlicht (1903, S. 32, Taf. III, Fig. 29).

### 9. *Cribrella pagenstecheri* Studer.

STUDER, 1885, S. 158—160, Taf. II, Fig. 6a, 6b (*Cribrella pagenstecheri*).

SLADEN, 1889, S. 544—545, Taf. XCVI, Fig. 3, 4, Taf. XCVIII, Fig. 5, 6 (*Cribrella obesa*).

PERRIER, 1891, S. K 100—102, Taf. IX, Fig. 1a—1d (*Cribrella hyadesi*).

PERRIER, 1891, S. K 102—103, Taf. IX, Fig. 2a—2d (*Cribrella studeri*).

LEIPOLDT, 1895, S. 578—584 (*Cribrella hyadesi*).

MEISSNER, 1896, S. 99—101 (*Cribrella hyadesi*).

MEISSNER, 1904, S. 13 (*Cribrella pagenstecheri*).

MEISSNER hat neuerdings (1904) in Weiterführung der von LEIPOLDT (1895) über die Synonymik dieser Art geäußerten Vermutung nicht nur die SLADENSCHEN *Cr. obesa* und die beiden PERRIERSCHEN Arten *Cr. hyadesi* und *studeri*, sondern auch die beiden aus dem Kerguelengebiete stammenden SLADENSCHEN Arten *Cr. praestans* und *Cr. simplex* mit der südgeorgischen *Cr. pagenstecheri* Studer vereinigt. Letzterem kann ich mich aber einstweilen nicht anschließen, sondern halte es für richtiger die beiden Kerguelen-Arten solange als besondere Arten bestehen zu lassen, bis ein unmittelbarer Vergleich von dort stammender Exemplare mit solchen von der Südspitze Amerikas stattgefunden hat.

Unter dieser Beschränkung ist die *Cr. pagenstecheri* bis jetzt aus einem Wohngebiete bekannt, welches von Südgeorgien (= 36° w. L.) westwärts über die Falkland-Inseln zur Südspitze Amerikas geht; dort ist die Art an der Ostseite von Feuerland, in der Magalhaensstraße, an den südlich von Feuerland gelegenen Inseln, bis zum 56° s. Br. und ferner an der Westseite Amerikas nordwärts bis Iquique (Chile) = 20° s. Br. in Tiefen von 0—488 m angetroffen worden.

In dieses Verbreitungsgebiet fallen auch die vier von der schwedischen Expedition heimgebrachten Exemplare, nämlich:

Ein junges Exemplar von Cap Valentyn, Magalhaensstraße; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Geröll mit leeren Schalen.

Ein junges Exemplar von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m; Geröll mit leeren Schalen.

Ein halbwüchsiges Exemplar von Punta Arenas, Magalhaensstraße; 53° 10'

s. Br.; 70° 54' w. L.; 5. Dezember 1895; wahrscheinlich in 9—36 m; Boden mit toten Schalen. Im Leben orangerot<sup>1</sup>.

Ein großes Exemplar von Puerto Condor, Magalhaensstraße; 54° s. Br.; 70° 8' w. L.; wahrscheinlich am 26. Februar 1896 in 91 m; Boden mit leeren Schalen.

Maße der vier Exemplare:

Nr.	$R$ in mm	$r$ in mm	$r : R$
1	5	1,5	1 : 3,33
2	6	2,5	1 : 2,40
3	15	4	1 : 3,75
4	54	11	1 : 4,91

In bezug auf das kurzarmige Exemplar Nr. 2 bemerke ich, daß auch schon STUDER von Südgeorgien kurzarmige Exemplare neben langarmigen beschreibt. An dem erwachsenen Exemplare Nr. 4 überzeugte ich mich von dem Vorhandensein intramarginaler Skelettstücke und der schon von andern Forschern beobachteten intramarginalen und ventralen Papulae. An dem jüngsten Exemplare Nr. 1 konnte ich feststellen, daß die Madreporenplatte wie bei andern *Cribrella*-Arten keine selbständige Platte, sondern eine umgewandelte primäre Interradialplatte ist.

### 10. *Cosmasterias lurida* (Philippi).

Literatur s. LUDWIG, 1903, S. 40; LEIPOLDT, 1895, S. 553—554 (*Asterias sulcifera*) und MEISSNER, 1904, S. 6 (*Diplasterias lurida*).

29 Exemplare, deren  $R$  18—205 mm mißt. Sie verteilen sich nach ihren Fundorten folgendermaßen:

Ein Exemplar ( $R = 115$  mm) von Puerto Madryn an der Ostküste Patagoniens; 42° 45' s. Br.; 64° 59' w. L.; 9. November 1895.

Ein Exemplar ( $R = 18$  mm) von Rio Seco, Magalhaensstraße, östlich von Punta Arenas; 53° 4' s. Br.; 70° 50' w. L.; 24. Januar 1896; 18—36 m; Boden mit leeren Schalen.

Ein Exemplar ( $R = 80$  mm) von Porvenir, Magalhaensstraße, östlich von Punta Arenas; 53° 18' s. Br.; 70° 21' w. L.; 25. Februar 1896; 13—18 m; Algenboden.

Ein Exemplar ( $R = 110$  mm) von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27—36 m; Geröll mit leeren Schalen.

Acht Exemplare ( $R = 21$ —100 mm) aus der Bahia inutil; 53° 30' s. Br.; 69° 45' w. L.; 23. Januar 1896; 36—55 m; Boden mit leeren Schalen.

Ein Exemplar ( $R = 38$  mm) von Puerto Angosto, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 14' s. Br.; 73° 21' w. L.; 25. März 1896; am Ebbe-strande.

<sup>1</sup> Das stimmt zu der Farbenangabe bei MEISSNER (1896).

Fünfzehn Exemplare ( $R = 68-205$  mm) von Puerto Pantalón im Beagle-Canal, südlich von Feuerland; 9. Mai 1896; auf klippigem Ebbestrande.

Ein Exemplar ( $R = 140$  mm) aus der Romanche Bay, südlich von Feuerland;  $54^{\circ} 56'$  s. Br.;  $69^{\circ} 28'$  w. L.; 4. Februar 1896; 20—27 m; weicher Lehmboden mit toten Schalen.

Nimmt man zu diesen Fundorten alle schon seither bekannten hinzu, so ergibt sich, daß diese auch durch ihre Größe ( $R$  bis 240 mm) bemerkenswerte Art rings um die ganze Südspitze Amerikas einschließlich der Falkland-Inseln und der südlich von Feuerland gelegenen Inseln bis rund  $56^{\circ}$  s. Br. vorkommt; an der Ostseite liegt ihr nördlichster Fundort unter  $38^{\circ} 10'$  s. Br. an der argentinischen Küste (STUDER); an der Westseite sind die nördlichsten Fundstellen Calbuco und Puerto Montt (Chile) unter  $41^{\circ} 45'$  bis  $41^{\circ} 30'$  s. Br. Sie findet sich von der Grenze des Niedrigwassers bis in Tiefen von 143 m (PERRIER) und selbst 631 m (SLADEN).

### 11. *Sporasterias antarctica* (Lütken).

LUDWIG, 1903, S. 39 (*Asterias antarctica*) und S. 40 (*Sporasterias antarctica* var. *rupicola*) (dort ist auch auf die frühere Literatur verwiesen<sup>1</sup>).

LEIPOLDT, 1896, S. 100—104 (*Asterias rugispina*).

MEISSNER, 1904, S. 10—12 (*Asterias antarctica*).

Zu den zahlreichen Fundorten dieser Art, die sich nach MEISSNER (1904) auch auf die Falkland-Inseln erstrecken, gesellen sich die hier folgenden der schwedischen Expedition, welche im ganzen 130 Exemplare heimgebracht hat, nämlich:

Zwei Exemplare von Gente Grande in der Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 5'$  s. Br.;  $70^{\circ} 20'$  w. L.; 25. Dezember 1895; 4—5 m; Algenboden.

Drei Exemplare ebendaher, 26. Dezember 1895; auf steinigem Ebbestrande.

Ein Exemplar von der Martha-Bank, in der Magalhaensstraße;  $52^{\circ} 50'$  s. Br.;  $70^{\circ} 35'$  w. L.; 183 m; Sand und Geröll.

Ein junges Exemplar von Porvenir, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 18'$  s. Br.;  $70^{\circ} 21'$  w. L.; 25. Februar 1896; 11—18 m; Korallineen und Fucaceen.

Dreißig Exemplare und junge Brut von Punta Arenas, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 10'$  s. Br.;  $70^{\circ} 54'$  w. L.; 1. Dezember 1895; am Ebbestrand gemein unter Steinen. Im Leben olivengrün.

Ein junges Exemplar von Punta Arenas; 3. Dezember 1895.

Ein Exemplar aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 30'$  s. Br.;  $69^{\circ} 45'$  w. L.; 23. Januar 1896; 36—55 m; Boden mit leeren Schalen.

<sup>1</sup> Ob die von mir (1903) und von MEISSNER hierher gezogene *Asterias antarctica* von Cape Adare, Viktoria-Land, etwa  $71^{\circ}$  s. Br.,  $171^{\circ}$  ö. L., die BELL (1902, S. 215) aus der Ausbeute der antarktischen Fahrt des Schiffes »Southern Cross« erwähnt, wirklich mit der magalhaensischen *Sporasterias antarctica* identisch ist, bedarf meines Erachtens noch des näheren Nachweises.

Zwei Exemplare aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße; 53° 30' s. Br.; 69° 30' w. L.; 23. Januar 1896; 20—27 m, Korallineen und Geröll.

Sechs Exemplare von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 30' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; Ebbestrand (Sand und Steine).

Ein Exemplar von Puerto Condor, Magalhaensstraße; 54° s. Br.; 70° 8' w. L.; 26. Februar 1896; 91 m; Boden mit leeren Schalen.

Ein Exemplar von Puerto Angosto, westlicher Teil der Magalhaensstraße; 53° 14' s. Br.; 73° 21' w. L.; 25. März 1896; Ebbestrand.

Sieben Exemplare aus der Isthmus-Bay, westlicher Teil der Magalhaensstraße; 52° 9' s. Br.; 73° 36' w. L.; 29. März 1896; Ebbestrand.

Zehn Exemplare von Ultima Esperanza; 51° 40' s. Br.; 72° 40' w. L.; 4. April 1896; 11—13 m; grauer feiner Ton; Wasser etwas brakisch!

Ein erwachsenes und zahlreiche junge Exemplare von Ultima Esperanza; 51° 40' s. Br.; 72° 40' w. L.; 5. April 1896; 13—18 m; Geröll mit Algen.

Ein erwachsenes und drei junge Exemplare von Hope Harbour, südlich von Feuerland; 54° 8' s. Br.; 71° 1' w. L.; 30. April 1896; 11—18 m; Steine und Algen.

Drei Exemplare von Stewart Harbour, südlich von Feuerland; 54° 54' s. Br.; 71° 29' w. L.; 2. Februar 1896; 36 m; rote Korallineen und Florideen.

Sechs Exemplare von Segundo Ushuaia, südlich von Feuerland; 54° 55' s. Br.; 67° 38' w. L.; 16. Mai 1896; klippiger Ebbestrand.

Fünf junge Exemplare von Harberton Harbour, südlich von Feuerland; 54° 53' s. Br.; 67° 21' w. L.; 11. Mai 1896; 11 m; Algenboden.

Achtzehn Exemplare von Puerto Toro, südlich von Feuerland; 55° 5' s. Br.; 67° 6' w. L.; 8. Februar 1896; Ebbestrand.

Zwei junge Exemplare von Lennox Cove, südlich von Feuerland; 55° 17' s. Br.; 66° 53' w. L.; 5. Februar 1896; 18—36 m; Florideen.

Vier Exemplare von Isla Nueva, südlich von Feuerland; 55° 12' s. Br.; 66° 40' w. L.; 7. Februar 1896; 15 m; Geröll mit leeren Schalen.

Die von LEIPOLDT (1896, *Asterias rugispina*) bei dieser Art aufgefundene Formverschiedenheit der Sexualdrüsen beider Geschlechter kann ich nur bestätigen. Bei einem erwachsenen Männchen aus der Isthmus-Bay, das am 29. März erbeutet wurde, sind die reich verästelten Hoden prall mit Samen erfüllt. Bei einem ebenfalls erwachsenen Weibchen aus der Bahia inutil, das am 23. Januar gesammelt wurde, enthalten die säckchenförmigen Ovarien Eier, die bedeutend größer sind als die von LEIPOLDT beobachteten; er gibt als Maximalgröße 0,8 mm an; an dem vorliegenden Tiere aber erreichen sie eine Größe von 1,25 mm.

## 12. Labidiaster radius Lütken.

LUDWIG, 1903, S. 58, Taf. IV, Fig. 39 (dort ist die frühere Literatur angeführt).

MEISSNER, 1904, S. 4.

Ein Exemplar mit 36 Armen von Cap Valentyn, Magalhaensstraße; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Geröll mit leeren Schalen.

Ein Exemplar mit 31 Armen aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 30'$  s. Br.;  $69^{\circ} 30'$  w. L.; 23. Januar 1896; 19—27 m; Geröll.

Ein Exemplar mit 28 Armen aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße;  $53^{\circ} 30'$  s. Br.;  $69^{\circ} 45'$  w. L.; 23. Januar 1896; 36—55 m; Boden mit leeren Schalen.

Aus den bisher bekannten und den obigen Fundorten geht hervor, daß die Art rings um die ganze Südspitze Amerikas, einschließlich der Falkland-Inseln, und auch in der Magalhaensstraße vorkommt und an der atlantischen Seite nordwärts bis mindestens  $38^{\circ}$  s. Br. und an der pacifischen nordwärts bis etwa  $41^{\circ}$  s. Br. reicht. Bis jetzt war sie nur aus Tiefen von 0—146 m erwähnt worden; nach der Ausbeute der schwedischen Expedition findet sie sich aber auch noch in 183 m Tiefe.

Die Zahl der Arme schwankt bei den sämtlichen bis jetzt in der Litteratur angeführten Exemplaren von 26 bis 42. Die Maximalgröße scheint bei  $R = 120$  mm und  $r = 25$  mm erreicht zu sein.

Von den drei vorliegenden Exemplaren hat das 36armige einen Scheibendurchmesser von 33 mm; also  $r = 16,5$  mm. Der Durchmesser des Mundrahmens beträgt 19 mm. Die Länge der Arme mißt vom Mundrahmen an 54—106 mm. Demnach ist  $R = 63,5$  bis 115,5 mm. Für die größeren Arme berechnet sich daraus das Verhältnis  $r : R = 1 : 7$ .

Bei dem 31armigen Exemplar ist  $r = 13,5$  mm. Der Durchmesser des Mundrahmens mißt 17,5 mm. Die meisten Arme sind verloren gegangen. Die noch erhaltenen sind vom Mundrahmen an 70 mm lang.  $R = 78,5$ .  $r : R = 1 : 5,81$ .

Am kleinsten ist das 28armige Exemplar:  $r = 9,5$  mm; Durchmesser des Mundrahmens = 11 mm;  $R = 66,5$  mm;  $r : R = 1 : 7$ .

Intercalierte Arme sind an keinem dieser drei Exemplare vorhanden. Von den Füßchenpaaren liegen bei dem kleinsten Exemplare je drei, bei dem mittleren je vier und bei dem größten je fünf im Bereiche der Scheibe und das Abbrechen der Arme erfolgt stets unmittelbar nach außen von diesen 3—5 Füßchenpaaren.

Meine Beobachtungen über den Bau des Armskelettes stimmen mit denjenigen von PERRIER (1891, S. K 149—154, Fig. 1 und 2 auf S. K 150 und 151) im wesentlichen überein, doch kann ich mich seiner Deutung der Skelettstücke nicht anschließen. Ihr Verhalten an der Armspitze und die Art, wie sie einander übergreifen,

läßt keinen Zweifel daran, daß die von ihm als Initialplatten der Querbögen (*mv* in seinen beiden Figuren) bezeichneten, unmittelbar an die Adambulacralplatten angrenzenden Skelettstücke die unteren Randplatten sind und die von ihm mit einigem Bedenken als untere Randplatten gedeuteten (*md* in seinen beiden Figuren) in Wirklichkeit die oberen Randplatten darstellen; die Platten hingegen, in welchen er die oberen Randplatten vermutet ( $d_2$  in seinen beiden Figuren) sind adradiale Skelettstücke.

## II. Ophiuroidea.

### 1. Ophioglypha lymani Ljungman.

LUDWIG, 1898, S. 751—752.

LUDWIG, 1899, S. 5—6.

Drei junge Exemplare von Cap Valentyn, östlich von Punta Arenas,  $53^{\circ} 25'$  s. Br.;  $70^{\circ} 40'$  w. L.; 12. März 1896; 183 m; Boden mit toten Schalen.

Bei zwei Exemplaren mißt der Scheibendurchmesser 3,75, bei dem dritten 4,75 mm. Die Armlänge ließ sich nicht feststellen, da von keinem Exemplar ein vollständiger Arm erhalten war.

Der Scheibenrücken dieser Exemplare stützt meine (l. c. S. 6) ausgesprochene Ansicht, daß bei dieser Art das völlige Getrenntsein und das teilweise Zusammenstoßen der Radialschilder nur ein individueller Unterschied ist. Bei dem einen Exemplar von  $D^1 = 3,75$  mm berühren sich nämlich die Radialschilder eines jeden Paares in einer ganz kurzen Linie, wie in dem erwachsenen Exemplare der PLATESCHEN Sammlung; bei dem andern gleich großen Exemplare verhalten sich in vier Radien die Radialschilder ebenso, im fünften aber sind sie völlig getrennt und in dem dritten etwas größeren Exemplare sind sie in allen fünf Radien getrennt. Die Länge der Radialschilder beträgt in allen drei Exemplaren annähernd die Hälfte des Scheibenradius. Die Armstachelchen stehen bald in ganz gleichen Abständen, bald ist das obere etwas weiter von dem mittleren entfernt als dieses von dem unteren. Die Zahl der Mundpapillen und der sich daran anschließenden ganz gleich geformten Schuppen des ersten Tentakelporus beträgt bei den hier vorliegenden jungen Tieren erst je vier, während man bei den erwachsenen fünf oder sechs Mundpapillen zählt.

<sup>1</sup>  $D$  = Scheibendurchmesser.

## 2. *Ophiactis asperula* (Philippi).

LUDWIG. 1898. S. 752—755.

LUDWIG. 1899. S. 6—8.

Im ganzen wurden über 300 alte und jugendliche Exemplare gesammelt, die alle (mit Ausnahme eines einzigen siebenarmigen) fünfarmig sind. Auf die einzelnen Fundorte verteilen sie sich in folgender Weise:

Ein Exemplar von Gente Grande, Magalhaensstraße, östlich von Punta Arenas; 53° 5' s. Br.; 70° 20' w. L.; 26. Dezember 1895; 9 m; Lehmboden.

Drei Exemplare von der Martha Bank, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 52° 50' s. Br.; 70° 35' w. L.; 16. März 1896; 183 m; Sand und Geröll.

37 Exemplare von Rio Seco, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 4' s. Br.; 70° 50' w. L.; 24. Januar 1896; 18—36 m; Boden mit toten Schalen.

145 Exemplare von Punta Arenas in der Magalhaensstraße; 53° 10' s. Br.; 70° 54' w. L.; 2.—16. Dezember 1895; am Ebbestrand und in 13—36 m; auf Sand und Steinen, auf Algenboden und auf Boden mit toten Schalen.

Ein Exemplar von Porvenir, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 18' s. Br.; 70° 21' w. L.; Februar 1896; 13—18 m; Korallineen und Fucaceen.

20 Exemplare von Cap Valentyn, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Boden mit toten Schalen.

25 Exemplare aus der Bahia inutil, Magalhaensstraße; 53° 30' s. Br.; 69° 45' w. L.; 23. Januar 1896; 36—55 m; Boden mit toten Schalen.

Zwei Exemplare von Puerto Harris, Magalhaensstraße; 53° 50' s. Br.; 70° 24' w. L.; 11. März 1896; 27 m; Geröll mit leeren Schalen.

Fünf Exemplare von Puerto Condor, Magalhaensstraße; 54° s. Br.; 70° 8' w. L.; 26. Februar 1896; 91 m; Boden mit leeren Schalen.

Sieben Exemplare aus der Fortescue Bay, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 42' s. Br.; 72° w. L.; 25. März 1896; 18—22 m; Algenboden.

Neun Exemplare aus der Borja Bay, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 33' s. Br.; 72° 30' w. L.; 7. April 1896; 18 m; Algenboden.

Drei Exemplare von Puerto Churrinca, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 4' s. Br.; 73° 56' w. L.; 26. März 1896; 36 m; Boden mit leeren Schalen.

Acht Exemplare von Ultima Esperanza, im westlichen Teile der Magalhaensstraße; 51° 40' s. Br.; 72° 40' w. L.; 5. April 1896; 13—18 m; Geröll mit Algen.

Fünf Exemplare von Hope Harbour, südlich von Feuerland; 54° 8' s. Br.; 71° 1' w. L.; 30. April 1896; 11—18 m; Steine und Algen.

Drei Exemplare von Stewart Harbour, südlich von Feuerland; 54° 54' s. Br.; 71° 29' w. L.; 2. Februar 1896; 36 m; Felsen und Algen.

16 Exemplare von Voilier Cove, südlich von Feuerland; 54° 53' s. Br.; 69° 38' w. L.; 3. Februar 1896; 18 m; Sand und Ton.

13 Exemplare aus der Romanche Bay, südlich von Feuerland; 54° 56' s. Br.; 69° 28' w. L.; 4. Februar 1896; 20 m; weicher Lehm mit Schalen.

Zwei Exemplare von Ushuaia, südlich von Feuerland; 54° 49' s. Br.; 68° 18' w. L.; 14. Februar 1896; 22—27 m; Ton und Algenboden.

Sechs Exemplare von Katanushuaia, südlich von Feuerland; 28. Mai 1896; 18–22 m; Geröll mit Algen und toten Schalen.

Zwei Exemplare von Harberton Harbour, südlich von Feuerland; 54° 53' s. Br.; 67° 21' w. L.; 2. Mai 1896; 15 m; Algenboden.

Ein Exemplar von Lagotoaia, südlich von Feuerland; 55° 24' s. Br.; 68° 17' w. L.; 10. Februar 1896; 18 m; feiner schwarzgrüner Lehm.

Ein Exemplar von Lennox Island, südlich von Feuerland; 55° 17' s. Br.; 66° 53' w. L.; 7. Februar 1896; 18–45 m; Klippen und Florideen.

Zwei Exemplare von Isla Nueva, südlich von Feuerland; 55° 12' s. Br.; 66° 40' w. L.; 7. Februar 1896; 15 m; felsiger Boden mit toten Schalen.

Die angeführten Funde bestätigen das ungemein häufige Vorkommen dieser Art in den magalhaensischen Gewässern. An einzelnen Fundorten, z. B. Punta Arenas, kommen nebeneinander Exemplare mit unbestachelter und solche mit bestachelter Rückenmitte vor. An mehreren größeren Exemplaren sind auf den untersten Armgliedern jederseits sechs Stacheln vorhanden. Die Färbung der lebenden Tiere wird auf den Etiketten öfters als oben ziegelrot oder hellziegelrot, unten hell angegeben.

### 3. *Amphiura magellanica* Ljungman.

LUDWIG, 1899, S. 10–11.

LUDWIG, 1899 (Jugendformen usw.) S. 18–21.

Sechs Exemplare dieser selteneren lebendiggebärenden Art, nämlich:

Ein Exemplar von Puerto Madryn, an der patagonischen Ostküste; 42° 45' s. Br.; 64° 59' w. L.; 9. November 1895; 9 m; Sand und Lehm.

Ein zertrümmertes Exemplar von Cap Valentyn, Magalhaensstraße; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Boden mit toten Schalen.

Vier Exemplare von Isla Nueva und von Navarin, südlich von Feuerland; etwa 55° s. Br.; 67° w. L.; 1. Februar 1896; 55 m; Boden mit toten Schalen.

Näheres über den Bau der in diesen Exemplaren gefundenen Jungen habe ich bereits in meiner Abhandlung über Jugendformen von Ophiuren (l. c. 1899) angegeben.

### 4. *Amphiura patagonica* (Ljungman).

LUDWIG, 1898, S. 764.

LUDWIG, 1899, S. 11.

Sechs Exemplare von Puerto Madryn, an der patagonischen Ostküste; 42° 45' s. Br.; 64° 59' w. L.; 9. November 1895; 9 m; ziemlich gemein; Sand und Lehm.

Die Exemplare sind zum Teil größer als das LJUNGMANsche Original. Bei letzterem maß der Scheibendurchmesser 2,75 mm; an den vorliegenden Stücken mißt er 3,75; 3,50; 3; 3; 2,75;

2,25 mm. Die Arme sind dreimal so lang wie der Scheibendurchmesser.

Meine schon bei der Bearbeitung der von PLATE gesammelten Ophiuren ausgesprochene Vermutung, daß diese Art ebenso wie die ihr nächstverwandte *A. squamata* (Delle Chiaje) lebendiggebärend sei, hat sich bestätigt. In jedem der beiden größten Exemplare fand ich in den Bursae einige in sehr ungleichem Alter stehende junge Tiere. Ob auch die andern Exemplare Brut beherbergen, wurde, um die Objekte zu schonen, nicht untersucht. Näheres über den Bau der Jungen habe ich in meiner Abhandlung über Jugendformen von Ophiuren angegeben (1899, S. 21—23).

### 5. *Ophiomyxa vivipara* Studer.

LUDWIG, 1898, S. 768—775.

LUDWIG, 1899, S. 15—16.

Ein junges Exemplar von der Martha Bank, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 52° 50' s. Br.; 70° 35' w. L.; 16. März 1896; 183 m; Sand und Geröll.

Zwei junge Exemplare und sechs größere, aber mehr oder weniger zertrümmerte von Cap Valentyn, im östlichen Teile der Magalhaensstraße; 53° 25' s. Br.; 70° 40' w. L.; 12. März 1896; 183 m; Boden mit toten Schalen.

Über die Jungen dieser lebendiggebärenden Art s. l. c. 1898, S. 772—775 und meine »Jugendformen von Ophiuren« 1899, S. 26.

---

### Literaturverzeichnis.

- F. JEFFREY BELL, Account of the Zoological Collections made during the Survey of H. M. S. »Alert« in the Straits of Magellan and on the Coast of Patagonia. Echinodermata. In: Proc. Zool. Soc. London 1881. p. 87—101. pl. VIII—IX.
- On Odontaster and the Allied or Synonymous Genera of Asteroid Echinoderms. In: Proc. Zool. Soc. London 1893. p. 259—262.
- Echinoderma. In: Report on the Collections of Natural History made in the Antarctic Regions during the Voyage of the »Southern Cross«. London 1902. p. 214—220. pl. XXVI—XXVIII.
- FRITZ LEIPOLDT, Asteroidea der »Vettor Pisani«-Expedition (1882—1885). In: Diese Zeitschr. LIX. Bd. 1895. S. 545—654. Taf. XXXI—XXXII.
- Über die Geschlechtsorgane eines Brutpflegenden Seesternes, der *Asterias rugispina* Stimps. In: Sitzungsberichte der Niederrheinischen Gesellschaft für Natur- und Heilkunde zu Bonn, 1896. S. A 100—104.
- HUBERT LUDWIG, Die Seesterne des Mittelmeeres (Fauna u. Flora d. Golfes v. Neapel. 42. Monographie), mit 12 Tafeln. Berlin 1897.
- Die Ophiuren der Sammlung Plate. In: Zoolog. Jahrbücher. Suppl. IV. Jena 1898. p. 750—786.

- HUBERT LUDWIG, Holothurien. In: Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg 1898. 98 S. u. 3 Tafeln.
- Ophiuroideen. In: Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg 1899. 28 S.
- Jugendformen von Ophiuren. In: Sitzgsber. Akad. Wiss. Berlin 1899. Nr. XIV. S. 1—26.
- Seesterne. In: Expédition antarctique belge. Résultats du Voyage du S. Y. Belgica en 1897—1898—1899. Anvers 1903. Mit 7 Tafeln.
- Brutpflege bei Echinodermen. In: Zoolog. Jahrb. Suppl. VII. (Festschrift für A. WEISMANN.) 1904. S. 683—699.
- Seesterne der »Albatross«-Expedition. In: Memoirs of the Museum of Comparative Zoology. Harvard College, Cambridge, Mass. 1905.
- MAXIMILIAN MEISSNER, Die von Herrn Dr. L. PLATE aus Chile und Feuerland heimgebrachten Seesterne. In: Arch. f. Naturgesch. 1896. S. 91—108. Tafel VI.
- Über chilenische Seesterne. In: Zool. Anz. XXI. Bd. 1898. S. 394—395.
- Asteroideen. In: Hamburger Magalhaensische Sammelreise. Hamburg 1904. 27 S. u. 1 Tafel.
- OTTO NORDENSKJÖLD, Übersicht der zoologischen Arbeiten während der schwedischen Expedition nach den Magellansländern 1895—97. In: Svenska Expeditionen till Magellansländerna. Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Expedition nach den Magellansländern 1895—97. Bd. II. Nr. 1. Stockholm 1898. S. 1—7.
- EDMOND PERRIER, Révision de la Collection de Stellérides du Muséum d'histoire naturelle de Paris 1875. (Separat-Ausgabe.)
- Échinodermes de la Mission scientifique du Cap Horn. 1. Stellérides. In: Mission scientifique Cap Horn; Zoologie, Tome 6. Paris 1891. av. 13 pl.
- Échinodermes. In: Expéditions scientifiques du »Travailleur« et du »Talisman« pendant les années 1880, 1881, 1882, 1883. Paris 1894. av. 26 pl.
- R. A. PHILIPPI, Vier neue Echinodermen des Chilenischen Meeres. In: Arch. f. Naturg. 1857, S. 130—134.
- Neue Seesterne aus Chile. In: Arch. f. Naturgesch. 1870. S. 268—275. Taf. III. Fig. *a*, *b*, *c*.
- W. PERCY SLADEN, The Asteroidea of H. M. S. »Challenger«-Expedition. Preliminary Notes, I. Pterasteridae. In: Journ. Linn. Soc. Zool. Vol. XVI. 1882. p. 189—246.
- Report on the Asteroidea collected by H. M. S. »Challenger« during the years 1873—1876. In: Voyage of H. M. S. »Challenger«, Zoology. Vol. XXX. London 1889. with 117 pl.
- TH. STUDER, Verzeichnis der während der Reise S. M. S. »Gazelle« um die Erde 1874—1876 gesammelten Asteriden und Euryaliden. In: Abhandl. Acad. Wissensch. Berlin 1884. 64 S. mit 5 Tafeln.
- Die Seesterne Süd-Georgiens nach der Ausbeute der deutschen Polarstation in 1882 und 1883. In: Jahrbuch der wissenschaftl. Anstalten zu Hamburg II. 1885. S. 141—166. Taf. I u. II.
- A. E. VERRILL, Revision of certain Genera and Species of Starfishes with Descriptions of new Forms. In: Transact. Connecticut Academy of Arts and Sciences. Vol. X. Part I. New Haven 1899. p. 145—234. pl. XXIV, XXIVa—XXX.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel V.

- Fig. 1. *Asterodon singularis*, Exemplar von  $R = 63$  mm, von unten; 2/3.  
 Fig. 2. *Asterodon singularis*, junges Exemplar von  $R = 7,5$  mm, von oben; 2/1.  
 Fig. 3. Dasselbe Exemplar, von unten; 2/1.  
 Fig. 4. *Odontaster penicillatus*, junges Exemplar von  $R = 4$  mm, von oben; 2/1.  
 Fig. 5. Dasselbe Exemplar, von unten; 2/1.  
 Fig. 6. *Odontaster grayi*, junges Exemplar von  $R = 18$  mm, von oben; 1/1.  
 Fig. 7. Dasselbe Exemplar, von unten; 1/1.  
 Fig. 8. *Odontaster grayi*, junges Exemplar von  $R = 10$  mm, von oben; 2/1.  
 Fig. 9. Dasselbe Exemplar, von unten; 2/1.  
 Fig. 10. *Asterina fimbriata*, junges Exemplar von  $R = 5$  mm, von oben; 2/1.  
 Fig. 11. Dasselbe Exemplar, von unten; 2/1.  
 Fig. 12. *Asterina fimbriata*, jüngstes Exemplar von  $R = 2,75$  mm, von oben; 2/1.  
 Fig. 13. Dasselbe Exemplar von unten; 2/1.

## Tafel VI.

Fig. 1. *Porania antarctica*. Scheitelskelett eines jungen Exemplars von  $R = 4,5$  mm, von außen, ohne die Bestachelung; 29/1. *A*, After; *C*, Zentralplatte; *CR*, Centroradialplatten; *IR*<sub>1</sub>, primäre Interradialplatten; *R*<sub>1</sub>, primäre Radialplatten; *R*<sub>2</sub>, zweite Radialplatte; *Co*, Connectivplättchen; *sK*, sekundäre Kalkplättchen; *Md*, Madreporenplatte; *P*, Papulae.

Fig. 2. *Cycethra verrucosa*. Rückenskelett eines jungen Exemplars von  $R = 4,5$  mm, von außen, ohne die Bestachelung; 29/1. *A*, After; *C*, Zentralplatte; *CR*<sub>1</sub>, Centroradialplatten; *CIR*, Centrinterradialplatten; *IR*<sub>1</sub>, primäre Interradialplatten; *R*<sub>1</sub>, primäre Radialplatten; *Md*, Madreporenplatte; *AR*<sub>1</sub>, erste Adradialplatten; *dl*, dorsolaterale Platten; *oR*<sub>1</sub>, erste obere Randplatten; *P*, Papulae.

Fig. 3. *Cycethra verrucosa*. Rückenskelett des jüngsten Exemplars von  $R = 1,6$  mm, von außen, ohne die Bestachelung; 36/1. *A*, After; *C*, Zentralplatte; *IR*<sub>1</sub>, primäre Interradialplatten; *R*<sub>1</sub>, primäre Radialplatten; *R*<sub>2</sub>, *R*<sub>3</sub>, zweite und dritte Radialplatte; *T*, Terminalplatte; *oR*<sub>1</sub>, *oR*<sub>2</sub>, erste und zweite obere Randplatte; *uR*<sub>1</sub>, *uR*<sub>2</sub>, erste und zweite untere Randplatte.

Fig. 4. *Asterina fimbriata*. Scheitelskelett eines jungen Exemplars von  $R = 2,75$  mm, von außen, ohne die Bestachelung; 36/1. *A*, After; *C*, Zentralplatte; *CR*, Centroradialplatten; *IR*<sub>1</sub>, primäre Interradialplatten; *R*<sub>1</sub>, primäre Radialplatten; *Md*, Madreporenplatte; *P*, die zehn primären Papulae.

Fig. 5. *Asterina fimbriata*. Ein Fünftel des außerhalb des Scheitels gelegenen Rückenskelettes desselben jungen Exemplars, von außen, ohne die Bestachelung; 36/1. *IR*<sub>1</sub>, *R*<sub>1</sub>, wie vorhin; *P*, *P*, die beiden primären Papulae dieses

Fünftels;  $R_2-R_6$ , zweite bis sechste Radialplatte;  $AR_1-AR_7$ , erste bis siebente Adradialplatte;  $dl_1$ , Platten der ersten dorsolateralen Längsreihe;  $dl_2$ , Platten der zweiten dorsolateralen Längsreihe;  $oR_1-oR_4$ , erste bis vierte obere Randplatte;  $uR_1-uR_4$ , erste bis vierte untere Randplatte;  $T$ , Terminalplatte.

Fig. 6. *Retaster gibber*. Basis eines Paxillus, von oben gesehen; der Schaft ist abgeschnitten; das obere Ende der Figur ist das adorale, das untere ist das aborale; 18/1.

Fig. 7. *Retaster gibber*. Schüppchen aus dem Deckel einer Segmentöffnung; 29/1. *a*, das Gelenkende.

## Zur Hämocöltheorie.

Von

**Prof. Dr. F. Vejdovský,**

Prag.

---

Mit Tafel VII—XI.

---

ARNOLD LANG gebührt das Verdienst auf Grund von sorgfältigsten Studien in die vergleichende Morphologie des Blutgefäßsystems der Bilaterien einen einheitlichen Gesichtspunkt hineingetragen zu haben. In dem kürzlich erschienenen Buche<sup>1</sup> »Beiträge zu einer Trophocöltheorie« entfaltet er uns seine interessanten Ideen, nach welchen er sich die phylogenetische Entwicklung des Gefäßsystems der Metazoen, namentlich der Annulaten vorstellt. Nicht das Lumen, sondern die Wandung der Gefäße wird insbesondere berücksichtigt. LANG beruft sich hier nicht vielleicht auf seine eignen Untersuchungen, sondern es war vorzugsweise die bisherige Literatur über die Histologie und Entwicklung der Blutgefäße, auf welcher er seine Hämocöltheorie aufgestellt hat. In der ersten Reihe beruft sich LANG auf die bekannten Untersuchungen von R. S. BERGH<sup>2</sup>, über deren Wert er sich voll Anerkennung, wie gewöhnlich, folgendermaßen ausspricht<sup>3</sup>: »Unter den Forschungen der neuesten Zeit, welche den Grundgedanken der Theorie besonders eklatant bestätigen, sind in allererster Linie die sorgfältigen Untersuchungen von BERGH über die Histologie des Gefäßsystems der Mollusken, Anneliden und Arthro-

---

<sup>1</sup> ARNOLD LANG, Beiträge zu einer Trophocöltheorie, Betrachtungen usw. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. Bd. XXXVIII. N.F. XXXI. 1903. Auch selbständig Jena, G. Fischer. Mit 6 Tafeln und 4 Figuren im Text.

<sup>2</sup> R. S. BERGH, Beiträge zur vergl. Histologie. I. Über die Gefäßwandung bei Mollusken. Anat. Hefte. I. Abt. v. 10. 1898. II. Über den Bau der Gefäße bei den Anneliden. 1. und 2. Mitteilung. Ebd. v. 14 u. 15 (Heft 45 und 49). 1900. III. Über die Gefäßwandung der Arthropoden. v. 19. (62. Heft). 1902.

<sup>3</sup> l. c. p. 178.

poden zu erwähnen.« Und weiter<sup>1</sup> werden die Arbeiten als »äußerst skrupulös« bezeichnet, »die bedeutend mehr Licht über die Struktur der Gefäße gebracht haben«.

Die erwähnten Arbeiten BERGHS — es handelt sich vornehmlich um diejenigen, welche den Gefäßbau der Annulaten behandeln — enthalten tatsächlich manches, was von seinen Vorgängern nicht gesehen, oder vielleicht nicht ganz genau formuliert und gedeutet wurde und der Verfasser hebt in der historischen Übersicht gewiß mit Recht hervor, daß in bezug auf den Bau der Blutgefäße der Annulaten eine große Konfusion noch immer herrscht, namentlich mit Rücksicht auf die Epithel- oder Endothelfrage. »Einige nehmen die Existenz eines inneren Epithels an (ja einer beschreibt sogar ein kubisches Gefäßepithel!), während andre die Existenz eines solchen in Abrede stellen; endlich nehmen einige für die höheren Formen die Existenz eines Epithels an, während sie es für die niederen Formen verneinen.

Weiter motiviert der Verfasser seine erneuten Untersuchungen folgendermaßen: »Wenn ich durch die folgenden Untersuchungen etwas Ordnung in die bestehende Verwirrung zu bringen hoffe und auch verschiedene neue Beobachtungen mitteilen kann, so beruht das wesentlich darauf, daß ich in bezug auf die Methodik weniger einseitig als meine Vorgänger gewesen bin; ich habe sehr verschiedene Methoden in Anwendung gebracht und die Resultate derselben miteinander kombiniert.«

Gewissermaßen hat BERGH vollständig recht; die von seinen Vorgängern (unter welchen auch ich figuriere) mitgeteilten Angaben resultieren aus den Beobachtungen teils an den mit älteren Fixierungs- und Färbungsmethoden hergestellten Schnittserien, teils auch aus den Beobachtungen des lebenden Materials. Sowohl diese Methoden als die damaligen Vergrößerungen, — wie ich aus eigener Erfahrung weiß, — können nicht ausreichen, um die feinsten Bauverhältnisse eines so subtilen Objekts, wie die Gefäße der niederen Tiere, zu beleuchten. Schon vor der Herausgabe der Publikationen BERGHS habe ich mir im allgemeinen, auf Grund wiederholter Beobachtungen, eine andre Vorstellung über den feineren Bau der Hauptgefäße der Annulaten gebildet und allmählich bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß dasselbe, mehr oder weniger modifizierte Schema auch für die Gefäße der Mollusken, Arthropoden und sogar Vertebraten gelten muß.

<sup>1</sup> l. c. p. 242.

Um so größer war meine Enttäuschung, als ich die Resultate der neuen Arbeiten BERGHs mit meinen Erfahrungen verglichen habe. Ich erkannte bald, daß die Untersuchungen BERGHs die bisherige Konfusion nicht nur nicht beseitigen, sondern daß sie imstande sind, eine viel bedenklichere Verwirrung als die bestehende in die Wissenschaft einzuführen. Diese scheinbar scharfe Kritik wird durch die weiter unten angeführten Tatsachen begründet; aber auch die von BERGH angewandten Methoden, trotzdem sie nach dem Verfasser »allseitiger« sein sollen als »die seiner Vorgänger«, sind nicht imstande die Zweifel über die Richtigkeit seiner Resultate zu beseitigen.

BERGH hat zunächst seine Objekte im lebenden Zustande beobachtet, wie ich auch vor Jahren getan habe. Man kann mit dieser Methode manches richtig erkennen, wie z. B. den Blutkreislauf, den größeren Inhalt der Blutflüssigkeit, die Verteilung der Klappen usw. Aber für die feineren Strukturverhältnisse der Zellen und Muskelfasern sind die Immersionssysteme notwendig, die sich bei den lebenden Objekten nur selten anwenden lassen.

In dieser Beziehung sind die aus gut fixierten Objekten hergestellten Serien unerlässlich. Als Beispiel führe ich das Rückengefäß von *Chaetogaster diaphanus* an, dessen histologische Struktur nach dem lebenden Zustande von BERGH beschrieben wurde. Der Verfasser spricht von »Längsstreifen«, welche als »kleine Längsleisten des Protoplasmas der die Cuticula umgebenden Zellen« hervortreten und »wenn man das Gefäß scharf im optischen Längsschnitt beobachtet, sieht man sie als kleine feinkörnige nach außen vorspringende Erhöhungen der Cuticula aufliegen«. Tatsächlich aber ist hier keine Cuticula, die Kerne springen nach innen vor und man muß die in Rede stehenden »Längsleisten« mit den intravasalen Myoblasten, wie sie in dem Rückengefäße z. B. der Enchyträiden usw. vorkommen, identifizieren. Ähnliche unrichtige Angaben teilt BERGH mit nach den Beobachtungen der lebenden Tubificiden, Enchyträiden usw.

Zweitens hat BERGH den Gefäßbau auf den Schnittserien untersucht, namentlich bei den größeren Formen der Lumbriciden. »Frisch wurden die Gefäße nur für Anfertigung der Schnitte herauspräpariert und fixiert, indem dabei zugleich durch leichtes Aufdrücken der größte Teil des Blutes aus denselben vor der Fixierung entfernt wurde.« Dagegen habe ich Nachfolgendes zu bemerken: Bei der Feinheit der Gefäßwandung muß man die mitgeteilte Methode als

allzu grob bezeichnen, die imstande ist die histologische Struktur der Gefäßwandungen in hohem Grade zu alterieren. Tatsächlich sehe ich auf den von BERGH reproduzierten Abbildungen Verletzungen, die der Verfasser als histologische Strukturen beschreibt, die sich aber mit dem wahren Sachverhalte gar nicht in Einklang bringen lassen. Solche Querschnitte, wie sie BERGH als Belege seiner Deutungen vom Bau des Rückengefäßes von *Lumbricus* in Fig. 6 und 8 reproduziert, lassen sich schwierig für einen Vergleich verwerten.

Die Quer- und Längsschnittserien sind für die histologische Untersuchung des Gefäßbaues immer die verlässlichsten, namentlich wenn man sich von der Schichtenfolge der Wandungen überzeugen will. Dazu kann man aber kleinere Arten wählen und dieselben in toto in Schnittserien zerlegen. Hier erscheinen die fraglichen Verhältnisse sämtlicher Gefäße ganz unverletzt und weit verlässlicher als auf den auspräparierten Gefäßabschnitten.

Drittens beruft sich BERGH auf die Silbermethode, mit welcher er die auspräparierten Gefäßstücke behandelte. Diese Methode hat gewiß ihre Vorteile für die Ermittlung der Zellgrenzen in einschichtigen Zellterritorien. Aber bei den Gefäßwandungen nicht nur der höheren Familien sondern auch der niederen Oligochäten, Hirudineen und Mollusken hat die Versilberung nur eine beschränkte Bedeutung. Zunächst handelt es sich bei der Erforschung der Gefäßstruktur nicht um einzelne Zellgrenzen, sondern um Zellschichten. Bei der Versilberung überzeugt man sich mehr oder weniger verlässlich nur von einer Zellschicht, während die darunterliegenden ganz unklar bleiben.

Die besprochenen Methoden, welcher sich BERGH bedient hat, verschuldeten offenbar, daß die Resultate seiner Untersuchungen ganz verfehlt sind, wenigstens nicht zur richtigen Erkenntnis des Gefäßbaues der Annulaten beizutragen vermögen und unsre Anschauungen über die histologische Struktur der Gefäße in die Bahnen verdrängen, in welchen sich LEYDIG bewegte. Diese Überzeugung hatte ich schon zur Zeit, als die Arbeiten BERGHs erschienen sind, aber mit andern Untersuchungen mich befassend, konnte ich meine damaligen Erfahrungen nicht unmittelbar veröffentlichen. Jetzt, nach dem Erscheinen der LANGSchen »Trophocöltheorie«, wo, wie erwähnt, die Resultate des dänischen Histologen als Grundlage bezeichnet werden, auf welcher vorzugsweise die Hämocöltheorie basiert: jetzt erachte ich es für angezeigt meine mehrjährigen Beobachtungen und Anschauungen über das Gefäßsystem der Öffentlichkeit vorzulegen.

### Wahl des Materials. Untersuchungsmethoden.

Die Feststellung und Deutung der Komponenten, aus welchen die Gefäßwandungen bestehen, gehört zu den schwierigsten Objekten der vergleichenden Histologie. Diese Schwierigkeiten erklären tatsächlich jene Verwirrung, welche in der Literatur über den Bau der Gefäße bisher herrscht und sich namentlich um die Frage dreht, ob ein Endothel in den Gefäßen der niederen Bilaterien, wie bei den Vertebraten, tatsächlich existiert oder nicht, und ferner, wenn dem so ist, in welchem Sinne diese innere Gefäßausstattung zu deuten ist. Die Beantwortung dieser Fragen beruht nach meiner Meinung nicht nur auf den Untersuchungsmethoden und auf der Deutung der erkannten Tatsachen, sondern auch auf den zur Untersuchung gewählten Arten. Denn nicht bei allen kann man sich in gleicher Weise vom Vorhandensein der intravasalen Ausstattung und der äußeren Begrenzung des sog. Darmblutsinus überzeugen. Für die Sicherstellung dieser äußerst subtilen Umhüllungen ist es notwendig ein womöglich zahlreiches, aus verschiedenen Arten bestehendes Material zu wählen. Dabei kommt man aber zur Überzeugung, daß bei den einen Arten die fraglichen Verhältnisse des »Endothels« ohne größere Schwierigkeiten zum Vorschein kommen, während bei andern die Entscheidung der Frage ziemlich unsicher ausfallen kann. Ich glaube die Ursachen dieser auffallenden Unterschiede in nachfolgenden Tatsachen erkannt zu haben.

Dieselben Organe und Gewebe verschiedener nahe verwandter Arten bestehen nicht aus gleicher Anzahl von Zellen; bei den einen ist sie verhältnismäßig groß, so daß man die Lage dieses Organs oder Gewebes nach der Anzahl der Kerne leicht erkennen kann. Bei andern Arten ist dasselbe gleich große Organ oder Gewebe in seinem zelligen Bau ziemlich schwierig zu verfolgen, weil es nur aus wenigen auf weite Strecken voneinander entfernten, wenn auch größeren Zellen besteht und es ist nicht selten recht schwierig zu entscheiden, ob die oder jene Zelle zu demselben Gewebe gehört oder nicht. Vergleichende Histologie möchte diese Regel vielfach bestätigen, indessen versuche ich in nachfolgenden Beispielen zwei konkrete Fälle derselben zu begründen. Sehr empfehlenswert, wie zu histologischen Untersuchungen überhaupt, sind die Enchyträiden. Wir wollen zwei Arten, nämlich *Enchytraeus adriaticus* und *Mesenchytraeus flavus* in Vergleich ziehen, und zwar wählen wir zu unserm Zweck einen Querschnitt des Darmepithels und mit ihm

eng verbundene Gewebe des sog. Blutsinus, bzw. seiner äußeren Begrenzung und schließlich die äußere Chloragogenbedeckung. Von beiden Arten ist der Darmabschnitt eines postgenitalen Segments gewählt worden. Wenn wir nun auf der Strecke von 100  $\mu$  die Anzahl der Zellen bestimmen, so können wir nachfolgende Verhältnisse sicherstellen:

<i>Enchytraeus adriaticus</i>	<i>Mesenchytraeus flavus</i>
Im Darmepithel . . . . 8—10 Zellen	etwa 20—23 Zellen
in der Sinusbegrenzung . . 1—2 -	- 6—8 -
in der Chloragogenbedeckung 6—8 -	- 18—20 -

Ähnliche Verhältnisse ließen sich auch in andern Geweben und Organen sicherstellen, aus dem Angeführten geht aber hervor, daß die letzteren bei der ersten Art aus viel geringerer Anzahl Zellen bestehen als bei *Mesenchytraeus*. Wir möchten kurz *Enchytraeus adriaticus* als »oligocytäre«, *Mesenchytraeus flavus* dagegen als »pleistocytäre« Art bezeichnen. Aber auch der Vergleich zwischen den Geweben höherer Familien ergibt dieselben Resultate. Als Beispiel möchte ich zwei regenwurmartige Vertreter, *Dendrobaena* und *Pheretima* wählen. Bei der ersten Gattung bestehen die Gewebe aus geringer Anzahl der Zellen, während bei *Pheretima* die letzteren zahlreich vorhanden sind, was sich namentlich in der äußeren Wandung des sog. Blutgefäßnetzes (Darmblutsinus) als vorteilhaft für die uns beschäftigende Frage herausstellt. Überhaupt spielt das Gesetz des oligo- und pleistocytären Baues der Gewebe in der Frage der intravasalen Ausstattung eine wichtige Rolle. Beurteilt man nämlich die Gefäßstruktur der oligocytären Arten, kann man leicht den Irrtum begehen, wenn man die spärlich vorhandenen Endothel-, besser Vasothelezellen in den Gefäßen als etwas Zufälliges, für den Begriff des Organs Bedeutungsloses betrachtet. Erst die Vergleichung derselben Strukturen bei den pleistocytären Arten führt zur richtigen Auffassung des Vasotheles.

In den vorliegenden Blättern sind vornehmlich einige Oligochäten und Hirudineen in ihrem Gefäßbau behandelt; ursprünglich habe ich alle möglichen Vertreter dieser Ordnungen einer Untersuchung unterzogen, schließlich aber nur auf einige wenige Arten verschiedener Familien mich beschränkt, da ich allmählich zur Überzeugung gelangt bin, daß die Unterschiede im Bau der niederen und höheren Vertreter nur quantitativer Natur sind, so nämlich, daß z. B. die intravasalen Gewebe bei den ersteren in einfacheren, bei den letz-

teren in komplizierteren Gestaltsverhältnissen vorkommen. Polyehäten habe ich speziell nicht auf den Gefäßbau geprüft, da ich mir das Material selbst nicht fixieren konnte. Zum Vergleiche habe ich auch Gefäße der Gastropoden, Arthropoden und Vertebraten gewählt.

Ich habe mich nur der Schnittmethode bedient, da es sich, wie gesagt, nicht um Zellgrenzen, sondern um den Schichtenbau der Gefäße in erster Linie handelte. Die Objekte waren fast ausschließlich in Chromsublimatmischung (1 pro mille) fixiert, sonst habe ich auch ein altes, nur in Chromsäure konserviertes Material von *Potamothrix* mit sehr gutem Erfolge benutzt.

Diese erwähnte Chromsublimatmischung eignet sich vorzüglich zu den histologischen Untersuchungen des Gefäßbaues und die Resultate, zu welchen ich gegenwärtig bezüglich der feinsten Bauverhältnisse der Gefäßwandungen gelangt bin, verdanke ich nur dieser Fixierungsmethode. Ihr Vorteil liegt darin, daß die Objekte sich nur sehr wenig kontrahieren, der Körper bleibt meist gestreckt und es entsteht keine Blutcoagulierung. Die Objekte müssen aber — und darauf lege ich das Gewicht — wenigstens 24 Stunden in der Mischung verbleiben, nachher wieder 24 Stunden in 70%igem Alkohol liegen und erst den dritten Tag wird die Jodtinktur mit 90%igem Alkohol verwendet.

Von den Färbungsmitteln gab Eisenhämatoxylin mit Eosin, Lichtgrün und Orange die schönsten Resultate. Aber bei guter Fixierung erzielt man auch günstige Resultate mit gewöhnlichem Pikrokarmine. Die alveoläre Struktur der kontraktile Substanz der Muskelfibrillen tritt natürlich am überzeugendsten nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin auf. Sonst verbreite ich mich nicht gern über die Färbungsmethoden, da ich das Hauptgewicht auf die Konservierung lege<sup>1</sup>.

Dankbar muß ich hier der Unterstützung gedenken, deren ich mich bei der Verschaffung des Untersuchungsmaterials, sowie namentlich der Herstellung der Schnittserien von seiten meiner Assistenten, der Herren Professor Dr. A. MRÁZEK und Dr. EM. MENCL, zu erfreuen gehabt habe.

### Enchytraeidae und verwandte Familien.

Die Enchyträiden dürften als Paradigma für die Beurteilung des Hämocöls dienen; einmal, weil die Verhältnisse des Darmblut-

<sup>1</sup> Vgl. in dieser Beziehung VEJDOVSKÝ und MRÁZEK, Umbildung des Cytoplasma usw. Arch. mikr. Anat. Bd. LXII. 1903. S. 441.

sinus und dessen Zusammenhang mit dem Rückengeräße leicht zu verfolgen sind und ferner, weil die histologische Struktur des Gefäßsystems dieser wie sämtlicher anderer Organe bei dieser Familie bei geeigneten Fixierungs- und Färbungsmethoden sehr überzeugend hervortritt. Über die Schichtenfolge der Geräßwandungen kann man sich bei keiner andern Familie so verläßlich überzeugen, wie hier, und die Erkenntnis dieser Verhältnisse erleichtert die mehr oder weniger komplizierten Baustrukturen nicht nur der höheren und niederen Vertreter der Oligochäten, sondern vielleicht auch der Polychäten, ganz gewiß aber der Hirudineen.

1) Darmblutsinus. Mit Rücksicht auf die modernen Anschauungen über die Entstehung des Blutgefäßsystems der Bilaterien ist es notwendig den Darmblutsinus eingehender darzustellen, wozu die Enchyträiden vorzüglich geeignet sind. Ich habe zu diesem Zwecke namentlich *Fridericia Zykovi* Vojd., *Mesenchytraeus flavus* Lev. und *Enchytraeus adriaticus* gewählt.

Der Darmblutsinus besteht aus zwei bilateral-symmetrischen Hälften; bei den meisten Arten ist diese bilaterale Symmetrie nicht sogleich auffallend, bei anderen tritt sie aber mit großer Deutlichkeit hervor. Als Beispiel führe ich die erstgenannte Art, *Fridericia Zykovi* an<sup>1</sup>.

In Fig. 1 ist ein Querschnitt durch den Magendarm aus dem 10. Segmente mit dem Gefäßsystem reproduziert. Das Rückengefäß ist mittels paariger Medianäste mit dem Darmblutsinus verbunden, dessen bilaterale symmetrische Hälften durch zwei mächtige, mittels eines feinhäutigen Septums (s) voneinander getrennte Anschwellungen auf der Bauchseite so überzeugend hervortreten, daß sie einer speziellen Beschreibung kaum bedürfen. Fig. 2 stellt die ventrale Hälfte eines ähnlichen Querschnittes mit dem Bauchgefäß (bg) aus dem 11. Segmente vor. Hier sind die beiden Hälften verschmolzen, das erwähnte Septum fehlt. Trotzdem ist die Paarigkeit auch hier, wie

<sup>1</sup> Diese Art ist mir von ZYKOV in drei Exemplaren geschickt worden, mit der Angabe, daß sie im Wolgafluß gefunden wurden. Die Fridericien gehören zu den xerophilen, d. h. in der Erde lebenden Arten und sind bisher nur als solche bekannt geworden. Einige Versuche, die ich mit den einheimischen Fridericien angestellt habe, ergaben nun, daß keine Art dieser Gattung im Wasser zu leben vermag, sondern daß sie alle, ins Wasser versetzt, binnen 24 Stunden oder in noch kürzerer Zeit zugrunde gehen, indem das Wasser durch die Rückenporen in die Leibeshöhle eindringt. Daher glaube ich, daß auch *Fríd. Zykovi* kein eigentlicher Wasserbewohner ist und nur zufällig in das Wasser kam.

in nachfolgenden Segmenten ganz deutlich. Auch bei andern Arten, wie bei *Fr. hegemon*, *Henlea leptodera* usw. kann man sich leicht von der bilateralen Symmetrie der Darmsinuse überzeugen. Aus dieser Anordnung muß man schließen, daß sich der Darmsinus in zwei symmetrischen Lakunen anlegt, in derselben Weise, wie die sog. Darmgefäße der Lumbriciden. LANG hat richtig darauf hingewiesen, daß der »Blutsinus« nicht zwischen den Muskelschichten liegen kann, wie ich vor Jahren angegeben habe.

Es fragt sich nun, ob der Darmsinus eigne Wandungen besitzt, oder ob das Blut unmittelbar das Darmepithel einserseits und die Muskelschichten des Darmes anderseits bespült. Diese Fragen verdienen in Anbetracht der Anschauungen über den phylogenetischen Ursprung des Hämocöls die größte Aufmerksamkeit und in dieser Hinsicht habe ich Nachfolgendes sichergestellt.

Auf der ganzen Peripherie des Blutsinus ist leicht ein zartes, glänzendes cuticulaartiges Häutchen wahrnehmbar, das namentlich auf den Stellen klar zum Vorschein kommt, wo Darmmuskelschicht vom Blutsinus abgehoben ist. Es fragt sich nun, wo man den Ursprung dieses Häutchens suchen soll. Zwar findet man auf unsern Fig. 1 und 2 ganz überzeugend wandständige innere Zellen (*ix*), von denen man die cuticulare Bedeckung des Sinus ableiten könnte. Aber diese Zellen sind sehr spärlich, — gehören ja Fridericien zu den oligocytären Arten. Wenn man aber die Fig. 1 genauer betrachtet, so findet man, daß die Zellen des Darmepithels durch lange, wenn auch zarte Plasmazüge (*xs*) mit dem äußeren Häutchen in Verbindung stehen und sich offenbar an dessen Bildung beteiligen. Die niedrigen inneren Zellen (*ix*) waren offenbar ursprünglich im Verbands des Darmepithels, mit der Bildung des Blutsinus lösten sie sich aber vom Epithel ab und stellen selbständige innere Wandzellen der bindegewebigen Umhüllung des Darmsinus vor. Die Zellen springen in den Blutsinus und nicht nach außen vor.

Nebstdem findet man auch basalwärts vom Darmepithel große flache Zellen, die dicht dem Blutsinus anliegen (Fig. 1, 2 *ex*). Sie kommen ebenfalls sporadisch vor, aber wenn sie sich auf Querschnitten regelmäßig wiederholen, so müssen sie eine Bedeutung haben, die sich allerdings aus unseren Abbildungen nicht leicht bestimmen läßt. Wir werden erst weiter unten diese großen Basalzellen mit den amöboiden Ersatzzellen des Entoderms vergleichen können. Derzeit handelte sich's nur darum den Nachweis zu erbringen, daß der »Blutsinus« nicht wandungslos ist, sondern von einem zarten

bindegewebigen Häutchen nach außen begrenzt ist, welches dem Entoderm seinen Ursprung verdankt und als Vasotheil bezeichnet werden kann.

Zum besseren Verständnis dieser Verhältnisse muß man aber noch andre günstigere Arten wählen. Ganz besonders eignet sich zur Ermittlung der Frage *Enchytraeus adriaticus*, wenn es auch, wie oben angegeben, zu oligocytären Arten angehört; die Zellen des Vasotheils sind hier aber doch zahlreicher und größer als dort, bei *Frid. Zykovi*, und ihr Anteil an der Bildung der äußeren Sinusbegrenzung ist sehr überzeugend.

Betrachtet man nämlich eingehender die in Fig. 11, 15 und 16 dargestellten Querschnitte durch die betreffenden Teile des Magendarmes, so sieht man die meisten an der Basis des normalen Darmepithels liegenden Zellen (*ex*), daß sie mit der äußeren Umhüllung vermittels feiner, fadenförmiger, den Sinus durchsetzender Fortsätze (*zs*) in Verbindung stehen, bzw. eine äußere, bindegewebsartige Basalmembran bilden, die namentlich in Fig. 15 durch die stattgefundene Abhebung der Muskulatur (*rm*) und Chloragogenschicht (*chl*) als selbständig erscheint, so daß das Blut nicht direkt mit den letzt-erwähnten Schichten in Kontakt kommt. Dazu kommt, daß innerhalb des Blutsinus noch selbständige, vom Darmepithel ganz unabhängige Zellen vorkommen (Fig. 11, 15 und 16 *ix*), die namentlich in den bauchständigen Sinuspartien (Fig. 16 *ix*) häufiger vorkommen und der erwähnten äußeren Grenzmembran des Sinus dicht aufliegen. Es sind halbkuglige fein granulierte Zellen mit gleich sich gestaltenden Kernen, wie die oben erwähnten Zellen an der Basis des Darmepithels. Es ist kaum zu bezweifeln, daß diese wandständigen Zellen von den Entodermzellen abzuleiten sind, indem sie sich frühzeitig von dem Epithelverbände abgelöst haben und sich schließlich nur an der Bildung der äußeren Sinsumhüllung beteiligen.

Nach den dargestellten Tatsachen kann das Vasotheil des Darmblutsinus nur als von einem Teile des Darmepithels hergestellte bindegewebige Membran aufgefaßt werden. Die innere Wandung des Darmblutsinus wird von dem Darmepithel, speziell von dessen basalen, amöboiden Zellen gebildet. Es entsteht nun die Frage, in welcher Weise man diese Zellen deuten soll. Zur Beantwortung dieser Frage muß man zunächst die Histologie des Darmepithels genauer berücksichtigen.

Wie Fig. 11, 12, 14 usw. veranschaulichen, besteht das funktionierende Darmepithel aus großen kubischen Wimperzellen mit

innerem cuticularen Saume, unter welchem in 3—4 Schichten punktförmige sog. Blepharoplasten gelagert sind. Mit diesen Körperchen hängen die langen Wimpern zusammen. An der Basis dieser großen Zellen, dicht dem Blutsinus anliegend, befinden sich zerstreut verschieden große, mit dichtem Plasmainhalt angefüllte, amöboide Zellen, die in Präparaten sehr auffallend sind, da sie sich dunkel färben. Man findet sie in den verschiedensten Größen, von ganz abgeplatteten, bis zu hohen, zylindrischen Epithelzellen.

Nicht selten findet man eine niedrige Zelle mit zwei Kernen, weiter eine niedrige und eine höhere Zelle, die zusammen ein Ganzes bilden. Schließlich isolierte hohe Epithelzellen.

Alle diese Elemente stellen Ersatzzellen vor, die zur Regeneration des Darmepithels bestimmt sind. Ich habe solche schon vor Jahren<sup>1</sup> bei verschiedenen Vertretern der Oligochäten beschrieben und die vorliegende Darstellung mag als eine Ergänzung zu den früheren dienen. Daß die gewöhnlichen Zellen aus dem Verbande des Darmepithels in die Darmhöhle ausfallen, ist leicht in unsern Präparaten nachzuweisen (Fig. 11 *dg*) und man trifft das Darmlumen auch mit solchen degenerierenden Zellen erfüllt. Aber um diese Vorgänge handelt es sich speziell nicht in dieser Darstellung. Wir wollen nur die basalen Ersatzzellen näher betrachten. Sie sind es nämlich, die den Darmsinus von der inneren Fläche begrenzen und den oben erwähnten Wandzellen von *Fridericia Zykovi* entsprechen. Es sind also echte Entodermzellen, die aber mit der äußeren an die Muskelschichten des Darmes dicht anliegenden Grenzmembran des Darmsinus in Verbindung stehen können. Man braucht nur auf die Fig. 15 hinzuweisen. Man sieht hier zu innerst das gewöhnliche Darmepithel (*dm*), an dessen Basis fünf Ersatzzellen (*ex*) liegen. Von diesen sind zwei stark in die Höhe herangewachsen, aber ebenso wie die drei übrigen ganz flachen Zellen durch feine, den Blutsinus durchsetzende Fortsätze mit der äußeren Wandung in Verbindung stehend. Aus der ganzen Konfiguration der Zellen muß man folgern, daß die Zellen ursprünglich dicht unter der Darmmuskelschicht, bzw. unter den Chloragogenzellen gelagert waren und durch die Bildung des Blutsinus mit dem größeren Teile des Zellkörpers nach innen verdrängt werden und nur durch die erwähnten Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung blieben. In der angezogenen Figur sieht man nämlich zu äußerst die abgehobene, selbständige Chlora-

<sup>1</sup> F. VEJDOVSKÝ, System und Morphologie der Oligochäten. Prag 1884.

gogenschicht (*chl*), darunter einen Teil einer Ringmuskelfaser (*rm*) und schließlich die äußere Hülle des Darmsinus, auf dem die besprochenen fadenförmigen Fortsätze der Darmzellen endigen. Die derselben äußeren Begrenzung des Blutsinus aufsitzenden und in denselben vorspringenden Zellen (Fig. 11, 14, 15 und 16 *ix*) kann man schließlich nicht anders auffassen, als die Entodermzellen, die sich von dem übrigen Verbande der Darmzellen abgelöst haben und die äußerst feine äußere Bindegewebs- oder besser Basalmembran des Darmblutsinus bilden. Ich weiß wirklich nicht, ob es möglich ist, die beobachteten Tatsachen in anderm Sinne zu erklären. Aus den im Vorhergehenden besprochenen Tatsachen kann man die Entstehung des sog. Darmblutsinus, dem das sog. Darmgefäßnetz gleichkommt, folgendermaßen definieren:

Das Darmepithel bildet nach außen eine Basalmembran. Wenn sich an der Basis durch die Tätigkeit der Darmzellen die Blutflüssigkeit anzusammeln beginnt, entsteht eine Auseinanderweichung der Darmzellen von der Basalmembran, mit der nur die Fortsätze einzelner Darmzellen in Verbindung bleiben. Die kleineren basalen Ersatzzellen des Darmepithels können sich aber vom Epithelverbande ablösen und stellen selbständige Deckzellen des Blutsinus vor. Dadurch, daß sie mit den Zellkörpern in das Lumen des Blutsinus vorspringen, weisen sie auf ihren entodermalen Ursprung hin. Das so entstandene aus spärlichen Zellen bestehende Vasotheil legt sich direkt an die Muskelschichten des Magendarmes an, sonst aber gehört der Darmsinus nur dem Entoderm an.

Zur Darstellung der Morphologie des Darmblutsinus habe ich *Enchytraeus adriaticus* deshalb gewählt, weil die intravasalen wandständigen Sinuszellen durch ihre Größe leicht kenntlich sind und ferner, daß man hier ihren entodermalen Ursprung verfolgen kann. Diese Zellen sind bisher meist übersehen worden und die Verhältnisse werden so gedeutet, daß der Sinus der äußeren Wandung entbehrt, bzw. sich direkt an die Muskelschichten des Darmes anlehnt. Am sorgfältigsten hat die Sinuszellen, so viel ich sicherstellen konnte, DE BOCK studiert und seine Darstellung deren Zusammenhanges mit dem Darmepithel stimmt ganz mit meinen Erfahrungen überein. DE BOCK<sup>1</sup> faßt die Verhältnisse aber ganz anders auf, zumal er die Zellen als Blutkörperchen beschreibt, die nicht an der Bildung der

<sup>1</sup> M. DE BOCK, Le corps cardiaque et les amibocytes des Oligochètes limicoles. Revue suisse Zool. Vol. VIII. 1900.

äußeren Hülle des Sinus teilnehmen, sondern im Blute frei flottieren sollen und von hier aus in das Darmepithel, nicht aber in die Leibeshöhle einwandern können.

Obwohl die Abbildungen DE BOCKs etwas schematisch sind, so muß man doch so viel einsehen, daß die Verhältnisse der Ersatzzellen im Darmepithel von *Lumbriculus* dieselben sind, wie bei den Enchyträiden, speziell bei *Ench. adriaticus*.

Oben habe ich gezeigt, daß die in Rede stehenden Wandzellen des Darmblutsinus äußerst spärlich in einzelnen Regionen bei *Fredericia Zykovi* vorkommen. Als Gegenteil dieser Verhältnisse gilt *Mesenchytraeus flavus*, wo das äußere Vasotheil an jedem Schnitte aus recht zahlreichen Zellen besteht, in den hinteren Segmenten sozusagen aus einem förmlichen flachen Epithel gebildet wird.

Die Zellen sind hier aber viel kleiner, nur schwach gegen das Lumen des Blutsinus vorspringend (Fig. 4 *ix*), aber ziemlich dicht nebeneinander gestellt. Eigentlich habe ich den wahren Sachverhalt der Sinusmembran bei dieser Art zuerst erkannt, aber wegen der Kleinheit der Zellen nicht als Paradigma gewählt.

Auch die Ersatzzellen bei *Mesench. flavus* treten an meinen Präparaten viel seltener zwischen den langen Zylinderzellen des definitiven Darmepithels hervor (Fig. 4 *ex*). Nichtsdestoweniger kann man sie an geeigneter Stelle als amöboide, kuglige oder zungenförmige Elemente erkennen, die zwischen den normalen Epithelzellen basalwärts eingelagert sind. Ein Teil des Darmblutsinus der genannten Art mit der äußeren Chloragogenschicht und den Muskelfasern ist in Fig. 4 reproduziert. (In den Chloragogenzellen sind auffallend eigentümliche Körperchen im terminalen Ende oberhalb der Kerne, deren Bedeutung mir derzeit ganz unklar ist; wahrscheinlich handelt es sich um gewisse parasitäre Organismen [Fig. 4 *p*].)

2) Das Rückengefäß. Bekanntlich hat das Rückengefäß jeder Gattung und selbst der Art der Enchyträiden seinen Ursprung in bestimmtem Körpersegment, bildet meist einige stark pulsierende Anschwellungen oder sog. Herzkammern und geht im fünften Segment in einen gleichmäßig dicken, nicht angeschwollenen Teil über, der sich unter dem Gehirnganglion nach der Bauchseite begibt. Der verengte vordere Teil des Rückengefäßes zeichnet sich durch andern histologischen Bau aus, als der nachfolgende aus »Herzkammern« bestehende Abschnitt. Den letzteren könnte man füglich als »Herz«, den vorderen als »Kopfaorta« bezeichnen. Zum Zwecke eingehender Darstellung wollen wir einige spezielle Beispiele anführen, vorzugs-

weise aus dem Grunde, daß bei allen beobachteten Arten gewisse, nicht unbedeutende Modifikationen der histologischen Komponenten leicht nachweisbar sind.

In der ersten Reihe ist das Verhältnis des Herzens zum Darmblutsinus zu ermitteln und namentlich die Schichtenfolge der ersteren aus dem letzteren abzuleiten. Zur Beantwortung dieser Fragen eignet sich vorzüglich wieder *Ench. adriaticus*.

Das Herz beginnt hier im 15. Segmente, aber schon in der vorderen Hälfte des 16. Segments bildet der Darmsinus auf der Rücken- seite eine kenntliche Anschwellung, deren Querschnitt in Fig. 12 ohne die äußere Chloragogenschicht abgebildet ist. Nur die äußeren seitlichen Längsmuskeln (*lm*) sind im Querschnitt getroffen. Das äußere Vasotheil mit drei anliegenden Zellen (*ix*) setzt sich auf die dorsale Anschwellung fort. Der weitere aus dem hinteren Drittel des 15. Segments herstammende Schnitt ist in Fig. 13 reproduziert und veranschaulicht uns schon die innere Anlage des Herzens, während die äußere Muskulatur sich vom Darm auf die Herzanlage fortsetzt (*lm*, *rm*). Da die Schichten stark voneinander abgehoben sind, so gewahrt man leicht die Selbständigkeit derselben, namentlich auch der Chloragogenlage (*chl*). Die innere Herzanlage stellt sich als ein selbständiges von allen Seiten geschlossenes Säckchen heraus, dessen Umhüllung nur von dem feinen bindegewebigen Häutchen gebildet wird, das wir früher als Vasotheil gedeutet haben (*sh*). An der Bildung dieses Säckchens beteiligen sich auch dieselben feinkörnigen, halbkugeligen, nicht selten an niedrigen Stielchen sitzenden Zellen, die wir auch auf der äußeren Sinuswandung erkannt haben (*ix*). Nur sind sie in der Herzanlage viel zahlreicher als dort, wenn auch unregelmäßig und weit voneinander zerstreut. Durch das Vasotheil wird die Herzanlage vom Darmepithel vollständig getrennt.

Da also die Herzanlage den Wandzellen des Darmblutsinus ihren Ursprung verdankt, so ist ersichtlich, daß das Herz ursprünglich aus Entodermzellen gebildet wird und von jetzt an eine selbständige Röhre vorstellt, die sich bald mehr über den Magendarm hervorwölbt, wenn sie auch noch eine Strecke nach vorn unter dem Einflusse der Darmmuskulatur steht (Fig. 14). Schließlich schnürt sich das Herz unter der Bildung selbständiger äußerer Muskulatur vom Magendarm ab und verläuft frei in der Leibeshöhle.

Von der Bedeutung der das Herz (Fig. 14 *ix*) auskleidenden Zellen vermag man sich in Querschnittserien nur eine nicht ganz bestimmte Vorstellung zu machen, daß sie Myoblasten vorstellen, indem

nämlich der verengte basale Teil sich an mehreren nacheinander folgenden Schnitten wiederholt. Aber die Vermutung, daß man es hier mit muskulösen Elementen zu tun hat, wird zur Tatsache, wenn man Längsschnitte durch das Herz untersucht. Natürlich begegnet man diesen Gestaltsverhältnissen in den erwachsenen Würmern. In den jüngeren oder ganz jungen Stadien befinden sich die Elemente sowohl des Vasotheils als dessen äußerer muskulöser Umhüllung in primitiveren Zuständen und kann man sich namentlich von der Vermehrung der intravasalen Zellen überzeugen. Hierzu stand mir zu Gebote:

1) *Fridericia hegemon* Vejd. In jungen Individuen, deren bisher sehr spärliche Oo- und Spermogonien in Teilung begriffen sind, findet man ursprünglichere Gefäßverhältnisse als in den großen, erwachsenen Exemplaren.

Das Rückengefäß hat seinen Ursprung im 19. Segment, bildet in den nächstfolgenden vorderen Segmenten die erwähnten Herzan-schwellungen, die bei den geschlechtsreifen Tieren durch die Ent-faltung der Geschlechtsorgane in den mit Geschlechtsprodukten prall angefüllten Segmenten stark modifiziert werden. Daher ist es rat-sam von den jugendlichen Individuen auszugehen und hier die Struk-turen zu studieren. *Fridericia hegemon* eignet sich zu diesem Zweck vorzüglich, da sie sich nach meinen Erfahrungen durch auffallende Größe der Zellen auszeichnet.

An einer Längsschnittserie durch das Rückengefäß des erwähn-ten jugendlichen Wurmes überzeugt man sich auch verlässlich von der Schichtenfolge seiner Wandungen. Der Längsanschnitt durch eine Herzkammer aus dem 12. Segment, von der Außenfläche be-trachtet, ist in Fig. 5 abgebildet und zeigt Nachfolgendes: 1) Zu äußerst sieht man die großen kolbenförmigen Chloragogenzellen (*chl*) mit ihren kugligen Kernen und grobkörnigem Inhalte. 2) In der dorsalen Medianlinie des Gefäßes sind reihenartig die Muskelzellen angeordnet, deren Sarkoplasmen mit Kernen so dicht nebeneinander stehen (*rmx*), daß sie in dieser Stellung den Eindruck einer Epithel-lamelle erwecken. Sie erheben sich kuppelartig über der Gefäß-wand, bestehen aus einem alveolären Cytoplasma und großen kug-ligen Kernen. Die Alveolen jeder Zelle sind radienartig gegen den Kern gerichtet und sind durch ihren hyalinen Inhalt zwischen den Chloragogendrüsen auffallend. Wie die Querschnitte (Fig. 17 *rmx*) zeigen, stehen die Sarkoplasmen mit Kernen tatsächlich in der Me-dianlinie zwischen den Chloragogendrüsen. An der Basis des Sar-

koplasma zieht die Muskelfaser (*rmf*) hin und man findet an dem besprochenen Längsschnitt (Fig. 5) so viele Muskelfasern (*rmf*), als es auf der Dorsalseite Sarkoplasmen gibt. Die fibrilläre Struktur der Muskelfasern ist auf unsrer Abbildung so evident, daß sie keiner näheren Beschreibung bedarf. Man sieht nun auf unsrer Abbildung auch eine stark entwickelte Längsmuskelfaser (Fig. 5 *lmf*). Dieselbe zieht längs der ganzen Herzkammer, besteht auch aus feinen Fibrillen und führt ein alveoläres Sarkoplasma mit Kern gerade in der Mitte der Herzkammer.

Die äußeren Längsfasern sind bei den Enchyträiden immer, meist aber nur in geringer Anzahl vorhanden, während sie bei den Tubificiden, Lumbriculiden und Lumbriciden gänzlich fehlen. Die innere Ausstattung des Rückengefäßes einer jugendlichen *Fridericia hegemon* ist sehr eigentümlich; an den Längsschnitten erscheinen große, der Muskelschicht dicht anliegende Zellen, die so dicht das Lumen ausfüllen, daß ich ursprünglich diesen Gefäßinhalt als einen »Herzkörper« betrachtete. Die genauere Untersuchung ergab aber, daß man es hier mit locker auf den Wandungen verteilten Zellen zu tun hat, die ein Epithel vortäuschen und in der Gestalt sehr variieren. In Fig. 6 und 7 sind zwei Teile der Längsschnitte aus dem 14. und 15. Segment einer jugendlichen *Fridericia* abgebildet. In dem ersten Schnitte (Fig. 6) sieht man auf der Dorsalseite die Querschnitte mit den Ringmuskeln und darunter die Vasothezellen. Zwei solche Zellen sind birnförmig und setzen sich durch verengte Fortsätze an die Ringmuskelschicht an. Zwischen ihnen liegt eine in Teilung begriffene Zelle. Auf der unteren Fläche des Gefäßlumens sieht man drei Zellen von ovaler und birnförmiger Gestalt. Ähnliche Zellen sieht man auch in Fig. 7; sie hängen meist mittels eines kurzen Fortsatzes mit der äußeren Muskelschicht zusammen und ragen mit dem angeschwollenen freien Ende in das Gefäßlumen hinein. Eine kugelige Zelle ist in Teilung begriffen. Die der unteren Wandung anliegenden Zellen sind elliptisch.

Wir sehen daher, daß das Lumen nicht mit einer »Cuticula« ausgestattet ist, sondern große, locker verteilte elliptische, ovale und birnförmige Vasothezellen trägt, die in dem besprochenen Stadium so dicht aneinander gruppiert sind, daß sie das eigentliche Lumen sozusagen verstopfen. Dasselbe wiederholt sich auch in ein wenig älteren Stadien. Die Vasothezellen vermehren sich durch kinetische Teilung und es läßt sich nur an Längs- und Querschnitten ihre definitive Gestalt enträtseln, so dicht sie das Lumen ausfüllen. Nur

in der Nähe der intersegmentalen Einschnürungen der Herzkammer sind die Vasothezellen nicht so dicht gruppiert und man kann daher ihre Gestalt und Struktur in dieser Region genauer beurteilen (Fig. 8 *mb*).

Die in dem früheren Stadium als birnförmig beschriebenen Zellen erweisen sich jetzt als lang ausgezogene Elemente mit dem meist unregelmäßig konturierten oder runden und ovoiden Zellkörper mit großem Kern und einem langen Plasmafortsatze (Fig. 9), der unterhalb der Ringmuskelschicht des Gefäßes verläuft (Fig. 10 und mit dem freien Ende sich an die Ringmuskelschicht ansetzt (Fig. 8 *mb*). Die faserigen Fortsätze von der Oberfläche des Gefäßes aus betrachtet, bilden unter der Ringmuskulatur ein schwierig zu verfolgendes Geflecht und da sie aus feinen, doch nur bei starken Vergrößerungen erkennbaren Fibrillen bestehen, so ist die Deutung dieser einpoligen Vasothezellen als endocardialen Myoblasten gewiß berechtigt. Auch die weiter unten angeführten Tatsachen können diese Auffassung unterstützen. Sonst weiß ich wirklich nicht, welche andre Funktion die in Rede stehenden Endocardialzellen haben könnten, als daß sie den Blutkreislauf bei der Kontraktion der äußeren Ringmuskulatur durch ihre eignen Zusammenziehungen regulieren.

Wenn man nun die Verhältnisse des endocardialen Zellinhalts im Rückengefäße der erwachsenen Exemplare von *Frid. hegemon* mit den eben dargestellten näher vergleicht, so findet man so bedeutende Unterschiede in den Gestaltsverhältnissen der wandständigen Myoblasten, daß wir zu diesem Zweck eine ausführlichere Beschreibung eines von innen betrachteten Anschnittes des Rückengefäßes widmen müssen. Wir berufen uns auf die in Fig. 18 reproduzierte Abbildung.

Auf der Dorsalseite sind neben der Chloragogenbedeckung nur zwei Sarkoplasmen mit Kernen (*rmx*) getroffen, die den betreffenden Ringmuskelfasern angehören. Dieselben (*rmf*) verlaufen in einer homogenen, cuticulaartigen Bindschicht, die wohl von den Muskelzellen selbst abgesondert wird. Wir werden dieser homogenen, nicht selten feinstreifigen Intermuscularsubstanz überall begegnen, sie aber nicht im Sinne von LEYDIG und BERGH als Cuticula auffassen.

Die dieser Muskelschicht innen anliegenden Vasothezellen des früheren Stadiums sehen wir in eigentümlich veränderten Gestaltsverhältnissen. Nur an der Grenze der segmentalen Einschnürung sieht man in dem Gefäße die oben erkannten einpoligen Myoblasten (*mb*), in deren lang ausgezogenen Fortsätzen die feinen Fibrillen viel

deutlicher differenziert sind als wir in Fig. 9 erkennen konnten. Aber das Sarkoplasma dieser unipolaren Myoblasten ist verschieden, indem es zahlreiche, dicht in dem Cytoplasma angehäufte und nach der E.-H.-Färbung schwarz erscheinende Kügelchen enthält. Die übrigen in der Längsachse des Gefäßes stark ausgezogenen Zellen sind sehr groß, spindel- oder schlauchförmig, nicht selten in der Mitte eingeschnürt und laufen an beiden Polen zu langen allmählich zugespitzten Fortsätzen aus, die dieselbe streifige Struktur aufweisen, wie die unipolaren Myoblasten. Daher hat man hier mit bi- oder multipolaren Myoblasten es zu tun, doch läßt sich nicht so einfach entscheiden, ob die Fibrillen der ganzen Länge nach verlaufen, da der mittlere stark angeschwollene und dem Sarkoplasma entsprechende Teil der Myoblasten mit den oben erwähnten Körperchen prall angefüllt ist, so daß der übrige Zellinhalt nicht weiter erkennbar ist. Wir können aber schon jetzt die endocardiale Schicht als aus locker verteilten Myoblasten bezeichnen, die an Querschnitten (Fig. 17 *mb*) ein inneres Epithel vortäuscht. Nun sehen wir aber auch auf den Querschnitten, daß die in das Lumen stark vorspringenden Zellwucherungen ebenfalls mit den erwähnten Kügelchen erfüllt sind und eher den Drüsen als Sarkoplasmen der Muskelzellen entsprechen. Tatsächlich sind sie früher von NUSBAUM<sup>1</sup> und RAKOWSKI<sup>2</sup> als intravasale Drüsen gedeutet worden, da die genannten Autoren weder Längsschnitte, noch die polaren Fortsätze der Myoblasten berücksichtigt haben. Sonst können wir die endocardialen Myoblasten nicht als Drüsen, sondern als phagocytäre Organe auffassen, die gleichzeitig die Funktion der Muskelzellen übernehmen. Andererseits erinnert die Gestalt und Struktur der tief in das Gefäßlumen hineinragenden endocardialen Muskelzellen an die die Oberfläche des Magendarmes bedeckenden Chloragogenzellen; dieselben oder ähnliche Kügelchen findet man hier wie dort. Daher sind die endocardialen Myoblasten oft als inneres Chloragogen gedeutet worden, worüber wir noch weiter unten nähere Literaturbelege anführen werden. Indessen hat man in den Arbeiten meiner Vorgänger die gesamte nur in den Längsschnitten erkennbare Gestalt und Struktur der intravasalen Myoblasten nicht beachtet. Es ist zwar richtig, daß das

<sup>1</sup> J. NUSBAUM, Zur Anatomie und Systematik der Enchyträiden. Biol. Zentralbl. Bd. XV. 1895.

<sup>2</sup> NUSBAUM und J. RAKOWSKI, Ein Beitrag zur näheren Kenntnis der Anatomie des Rückengefäßes und des sog. Herzkörpers bei den Enchyträiden. Ebenda, Bd. XVII, 1897.

Sarkoplasma durch seinen inneren Inhalt von dem gewöhnlichen Muskelplasma abweichend ist, wenn man aber die jugendlichen Myoblasten mit den eben besprochenen vergleicht, so kommt man zum Resultate, daß der innere Zellinhalt der erwachsenen Würmer nur als Assimilationsprodukt des Sarkoplasma aufzufassen ist, was allerdings auch für den Inhalt der Chloragogenzellen gilt. Trotzdem haben wir keinen Grund anzunehmen, daß die intravasalen Myoblasten durch die Einstülpung in das Gefäßlumen, oder »exotropisch« aus dem Chloragogen entstehen würden.

Bei *Fridericia hegemon* erreicht die in Rede stehende Differenzierung ihren Kulminationspunkt, bei keiner andern Art sieht man so große, in das Gefäßlumen hineinragende, wenn auch noch voluminöse und drüsenartige Sarkoplasmen, die endocardialen Myoblasten, wie bei der genannten Art. Bei andern Arten findet man die endocardialen Sarkoplasmen nur mit spärlichem Körnerinhalt angefüllt, oder auch nur feinkörnig. Eine der *Fridericia hegemon* nahe Art, vielleicht nur eine Varietät derselben, liefert auf den Querschnitten des Rückengefäßes nur solche Bilder, wie in Fig. 19 und 20 abgebildet sind. Das Gefäß ist hier stark kontrahiert, die endocardialen Zellen ragen dabei tief in das Gefäßlumen hinein. Aber auf ihrer Basis haben sich die Muskelfasern sehr überzeugend differenziert und erscheinen in Querschnitten als schwarze, der äußeren Ringmuskelschicht dicht anliegende runde Scheibchen. In derselben Gestalt sieht man auch auf der Oberfläche des Gefäßes die Querschnitte der äußeren Längsmuskelfasern (*lm*). Die oben erwähnten kolossalen intravasalen Muskelzellen trifft man aber nicht in allen Exemplaren. *Fridericia hegemon* kommt nämlich in zwei äußerlich leicht erkennbaren Formen vor. Die eine Varietät ist nämlich weiß, die andre gelblich getärbt. Die letztere Färbung rührt offenbar von zahlreichen Parasiten her, die den Sporozoen angehören und in großer Menge in besonderen Zellen eingestreut sind, die zwischen dem gewöhnlichen Chloragogen vorkommen und die ich vor Jahren als Ersatzzellen des Chloragogens gedeutet habe. In allen Fällen erscheint das Sporozoon in den Gestaltsverhältnissen, wie in Fig. 17 und 18 (*sp*) abgebildet ist. Es sind walzenförmige, schwach gebogene Organismen mit scheinbar homogenem Cytoplasma und zentralem dunklen Kern. Es schimmern in den Präparaten noch andre Strukturen im Cytoplasma des Parasiten durch, doch habe ich der Sache nicht nähere Aufmerksamkeit gewidmet. Auf den nicht gefärbten Präparaten erscheinen die Parasiten bräunlich und ich schließe daraus,

daß die gelbliche Färbung des Wirtstieres nur von dieser Färbung des Parasiten herrührt.

Nun findet man, daß die kolossalen, mit großer Menge der cytoplasmatischen Kügelchen gefüllten endocardialen Myoblasten nur bei dieser gelblichen Varietät vorkommen, während in den weißen Individuen die Zellen viel kleiner sind und nur spärliche feine Körnchen im Sarkoplasma führen, in ähnlicher Weise, wie in Fig. 19 und 20 dargestellt ist. Ich glaube daher, daß die Assimilationsprodukte der endocardialen Myoblasten in der gelblichen Varietät sich infolge des Vorhandenseins des Parasiten wesentlich vermehrt haben müssen, was auf die Größe der Myoblasten nicht ohne Einfluß bleiben konnte.

Ich habe mich schon oben auf die Beobachtungen von J. NUSBAUM und RAKOWSKI<sup>1</sup> berufen und will jetzt auf ihre weitere Darstellung des Baues des Rückengefäßes der *Fridericiden* eingehen. Die genannten Autoren beschrieben in dem Rückengefäß von *Fr. Ratzeli* (und *Mesenchytraeus setosus*) ein besonderes, aus kleinen platten Zellen bestehendes Endothel, das gewiß in den angegebenen Gestaltsverhältnissen nicht existiert. Die großen Myoblasten haben sie teilweise richtig beobachtet, so lange sie dieselben als innere wandständige Elemente auffassen. Sonst betrachte ich die Angaben der polnischen Autoren als das Beste, was über den endocardialen Zellinhalt mitgeteilt wurde, natürlich aber können die endocardialen Myoblasten auch mit den Blutkörperchen nicht verglichen werden, wie die genannten Autoren vermuten, wenn sie auch den Unterschied von den Blutkörperchen richtig hervorheben, daß die Zellen »gelbliche bis bräunliche Sekretkörnchen« enthalten.

2) *Fridericia Zykovi* Vejd. und *Henlea leptodera* Vejd., an Längs- und Querschnitten untersucht, zeichnen sich durch denselben Bau der Herzkammer aus, wie *Fridericia hegemon*, nur sind die Gestaltsverhältnisse der endocardialen Myoblasten ein wenig modifiziert, was aber gewiß an der Struktur des Rückengefäßes nichts ändert. In Fig. 21—23 sind drei Längsschnitte durch die Herzkammern von *Fridericia Zykovi* dargestellt. Unter der Chloragogenschicht (*h*) in Fig. 22 zieht eine scharf hervortretende Längsmuskelfaser *lm*; man findet nur eine solche jederseits des Rückengefäßes. Dann folgen wieder die Ringmuskelfasern, welche nicht selten verästelt sein können; wie auf dem Anschnitte des Gefäßes (Fig. 22) in manchen

<sup>1</sup> J. NUSBAUM und J. RAKOWSKI, l. c.

Fasern gut bemerkbar ist. Hier sieht man auch die durchschimmernden endocardialen Myoblasten, die auf den weiteren Längsschnitten (Fig. 21, 23 *mb*) in ihrem Verlaufe und Anordnung reproduziert sind. Sie ziehen unmittelbar unter der Ringmuskelschicht, zeichnen sich durch eine spindelförmige selten kolbenförmige Gestalt aus und erinnern an gewöhnliche Entwicklungsstadien der Muskelfasern. An beiden Enden laufen die Myoblasten in feinspitzige kurze Fortsätze aus, doch habe ich hier die eigentliche kontraktile Substanz nicht beobachtet. Indessen läßt sich nicht in Abrede stellen, daß die erwähnten Zellelemente der Lage nach nur den Myoblasten von *Frid. hegemon* entsprechen können, wozu auch andre Arten als Belege dienen.

3) *Enchytraeus adriaticus* Vejd. Die Strukturen der Längs- und Ringmuskelschicht der Herzkammern weichen nicht von den der bisher besprochenen Arten ab. Aber die Gestaltsverhältnisse der inneren Ausstattung sind bei der genannten Art so eigentümlich, daß sie eine eingehende Besprechung erfordern. Die Myoblasten zeichnen sich nämlich durch Strukturen aus, die mir bei keiner andern Art hervorzurufen gelang. Die in Rede stehende Species lebt im Seewasser, wurde aber in gleicher Weise wie die erde- und süßwasserbewohnenden Arten mit Chromsublimat und Eisenhämatoxylin behandelt.

*Enchytraeus humiculator* Vejd. ist dem *Ench. adriaticus* ganz nahe verwandt, ja man kann nicht selten die Charaktere beider Arten schwierig auseinander halten und doch zeichnen sich die intravasalen Myoblasten bei der letztgenannten Art durch dieselben Gestalt- und Strukturverhältnisse aus, wie die bei *Fridericia hegemon*. Wenn also *Enchytraeus adriaticus* ganz merkwürdige und für die vergleichende Histologie höchst interessante Strukturen in den endocardialen Myoblasten aufweist, so muß man voraussetzen, daß solche auch in den Myoblasten anderer Arten angelegt sind, daß sie aber nicht immer mit unsern Methoden zum Vorschein kommen. Wahrscheinlich sind die Gewebe von *Ench. adriaticus* mit Salzwasser imprägniert, was auf die Differenzierung der zu beschreibenden Strukturen großen Einfluß hat.

Die endocardialen Myoblasten der vorderen Herzkammern sind nur in geringer Anzahl vorhanden; zuweilen trifft man an einem Schnitte nur einen einzigen Myoblasten, nicht selten fehlen sie gänzlich, so daß das Lumen nur von der Ringmuskelschicht begrenzt ist. Wenn man die E.-H.-Methode zur Färbung der Serien nicht an-

wendet, erscheint die Struktur der Myoblasten sehr undeutlich und die Zellen selbst erscheinen meist als stern- oder amöbenförmig verästelte Elemente mit zentralem Kern, also als sternförmige Zellen, wie ich sie bereits 1879<sup>1</sup> innerhalb des Rückengefäßes bei *Achaeta* und *Enchytraeus* beobachtet und als Muskelzellen beschrieben habe. Neben den sternförmig verästelten erscheinen hier auch bi- und multipolare, mit meist in zwei Richtungen sich verästelten plasmatischen Fortsätzen, die auf der Ringmuskelwandung der Herzkammern aufgehängt sind oder sich fest an dieselben anlegen. Besondere Strukturen nach Behandlung mit der E.-H.-Methode lieferten einige Präparate, die vorher durch 24 Stunden in Chrom-Sublimatmischung fixiert wurden.

Bei andern durch dieselbe Fixierungs- und Färbungsmethode behandelten Präparaten erscheinen wenigstens Spuren der zu beschreibenden Strukturen. In Fig. 24 ist ein Teil der vorderen Herzkammer im Längsschnitt reproduziert. Innerhalb der Blutflüssigkeit erstreckt sich in der dorso-ventralen Richtung eine große amöbenartige Zelle mit fünf Fortsätzen, die sich offenbar an die muskulösen Wandungen ansetzen. Das Cytoplasma ist überall gleichmäßig verteilt und führt im Zentrum einen elliptischen Kern mit ziemlich großem Nucleolus und fein granuliertem Inhalt. Was nun diese Zellen auffallend macht, sind die intensiv schwarz sich färbenden Fibrillen, die in der Achse eines jeden Fortsatzes verlaufen. Ihr Ursprung ist in der Nähe des Kernes, ihre Konturen sind scharf; die Fasern sind schwach geschlängelt und bis zum Ende des Fortsatzes verlaufend. In dem unteren Ausläufer (rechts) scheint es, daß die Hauptfibrille in feine Seitenfibrillen verzweigt ist.

In Fig. 25 ist eine andre, einfachere, man kann sagen einpolige Zelle aus der nächstfolgenden Herzkammer desselben Tieres dargestellt; aus dem Zellkörper geht nur ein Ausläufer aus mit einer gleichgestalteten axialen Fibrille.

Sehr eigentümlich und gewiß interessant sind die Zellen von einem andern Individuum aus dem 11. Segment in Fig. 26 dargestellt. Man begegnet hier fünf Zellen, von denen die eine nur ange schnitten ist (*a*), die andre (*b*) bipolar ausgezogen erscheint und an die gewöhnlichen Myoblasten der Fridericien erinnert, die übrigen drei Zellen führen in den Achsen ihrer plasmatischen Fortsätze Fi-

<sup>1</sup> F. VEJDOVSKÝ, Beitr. z. vergl. Morphologie der Anneliden. — Monogr. der Enchyträiden. Prag 1879.

brillen, die durch ihre schwarze Färbung und reiche Schlängelungen auffallend sind. Von diesen drei Zellen ist die eine (*c*) einpolig differenziert, die zweite ist zweipolig (*d*) und die dritte (*e*) mehrpolig, bzw. verästelt, aber doch in der Längsachse des Gefäßes ausgezogen. Die geschlängelten axialen Fibrillen beginnen meist in der unmittelbaren Nähe der Kernmembran und ziehen bis an das Ende des Fortsatzes, welcher bei *f* an die Gefäßwand sich ansetzt.

Die beschriebenen fibrillären Strukturen der endocardialen Zellen sind gewiß merkwürdig und es entsteht nur die Frage: ob man die Zellen danach als nervöser oder muskulöser Natur auffassen soll. Ich habe zu diesem Zweck ähnliche Fibrillen der Ganglienzellen, namentlich auch den Neurochordnerv von *Nematogenia* und kontraktile Fibrillen in den Pharynxzellen der Enchyträiden, wie sie bereits von POLOVZOV angeblich aus dem Bulbus oesophagi von »*Lumbricus*« beschrieben worden sind, verglichen.

Behandelt man nach gewissen Fixierungsmethoden die Ganglienzellen der Oligochäten, namentlich der Lumbriciden, Megascoleciden und Hirudineen mit der E.-H.-Methode, so färben sich die Ganglienzellfortsätze ebenso schwarz, wie die axialen Fibrillen unsrer endocardialen Zellen. Auch zieht die Nervenfibrille der Ganglienzelle in der Achse des Zellfortsatzes, macht schwache Schlängelungen und man kann sie überhaupt nicht von der der endocardialen Zellen unterscheiden. Wenn man eine solche Ganglienzelle mit unsrer oben erwähnten einpoligen Zelle vergleicht, so findet man keine Unterschiede zwischen denselben. Auch die Fibrillen der Pharyngealzellen der Enchyträiden sind gleichgestaltet und man kann nur den Unterschied sicherstellen, daß sie hier nach POLOVZOV<sup>1</sup> im Ectoplasma verlaufen.

Meiner Ansicht nach handelt es sich in den intravasalen Zellen doch um Muskelzellen, welche denjenigen von *Fridericia hegemon* entsprechen, wo es allerdings nicht immer gelingt, die Fibrillen so deutlich zu differenzieren wie bei *Enchytraeus adriaticus*. Namentlich die vorderen Abschnitte der Herzkammern von *Fridericia*, welche in den verengten Teil des Rückengefäßes übergehen, enthalten mesenchymatöse, weiter nach hinten bipolar verästelte Zellen mit reich verzweigten Fortsätzen, an denen es aber mit den gewöhnlichen Färbungsmitteln nicht gelingt fibrilläre Strukturen nachzuweisen.

<sup>1</sup> POLOVZOV gibt an, daß sie bezüglich des fibrillären Baues den Pharynx eines *Lumbricus* untersucht hat. Nach der Abbildung zu urteilen handelt es sich aber um eine andre Gattung, bei welcher das Gehirnganglion im ersten Segmente liegt.

Aus einer Serie von *Fridericia hegemon*, die mit Pikrosublimat fixiert und mit Pikrokarmmin gefärbt wurde, erscheinen die endocardialen Zellen amöbenförmig (wie Fig. 28 und 29 veranschaulichen), d. h. mit radiär ausstrahlenden Fortsätzen, während in den weiter nach hinten folgenden Schnitten (Fig. 30 und 31) die Zellen bipolar differenziert sind und auf beiden Polen zahlreiche feinfädige Fortsätze entsenden. Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß die Zellen mit fibrillären Ausläufern von *Enchytraeus adriaticus* und die letzterwähnten amöbenartig verästelten Elemente in eine morphologische und gewiß auch physiologische Kategorie zu stellen sind und Muskelzellen vorstellen, wie wir sie in den hinteren Herzkammern von *Fridericia hegemon* dargestellt haben.

Wie ich oben erwähnt habe, gelingt es nicht in jedem Exemplare von *Ench. adriaticus* und nicht bei allen in gleicher Weise die Fibrillen in den Fortsätzen der Muskelzellen zu differenzieren. Namentlich in den Übergängen der Gefäßabschnitte des 5., 6. und 7. Segments findet man merkwürdige Zellelemente je 1—2, deren fibrilläre Strukturen meist nur sehr schwach hervortreten und dies auch bei Exemplaren, deren hintere Herzkammern die oben beschriebenen Muskelzellen enthalten.

Aber diese Strukturen der erwähnten vorderen Segmente zeigen, daß sich hier die Fibrillen in ungemein großer Anzahl und auf die Kosten des Cytoplasma entwickelt haben. Eine solche Zelle besteht eigentlich aus einem runden Kern und aus förmlichen peripheren Büscheln von Fibrillen, die scheinbar verklebt sind und das Lumen des Gefäßes sozusagen verstopfen. Es sind ganz gewiß interessante aber um so schwieriger zu enträtselnde Strukturen, als man sie nur an Längsschnitten und mit starken Vergrößerungen beobachten kann. Neben diesen so eigentümlich differenzierten Myoblasten habe ich in einzelnen Abschnitten des Rückengefäßes noch ganz einfache amöbenartige Elemente gefunden, die uns um so mehr interessieren müssen, als sie gewiß die ursprüngliche Gestalt der intravasalen wandständigen Zellen vorstellen. Solche amöboeytenähnliche Zellen habe ich in einem Exemplar von *Ench. adriaticus* im 10. Segmente gefunden und in Fig. 27 abgebildet. Die Gestaltsverhältnisse dieser Amöboeyten sind wo möglich naturgetreu reproduziert und brauchen daher keine spezielle Beschreibung. Aus der Gestalt geht nur so viel hervor, daß die Zellen einfache wandständige Mesenchymzellen ohne periphere Differenzierung zu Muskelfibrillen vorstellen.

Kurzum *Ench. adriaticus* bietet die wichtigsten Gesichtspunkte

zur theoretischen Auffassung der endocardialen Zellelemente. Aber auch andre gewissermaßen abweichende Modifikationen in der Struktur der Gefäße zeigende Arten können uns in dieser Beziehung unterstützen, namentlich diejenigen, bei welchen der sog. Herzkörper zu wiederholten Malen beschrieben wurde. Von diesen habe ich gewählt:

4) *Mesenchytraeus flavus* Lev. Es ist dies eine der größten einheimischen Arten, auf die wir uns schon oben berufen haben, da sie für die Tatsache wichtig ist, daß hier der Darmblutsinus allseitig von epithelartigem Vasotheil begrenzt ist. Auch bezüglich der intravasalen Ausstattung ist *Mes. flavus* sehr empfehlenswert, da die letztere auch durch die größte Anzahl der Myoblasten — wie bei keiner andern Art — charakteristisch ist.

Das Rückengefäß beginnt hier in der vorderen Hälfte des 14. Segments und stellt eine gleichmäßig dicke und nur im 11. Segment angeschwollene Röhre dar, die sich durch denselben histologischen Bau auszeichnet, wie bei *Fridericia*: zu äußerst die Chlorogogenschicht, darunter die Ringmuskellage mit den in der dorsalen Medianlinie verteilten Sarkoplasmen mit großen Kernen (vgl. Fig. 32). Selten erscheinen die Sarkoplasmen etwas seitlich gelegen (Fig. 33 *rmx*). Abweichend von den oben erwähnten *Fridericien*, wo die Chlorogogenzellen mit breiter Basis der Gefäßwandung aufsitzen, sehen wir bei *Mesench. flavus*, daß die Chlorogogenzellen durch schmale, stielartige Fortsätze auf den Gefäßen angeheftet sind (*h*). Die intermuskuläre Binde substanz ist ziemlich dick und erscheint namentlich an Querschnitten (Fig. 33 und 34) als ein cuticulaartiger Saum unter und zwischen den Ringmuskelfasern. Darunter sieht man auf den Längsschnitten (Fig. 32) das Vasotheil (*mb*) aus zahlreichen spindelförmigen Myoblasten gebildet, welche mit dichtem Cytoplasma und intensiv sich färbenden runden Kernen versehen sind. Die Zellen sind so dicht nebeneinander gestellt, daß sie tatsächlich ein Epithel vortäuschen (Fig. 32, 33 und 34 *mb*). Bei keiner andern Art kann man so dichte intravasale Ausstattung statuieren wie hier.

Daß man es hier tatsächlich mit Muskelzellen zu tun hat, beweisen die Querschnitte durch das Rückengefäß (Fig. 33 und 34), in welchen zwischen den Myoblasten (*mb*) noch kurze, fibrilläre Gebilde als basale Teile der ersteren erscheinen. Sie sind immer in innigem Zusammenhange mit der äußeren Ringmuskelschicht, nirgends findet man sie im Blute verteilt. Trotzdem sie nun dicht an der Ringmuskelschicht anliegen, so bilden sie doch keine zusammen-

hängende Schicht, — d. h. das echte Epithel —, sondern verhalten sich in ihrer Gesamtheit als eine diskontinuierliche Myoblastenlage, wie bei vorigen Arten. Die Flächenansicht (Fig. 37 *mb*) der Gefäßwand veranschaulicht uns sehr überzeugend diese Anordnung.

Zwischen diesen ein-, zwei- und seltener mehrpoligen Myoblasten, die ich in Fig. 35 bei starker Vergrößerung (hom. Imm., Apoch. 2 mm, Oc. 8) reproduziere, findet man nicht selten eine isolierte, amöbenartige Zelle mit dem sich teilenden Kern. Die Amöbocyten, aus welchen die Myoblasten sich bilden, vermehren sich daher, wie bei *Fridericia*, karyokinetisch.

Die eben besprochene Gattung *Mesenchytraeus* hat für uns noch ein besonderes Interesse, als sie durch das Vorhandensein des »Herzkörpers« ausgezeichnet ist. In dem Herzen von *M. flavus* findet man tatsächlich dieses stabförmige Organ, das ich weiterhin, seiner Gestalt entsprechend, als »Vasochord« bezeichnen will. Es scheint mir nämlich, daß unter dem Namen »Herzkörper« ganz heterogene Bildungen im Herzen der Polychäten angeführt werden. Sind ja auch schon bei Oligochäten die von uns als Myoblasten, Muskelfasern usw. erkannte Gebilde früher mit der allgemeinen Bezeichnung als »Herzkörper« angeführt worden.

Um so schwieriger ist der »Vasochord« von *Mesenchytraeus* mit den so merkwürdig sich gestaltenden »Herzkörpern« von Polychäten, wie sie z. B. PICTON<sup>1</sup> u. a. bei *Siphonostoma diplochaetos*, *Audouinia filigera* usw. darstellt, in eine und dieselbe morphologische und physiologische Kategorie zu stellen. Die von mir vorgeschlagene Bezeichnung »Vasochord« ist jedenfalls provisorisch, sie gilt für die bei den Oligochäten in gleichen Gestaltsverhältnissen vorkommenden intravasalen Bildungen, welche denselben Ursprung und dieselbe physiologische Bedeutung zu haben scheinen. Damit ist natürlich nicht behauptet, daß der Vasochord in denselben Verhältnissen wie bei Oligochäten auch bei den Polychäten nicht vorkommt.

Der Vasochord von *Mesenchytraeus* zieht durch alle nicht angeschwollene Abschnitte des Rückengefäßes, somit beginnt er im 13. Segment, fehlt im 11. Segment und ist wieder im 10. Segment vorhanden. Wie die Abbildung Fig. 32 (*vch*) zeigt, besteht der Vasochord aus großen, dicht nebeneinander gestellten Zellen, die in der Mitte jedes segmentalen Herzabschnittes in zwei bis drei

<sup>1</sup> LIONEL JAMES PICTON, On the Heart-body and Coelomic Fluid of certain Polychaeta. Quart. J. micr. sc. Vol. 41. 1898.

Schichten übereinander liegen. Es kann das Organ in andern Exemplaren überhaupt in seiner ganzen Länge aus mehrschichtig angeordneten Zellen bestehen. Die Zellen zeichnen sich durch eine resistente, scharf konturierte Zellmembran, ein hyalines Cytoplasma und runden Kern aus, dessen Substanz sich nur unbedeutend färbt. Vom Kerne strahlen dichtere Plasmastränge gegen die Zellperipherie aus. Überhaupt macht der Vasochoord den Eindruck eines festen Stützstabes, wie ähnliche Vorrichtungen in den Tentakeln der Hydropolypen; er nimmt die untere Fläche des Rückengefäßes ein und ist oben und seitlich von den endothelartig modifizierten Myoblasten bedeckt (Fig. 32—34 *end*).

In den vorderen verengten Teilen des Gefäßes hinter dem vierten Segment sind die Vasochoordzellen in der Längsachse gestreckt (Fig. 36), haben aber dieselbe Struktur wie die runden oder polyedrischen Zellen des Vasochoords in den hinteren Segmenten. Durch die Entfaltung des Vasochoords ist das Gefäßlumen ziemlich geschmälert, das Blut kann nur zwischen dem Vasochoord und der rückenständigen Vasotheischicht zirkulieren. Fragt man sich nun nach dem Ursprung des Vasochoords, so ist es nicht schwierig dessen Elemente direkt von den auf der unteren Seite des Herzens befindlichen Vasotheiszellen abzuleiten. Auf dem Übergange der Darmsinuswandung in das Vasotheil des Herzens findet man nämlich auf der unteren Fläche eine mediale vergrößerte Zelle, die zwischen den normalen intravasalen Bestandteilen liegt und sich nur durch die Größe unterscheidet. Je weiter nach vorn, desto größer sind die Zellen, und um so mehr treten die seitlichen Vasotheiszellen zurück, indem sie sich noch teilweise auf den Vasochoord endothelartig anlegen und so dessen äußere Bedeckung bilden. Die Bedeutung des Vasochoords kann nur nach der Correlation zu den Geweben, welche er begleitet, beurteilt werden. Sie ist gewiß nur eine mechanische. Der Vasochoord verläuft nur in den nicht herzartig angeschwollenen Gefäßabschnitten, somit dient er zu einer steiferen Streckung des Herzens. Zweitens verschmälert er das Gefäßlumen. Durch die mächtigen Kontraktionen des Darmsinus kann infolge des Vorhandenseins des Vasochoords offenbar weniger Blutflüssigkeit in das verengte Gefäßlumen einströmen, als in die des Herzkörpers entbehrenden Herzkammern der Fridericien und Enchyträen, wo aber der Kreislauf doch durch die intravasalen klappenähnlichen Myoblasten reguliert wird, welche wiederum bei *Mesenchytraeus* fehlen.

Ist diese Erklärung richtig, so wird sie sich auch bei andern

Vertretern der Annulaten bewähren müssen, wo der Vasochoord nachgewiesen wurde. Bestätigen kann ich diesen Satz bei *Rhynchelmis*, wo der Vasochoord vorhanden ist, aber keine stark angeschwollenen Herzkammern. Natürlich muß auch hier der Kreislauf mechanisch reguliert werden. Denn schließlich kommt das Blut in den verengten, wenig kontraktilen Abschnitt des vierten bis ersten Segments und wären in den Herzkammern keine Vorrichtungen für das Zurückhalten des Blutstromes vorhanden, so müßten die Gefäßwandungen des engen Abschnittes durchbrechen. Wir haben nun solche Vorrichtungen in den klappenartigen Myoblastenansammlungen bei Fridericien zwischen je zwei Herzkammern sichergestellt und es ist daher gewiß, daß diesen Zellansammlungen die Einschränkung des Blutstromes anheimfällt. In den gleich dicken, der Herzanschwellungen entbehrenden Rückengefäßen von *Mesenchytraeus* findet man keine solche klappenartige Zellverbände zwischen je zwei Segmenten; somit kann die mechanische Einschränkung des Blutstromes nur dem Vasochoord zufallen.

Wir müssen nun noch auf den äußeren Überzug des Herzens von *Mesenchytraeus* zurückkommen. Die oben erwähnten Chloragogenzellen sind nämlich nicht bei allen Exemplaren im ganzen Verlauf des Rückengefäßes vorhanden, indem sie im 6., 7., 8. und 9. Segment durch eigentümliche Amöbocyten vertreten sind (Fig. 38 ac), die ich sonst in gleichen Gestaltsverhältnissen und Lage auch bei *Enchytraeus adriaticus* und *humicultor*, seltener bei Fridericien gefunden habe. Diese sehr auffallenden Zellen haben bis  $18 \mu$  im Durchmesser, im fixierten Zustande sind sie sternförmig (Fig. 39) mit stumpf endigenden Pseudopodien und sitzen reihenartig auf der Oberfläche der Gefäßwandung (Fig. 40 ac). Ihr dichtes, körnchenloses Endoplasma ist auf der Peripherie von einem helleren Ectoplasma umsäumt. Durch diesen Plasmainhalt und stumpfe Pseudopodien unterscheiden sich die in Rede stehenden Amöbocyten von den gleichnamigen Elementen der Leibessflüssigkeit, die sonst nur in einzelnen Tieren vorkommen. Nach deren regelmäßigem Vorkommen nur auf der Gefäßwandung darf man dafür halten, daß sie nur hier kriechen und vielleicht endosmotisch aus dem Gefäßinhalt sich ernähren. Das dichte dunkel gefärbte Endoplasma der Zellen unterscheidet sich nämlich färberisch gar nicht von der coagulierten Blutflüssigkeit.

Ich verbreite mich ausführlicher über diese Amöbocyten der Gefäßwandung aus dem Grunde, weil ich vor Jahren die Chloragogenzellen in den hinteren Segmenten der Lumbriciden von den

Amöbocyten abgeleitet habe. Diese Auffassung ist indessen auf starke Opposition von seiten mancher Autoren — namentlich auch in der letzten Zeit von ROSA<sup>1</sup> — gestoßen. Man fragt sich nun, was sind die Chloragogenzellen? Und die Frage wird insgesamt, somit auch von ROSA, dahin beantwortet, daß sie den Peritonealzellen der übrigen Leibeshöhle entsprechen. Wenn man also auf den Wandungen des Rückengefäßes des 6., 7., 8. und 9. Segments kein Peritonäum und keine Chloragogenzellen findet, und anstatt dieser Bedeckung nur den erwähnten Amöbocyten begegnet, so muß man die letzteren als homolog sowohl den Chloragogenzellen als Peritonealzellen gleichstellen. Sonst bleibt die Frage: Was ist das Peritonäum? noch immer offen, eine Frage, die ich an dieser Stelle nicht auseinandersetzen kann und bemerke nur, daß es Gründe gibt, nach welchen das Peritonäum der Leibesmuskulatur mancher Chätopoden nur von den Amöbocyten abzuleiten ist.

Wir haben bisher nur den hinteren Abschnitt des Rückengefäßes von seinem Ursprunge aus dem Blutsinus bis in das fünfte Segment in seiner histologischen Struktur verfolgt. Der vorderste Abschnitt vom vierten Segment bis in das des Kopflappens zeichnet sich bei allen untersuchten Arten durch das nachweisbar schwache Kontraktionsvermögen, verengtes Lumen und Abwesenheit der äußeren Peritonealumhüllung aus. Dieser Abschnitt entspricht der Kopfaorta der höheren Krebse, Arachnoiden, Myriopoden und Insekten. Die histologische Struktur seiner Wandungen weicht auch ziemlich bedeutend von der der hinteren Herzanschwellungen ab. Die Wandungen bestehen nämlich aus wenigen Längsmuskelzellen, deren Fasern oberflächlich und an Querschnittserien leicht zu verfolgen sind, wie Fig. 41 und 42 (*lf*) veranschaulichen. Die Fasern verlaufen in bedeutenden Abständen parallel nebeneinander in einer reichlichen Intermuscularsubstanz (*im*), die an Querschnitten den Eindruck einer Cuticula erweckt. Die Sarkoplasmen mit Kernen springen nach außen vor. Aber der mutmaßlichen Cuticula legt sich hin und wider eine innere Zelle an, welche als eine Vasothelezelle aufgefaßt werden kann (Fig. 42 *mb*). Diese Zellen entsprechen tatsächlich den in dem hinteren Abschnitte so zahlreich vorhandenen endocardialen Myoblasten, sind aber sehr flach, mit der Muskelwand

<sup>1</sup> DAN. ROSA, I pretesi rapporti genetici tra i linfociti ed il chloragogeno. Atti Accad. Torino. Vol. XXXIII. 1898.

innig zusammenhängend und entbehren der muskulösen Differenzierung. Durch die histologische Struktur ist also der vordere als Kopf-aorta bezeichnete Abschnitt des Rückengefäßes ganz verschieden von dem eigentlichen Herzen, indem es der peritonealen Umhüllung und der Ringmuskulatur entbehrt, äußerlich nur aus Längsmuskelnzellen und innerlich aus spärlichen Vasothezellen besteht.

3) Das Bauchgefäß. Auch in dem histologischen Bau des Bauchgefäßes findet man Unterschiede in den ante- und postgenitalen Segmenten. Die untersuchten Arten weisen auch in dieser Beziehung nicht immer die gleichen Gestaltsverhältnisse der histologischen Elemente und deren Zusammenstellung auf. Im allgemeinen kann als sicher gelten, daß der antegenitale Abschnitt des Bauchgefäßes sich durch einen komplizierteren Bau auszeichnet als der postgenitale Teil. Wie ich bereits im Jahre 1884 nachgewiesen habe, ist das Bauchgefäß auf einem Mesenterium<sup>1</sup> aufgehängt. Dasselbe erstreckt sich namentlich in den postgenitalen Segmenten wie eine äußerst feine Lamelle zwischen dem Bauchgefäß und der Darmwandung. Wie das Mesenterium, besteht auch die Wandung des Bauchgefäßes aus den Längsmuskelfasern. Dies läßt sich namentlich in den postgenitalen Segmenten nachweisen. Die Längsanschnitte durch diese Region beweisen auch tatsächlich, daß die ganze Oberfläche des Bauchgefäßes mit langen Fasern belegt ist, von denen jede das nach außen vorspringende Sarkoplasma mit Kern führt (Fig. 43 *lmf*). Die Querschnitte durch das Bauchgefäß z. B. von *Fridericia hegemon* geben nun den interessanten Aufschluß über die Anordnung und Anzahl dieser Längsmuskelfasern. Man findet symmetrisch links und rechts gelagerte Querschnitte der Längsmuskelfasern (Fig. 44—47). Auch die Sarkoplasmen und Kerne der rechten Seite entsprechen

---

<sup>1</sup> Die Lamelle, welche ich als »Mesenterium« auch jetzt bezeichne, entspricht gar nicht dem embryonalen Mesenterium, wie wir uns dasselbe durch die mediale ventrale und dorsale Annäherung der Somato- und Splanchnopleura vorzustellen gewohnt sind. Ein solches Mesenterium kommt überhaupt nicht bei den erwachsenen Oligochäten vor. Die hier in Rede stehende Lamelle, auf der das Bauchgefäß aufgehängt erscheint, ist ein Überbleibsel der Falte, welche die Anlage der muskulösen Wandung des Bauchgefäßes bildet. Sie entsteht aus dem splanchnischen, das Entoderm ursprünglich umgebenden Mesoderm, aus dem sich die Darmmuskulatur bildet. Aus dem distalen Ende der Falte entsteht die Muskulatur der Gefäßwandung, der proximale Abschnitt wird zum Mesenterium. Dasselbe wiederholt sich auch bei der Bildung des Rückengefäßes, natürlich aber nur bei den Arten, wo eine entsprechende dorsale Lamelle im erwachsenen Stadium, wie z. B. bei *Rhynchelmis*, vorkommt.

den der linken Seite. Zu diesem Zwecke habe ich mehrere aufeinanderfolgende Querschnitte durch das Bauchgefäß untersucht und zwei in Fig. 44 und 45 reproduziert. Man findet hier, daß jederseits drei Querschnitte der Längsmuskelfasern sich befinden (*m*). In dem mittleren Paar ist das Sarkoplasma mit dem Kern versehen und diese Strukturen wiederholen sich in den nachfolgenden Schnitten. Auch findet man, daß jede Muskelfaser aus bestimmter Anzahl der Fibrillen, nämlich aus vier besteht, deren Querschnitte sehr schön nach innen von dem Kern in Fig. 44 (*f*) hervortreten. Dieselben vier Fibrillen findet man auch auf dem nachfolgenden Schnitt Fig. 45 (*f*), die nach und nach an der Größe abnehmen, und schließlich als ein einheitlicher Faden am Querschnitt hervortreten. Die histologische Architektur ist hier also ziemlich interessant.

Auf den nicht kontrahierten Teilen des Bauchgefäßes sieht man, daß die Längsmuskelfasern durch eine intermuskuläre Binde substanz voneinander getrennt sind, eigentlich in derselben verlaufen. Wir haben diese Substanz überall zwischen den Muskelfasern des Rückengefäßes namentlich auch in dessen vorderem Abschnitte sichergestellt und glauben, daß sie der sog. Cuticula der BERGHschen Auffassung entspricht. Einen strikten Beweis, daß die intermuskuläre homogene Substanz eigentlich von den Muskelzellen abgesondert wird, konnten wir bisher nicht führen. Die Struktur des Bauchgefäßes liefert zu dieser Deutung die unabweisbaren Belege. Zunächst haben wir hier kein Bindegewebe, welches diese Substanz nach BERGH liefern sollte, es sind auf ganze Strecken nur die Muskelfasern entwickelt. Auch begegnet man keinen Peritonealzellen auf der Oberfläche.

Aus diesen Gründen können wir die Intermuscularsubstanz theoretisch nur als von den Muskelzellen abgesondert annehmen. Daß dem so ist, beweisen über jeden Zweifel die kontrahierten Teile des Bauchgefäßes. Wir sehen dann, daß die Wandung des Bauchgefäßes aus einer Anzahl von dicht aneinander gedrunge nen Knoten besteht, die innerhalb einer homogenen Substanz Querschnitte der Muskelfasern enthalten (Fig. 46, 47). Man kann in solchen Querschnitten sogar die Zahl der Muskelfibrillen sicherstellen (Fig. 46 *f*). Die Grenzen der Kammern bestimmen wohl die Zellmembranen zwischen den Muskelfasern und erklären die Bilder, welche durch die Silbermethode hervorgerufen werden, wie bereits von EBERTH und BERGH dargelegt wurde.

So viel über die Muskelwandungen des Bauchgefäßes. Bei *Fri-*

*dericia hegemon* findet man spärlich auch einzelne intravasale Zellen, die sich direkt auf die Muskelwände anlegen und den Vasothelezellen im vorderen Teile des Rückengefäßes entsprechen. Bei *Mesenchytraeus flavus* sind sie spindelförmig wie die Myoblasten und in großer Menge in den vor- und postgenitalen Segmenten vorhanden (Fig. 48 *mb*). Bezüglich der Gestalt und Struktur entsprechen sie vollständig den intravasalen Myoblasten des Rückengefäßes. Ich verweise auf den in Fig. 48 abgebildeten Längsschnitt des Bauchgefäßes aus dem 13. Segment. Die teilweise getroffene Oberfläche des Gefäßes trägt eine Längsmuskelfaser (*lmf*) und fein schräggestreifte Binde substanz.

Auch der vogenitale Abschnitt des Bauchgefäßes zeichnet sich durch denselben Bau aus wie der eben geschilderte und man begegnet diesen Verhältnissen in allen untersuchten Arten. Die lang ausgezogenen spindelförmigen intravasalen Zellen sind überall vorhanden, nicht selten der Länge nach verschmolzen und der aus Längsmuskelfasern bestehenden Gefäßwandung aufsitzend. In Fig. 49 sind drei Abschnitte (*a, b, c*) des Bauchgefäßes von *Henlea* abgebildet.

Gewisse Modifikationen kann man in dem Geschlechtssegmente wahrnehmen. Bei den Fridericien und *Enchytraeus humicultor* ist es nicht leicht diese Modifikationen zu Gesicht zu bekommen, da die Fixierung der so feinen Strukturverhältnisse mit großen technischen Schwierigkeiten verbunden ist. Hier sind nämlich Zellelemente vorhanden, deren Strukturen nur selten durch die üblichen Methoden deutlicher hervortreten, wie ich eben nur einmal bei *Fridericia Zykovi* sichergestellt habe. Es ist aber wieder *Enchytraeus adriaticus*, welcher uns in diese ebenso subtilen wie interessanten Strukturverhältnisse einen Einblick gewährt. Wenn man nämlich das Bauchgefäß des 10., 11. und 12. Segments auf den Längsschnitten beobachtet, so sind die reifenartigen Fibrillen auffallend, die auf die Ringmuskelfasern des Rückengefäßes bezüglich des Verlaufes erinnern. Sie unterscheiden sich aber von denselben dadurch, daß sie nur als einzelne Fibrillen hervortreten und daß sie nicht kernführend sind. Sie sind in ziemlich gleichen Abständen voneinander entfernt (Fig. 50 und 51 *f*) und scheinen in gewissen Beziehungen zu den großwandständigen Sternzellen zu stehen, die in Fig. 50 und 51 abgebildet und als *sz* bezeichnet sind. Ob sie echte Muskelfibrillen vorstellen oder elastischen Elementen entsprechen, kann ich nicht entscheiden; sie färben sich aber ebenso intensiv schwarz mit E.-H. wie die echten Fibrillen der Längs- und Muskelfasern, während die

Elastica-Fasern im Rückengefäße von *Pheretima* im E.-H. ungefärbt bleiben. Aber die alveoläre Struktur habe ich auf diesen äußerst feinen und glatten Fibrillen nicht sicherstellen können. Auf unsern Abbildungen sind indessen die großen sternförmigen Zellen gewiß auffallend. In Fig. 51 sieht man auf der Wandung des Gefäßes des 12. Segments einen großen runden, mit klarem Plasma und ziemlich großem Nucleolus versehenen Kern, der auf seinem Umkreise nicht von dem gewöhnlichen Cytoplasma umgeben ist, sondern äußerst merkwürdige Differenzierung des letzteren aufweist. Unmittelbar von der Peripherie des Kernes gehen radienartige Züge, die auf allen Seiten regelmäßig ausstrahlen, nach und nach sich verengen und mit der Gefäßwandung verschmelzen. Auf der unteren Seite des Gefäßes sieht man, wie sich die Strahlen bogenförmig nach unten begeben und hier wahrscheinlich mit den oben beschriebenen Ringfibrillen sich verbinden. Bestimmteres läßt sich darüber nicht sagen.

In Fig. 50 (*sz*) ist eben eine solche Zelle dargestellt, deren Kern bedeutend in der Längsachse des Gefäßes gestreckt ist und auch die peripheren Strahlen sich dieser Gestalt anpassen. Die Zelle ist indessen nur angeschnitten und es läßt sich der Verlauf der Strahlen nicht so verlässlich verfolgen, wie in der vorstehenden Figur.

Was nun die Deutung dieser merkwürdigen Sternzellen anbelangt, so glaube ich hier mit eigentümlich modifizierten Muskelementen es zu tun zu haben. In Fig. 50 ist übrigens die muskulöse Struktur leicht zu konstatieren und die Strahlungen der Fig. 51 kann man auch nicht anders deuten als feine Muskelfibrillen. Dieselben haben sich auf Kosten des gesamten ursprünglichen Cytoplasma differenziert; ob ein Sarkoplasma vorhanden ist, läßt bei der Lage der Zellen sich nicht so einfach entscheiden. Diese Deutung ist übrigens unterstützt durch die sternförmigen und verschieden anders verästelten Myoblasten des Rückengefäßes, wie wir sie oben dargestellt haben. Der Unterschied zwischen jenen und diesen Muskelzellen besteht nur darin, daß die Fibrillen des Rückengefäßes innerhalb des reichlichen Cytoplasma verlaufen, während im Bauchgefäße das letztere schwierig nachweisbar ist.

Mag nun diese Deutung richtig sein oder nicht, jedenfalls verdienen diese so merkwürdig differenzierten intravasalen fixen Gebilde eine besondere Aufmerksamkeit der vergleichenden Histologie. Daß den Zellen eine wichtige physiologische Funktion zukommt, beweist ihre Lage vor einem Verbindungsgefäße zwischen dem Darmblutsinus

und dem Bauchgefäße. Dasselbe entspringt aus dem letzteren im hinteren Abschnitte des 12. Segments und mündet direkt in den Blutsinus ein. Die Sternzellen befinden sich vor diesem Mediangefäß. Nun kann man als sicher voraussetzen, daß die Blutzirkulation zwischen dem vorderen Abschnitte des Bauchgefäßes und dem Darmblutsinus stattfinden muß und es fällt offenbar den sternförmigen Muskelzellen die Aufgabe zu, die Blutflüssigkeit durch periodische Kontraktionen in den Blutsinus zu befördern.

Es wollte mir ursprünglich scheinen, die in Rede stehenden Muskelzellen mit den von KUPFFER u. a. beschriebenen Sternzellen in den Gefäßen der Leberläppchen der Säugetiere zu vergleichen. Die letzteren haben aber eine andre, nämlich phagocytäre Funktion und erinnern teilweise eher an die großen Myoblasten des Rückengefäßes von *Fridericia hegemon*.

Die Seitengefäßschlingen der Enchyträiden, die bekanntlich nur in den vorderen Segmenten das Bauchgefäß mit dem Herzen verbinden, habe ich im speziellen nicht näher untersucht, aber soviel doch sichergestellt, daß auch hier vereinzelt intravasale wandständige verzweigte Zellen vorhanden sind und füglich als Vasothelzellen bezeichnet werden müssen (Fig. 51' *ex*).

Die oben erwähnten Verbindungsäste zwischen dem Bauchgefäß und Darmsinus stellen einfache Abzweigungen des ersteren dar und erhalten auch ihre Längsmuskelfibrillen von der Wandung des Bauchgefäßes.

Bemerkungen zur Literatur über den Bau der Gefäßwandungen der Enchyträiden und nächst verwandter Familien. An dieser Stelle handelt es sich vornehmlich um die auf der inneren Fläche der Muskelwandung aufsitzenden Myoblasten, deren Gesamtheit das Endocardium bildet. Dieselben habe ich zuerst im Jahre 1879<sup>1</sup> bei *Anachaeta* und *Enchytraeus* beschrieben und als Muskelzellen bezeichnet. »Bei den Gattungen *Anachaeta* und *Enchytraeus* treten an den Wandungen der herartigen Anschwellungen des Rückengefäßes zahlreiche sternförmige, glänzende Zellen hervor, die durch ihre verästelten Ausläufer untereinander verbunden sind. Ich betrachte sie als Muskelzellen, die an den Wandungen der besprochenen Herzen die Kontraktionen und Dilatationen ausüben«. Da ich für diese merkwürdigen Elemente bei andern Tiergruppen kein Analogon gefunden habe, habe ich später meine obige Deutung zurückgenommen und die Zellen als vielleicht zum Peritonäum gehörig betrachtet. Auch die neuesten Schriftsteller, wie BERGH und LANG, bezeichnen meine ersten Angaben als irrtümlich. Nach BERGH ist »die Bezeichnung ‚Muskelzellen‘ schon aus dem Grunde nicht richtig, weil die betreffenden Zellen nicht den Bau der Muskelzellen haben«. LANG äußert sich dagegen kurz

<sup>1</sup> VEJDOVSKÝ, l. c.

über meine Auslegung der fraglichen Muskelzellen folgendermaßen: »Diese Deutung ist wohl ausgeschlossen!«

Wie wir aber oben gesehen haben, war die ursprüngliche Deutung doch die einzig richtige, aber den nächstfolgenden Verfassern ist sie ganz unbekannt geblieben. So hat erst im Jahre 1895 JOZEF NUSBAUM<sup>1</sup> die sternförmigen Gefäßzellen wiedergefunden und 1897 gemeinschaftlich mit RAKOWSKI von neuem beschrieben. Zuerst wurden die Zellen als Homologa der Blutkörperchen angesehen, von welchen sie sich in erster Linie dadurch unterscheiden, daß sie mit der Gefäßwand zusammenhängen«. Später haben die Autoren die Bildungen als Blutdrüsenzellen gedeutet und von ihnen den sog. Herzkörper von *Mesenchytraeus* abgeleitet, wie wir selbst oben des Näheren auseinandergesetzt haben.

Später (1899) hat auch COGNETTI<sup>2</sup> die sternförmigen Zellen in den Herzanschwellungen von *Anachaeta Cameroni* wiedergefunden und dieselben als Klappen gedeutet, welche er von den Endothelzellen ableitet. Auch andre Gattungen, namentlich die Fridericien und Henleen zeichnen sich durch dieselben Vorrichtungen in dem Rückengefäße aus. Sonst haben sich über die Bedeutung der intravasalen Zellelemente der Enchyträiden auch andre Autoren ausgesprochen, wie namentlich MICHAELSEN<sup>3</sup>, UDE<sup>4</sup>, DE BOCK<sup>5</sup> und LANG<sup>6</sup>. Diese Annahmen zu reproduzieren, scheint mir überflüssig, da sie LANG in seiner »Trophocöltheorie« ausführlich und in erschöpfender Weise zusammengestellt und besprochen hat. Nur eine Übersicht, wie die endocardialen Muskelzellen von verschiedenen Autoren aufgefaßt werden, möchte ich am Schlusse dieser Bemerkungen anknüpfen:

- 1) »Muskelzellen« (VEJDOVSKÝ, 1879).
- 2) »Blutzellen« (NUSBAUM 1895, MICHAELSEN 1887, DE BOCK 1900, BERGH 1900).
- 3) »Endothelzellen« (UDE 1895, COGNETTI 1899).
- 4) »Klappenorgane« (COGNETTI 1899).
- 5) »Blutdrüsenzellen« und »Herzkörper« (NUSBAUM-RAKOWSKI 1897).
- 6) »Intravasale Lymphorgane« (LANG 1903).

Wenn ich von meinen Angaben im Jahre 1879 absehe, so handelt von der histologischen Struktur der Gefäßwandung der Enchyträiden eigentlich nur eine Arbeit, nämlich die von R. S. BERGH vom Jahre 1900. Der Verfasser hat nur eine Art, nämlich »*Pachydrilus* (wahrscheinlich *P. fossarum*)« und zwar nur mit der Versilberungsmethode untersucht. Er findet, daß der vorderste Teil ganz den gleichen Bau wie der einer *Tubificide* zeigt (Fig. 23). Hier sieht man ein Gefäßstück mit schwarzen in bestimmten Abständen entfernten Ringen, die nach der früheren Beschreibung des Verfassers Zellgrenzen sein sollten. Keiner von den von mir untersuchten Enchyträiden zeichnet sich durch diesen Bau des vordersten Gefäßabschnittes aus, welcher nach außen nur aus Längsmuskelzellen besteht.

<sup>1</sup> NUSBAUM, l. c.

<sup>2</sup> L. COGNETTI, Ricerche intorno alla struttura dell' apparato circolatorio degli Oligochaeti: L'apparato valvolare nel vaso dorsale degli Enchytreidi. Atti acc. Torino. V. XXXIV. 1899.

<sup>3</sup> W. MICHAELSEN, Enchyträiden-Studien. Arch. mikr. Anat. XXX. Bd. 1887.

<sup>4</sup> H. UDE, Beitr. z. Kenntn. der Enchyträiden und Lumbriciden. Diese Zeitschrift. LXI. Bd. 1896.

<sup>5</sup> DE BOCK, l. c.

<sup>6</sup> A. LANG, l. c.

Weiter sagt BERGH: »Danach folgt ein zweiter angehefteter Abschnitt mit halbringförmigen kontraktilen Zellen oben und Peritonealzellen unten.« Nach der Abbildung (l. c. Fig. 24) zu urteilen, handelt es sich um den noch frei in der Leibeshöhle verlaufenden Abschnitt mit den Herzkammern, die außen, unter den Chloragogendrüsen mit der äußeren Ringmuskelfaserschicht ausgestattet sind. Daß die untere Fläche der Herzabschnitte nur aus dem Peritonäum gebildet würde, ist einfach unzulässig und unmöglich. Die angeführte Abbildung BERGHs (Fig. 24) kann diese Behauptung keinesfalls entkräften und überhaupt ist die ganze Darstellung zu knapp und oberflächlich, als daß sie zur Aufklärung des Baues der Gefäßwandungen bei der fraglichen Gruppe dienen sollte. Und doch, — will man z. B. auch die Chätogastriden und Naidomorphen genauer in dem Bau des Gefäßsystems erkennen, — muß man immer von den Enchyträiden ausgehen und die Strukturen untereinander vergleichen. Schon die Darstellung BERGHs des feineren Baues des Rückengefäßes von *Chaetogaster diaphanus* ist falsch. Die spindelförmigen Zellen, die wohl mit den endocardialen Myoblasten der Enchyträiden übereinstimmen, betrachtet BERGH als äußere innerhalb des Peritonäums liegende Bindegewebszellen, die der inneren Cuticula außen anliegen sollen.

Wenn wir nun weiter die Angaben BERGHs über den Bau der übrigen Gefäße der Enchyträiden betrachten, so sehen wir, daß sie teils ganz irrtümlich oder unbestimmt sind. Die Darstellung des Bauchgefäßes hat keine wesentliche Bedeutung, da sie nicht die histologische Struktur, sondern nur die »eingebuchteten Grenzlinien, wie die Silberlinien ergeben«, behandelt.

Die kurze Darstellung, welche BERGH über den Gefäßbau der Enchyträiden liefert, wird dadurch erklärt, daß sich der Verfasser auf die gleichen Verhältnisse der Tubificiden beruft. Aber auch hier begegnet man einem Widerspruche. Wenn nämlich BERGH sagt, daß der vorderste Teil des Rückengefäßes von *Pachydrilus* »ganz den gleichen Bau zeigt wie bei der DETLEVSENSchen Tubificide (Fig. 23)«, so muß ich dagegen den Satz aufstellen, daß die von mir untersuchten Tubificiden *Tubifex* und *Potamothrix* in bezug auf histologischen Bau des vordersten Abschnittes des Rückengefäßes mit dem von *Fridericia* und *Mesenchytraeus* übereinstimmen, daß nämlich dieser Teil des Rückengefäßes des Peritonealbesatzes entbehrt, nur aus Längsmuskelzellen besteht und spärliche Vasothezellen aufbewahrt. Somit besteht »der allervorderste Teil des Rückengefäßes« nicht »aus ganz ringförmigen Zellen«. Ferner beschreibt BERGH den hinteren Abschnitt des Rückengefäßes, wo innerhalb einer »sekundären Peritonealhülle« echte Muskelfasern liegen sollen. Was diese »sekundäre Peritonealhülle« bedeuten soll, weiß ich nicht, da ich immer dasselbe gefunden, wie bei den Enchyträiden, nur kann man z. B. bei *Potamothrix* eine mehr ausgeprägte endocardiale Myoblastenlage als bei den Enchyträiden sicherstellen. Von dieser sehr überzeugenden inneren Muskulatur macht nämlich BERGH keine Erwähnung.

Ich verweise auf meine Abbildung des Querschnittes durch eine der hinteren Herzkammern von *Potamotheirus* (Fig. 52 *mb*). Mit den älteren Methoden behandelt, müßte man das Gefäß als mit einem »kubischen Epithel« ausgestattet betrachten, so hoch und dicht nebeneinander die Sarkoplasmen mit Kernen in das Gefäßlumen vorspringen. Indessen mit E.-H.-Methode gefärbt, zeigen sie an ihrer Basis Querschnitte von bandförmigen Längsmuskeln, die auch an Längsanschnitten einer Herzkammer tatsächlich dicht parallel nebeneinander verlaufen (Fig. 53 *mb*). Das Verhältnis zwischen den Längsmuskelfasern und dem Sarkoplasma ist in Fig. 54 (*a, b*) abgebildet. Kurzum, wir finden in der endocardialen Ausstattung eine weitere Fortsetzung der Myoblastendifferenzierung, die wir bei Enchyträiden noch in einem ursprünglicheren Stadium gefunden haben.

Der inneren Längsmuskelschicht legt sich innig die äußere Ringmuskulatur (Fig. 52 und 53 *rm*) an, die vollständig der der Enchyträiden entspricht. Die Sarkoplasmen mit der bekannten alveolären Struktur liegen aber nicht in der Mediallinie, sondern etwas seitlich an der Gefäßwandung (Fig. 52 *rmx*).

Aber auch mit der Beschreibung der kontraktiven Seitengefäßschlingen, wie sie BERGII bei der erwähnten Tubificide liefert, kann ich nicht einverstanden sein. Es soll hier wieder eine innere Cuticula mit Zellen vorhanden sein, deren angeschwollener Teil um den Kern nach außen vorspringt. »Von Muskelstruktur ist weder im Zustand der Kontraktion noch der Dilatation das Geringste zu erkennen.« »Das Silberbild eines solchen Gefäßes ist in Fig. 21 dargestellt; es erscheinen hier die Silberlinien als ganze Ringe und zwischen je zwei derselben ist ein Kern sichtbar, mit andern Worten: jede der inneren Cuticula außen anliegende Zelle hat hier die Form einer kurzen und dünnen Röhre.« »Ein peritonealer Überzug fehlt diesen Gefäßen vollkommen.«

Diese Beschreibung enthält manches Richtige, wie namentlich die zwei letzten Sätze, nämlich, daß kein Peritonäum hier vorhanden ist und daß die Zellen kurze, hohle Röhren vorstellen. Unrichtig ist aber die Behauptung, daß die Muskelstruktur fehlt.

In Fig. 55 (*a, b*) bilde ich zwei Abschnitte der Seitengefäßschlingen ab, wo man nachfolgendes ersehen kann:

Jede Zelle dieser kontraktiven Seitengefäßschlingen ist eine hohle Muskelzelle, deren Plasma sich zu mehreren Ringen der kontraktiven Substanz differenziert hat. Beobachtet man nämlich die gut mit Chromsäure fixierten und mit E.-H. gefärbten Seitengefäße, so findet

man auf allen, — es ist einerlei, ob sie im kontrahierten, oder dilatierten Zustande erscheinen — klar hervortretende Muskelringe, welche in den Zellen selbst differenziert sind. In Fig. 55 *a* ist ein Teil des ein wenig kontrahierten Gefäßes reproduziert. Die drei Zellen sind eingeschnürt, jede besitzt das Sarkoplasma mit Kern seitlich gelegen und im Plasma selbst findet man je sechs Ringe der kontraktilen Substanz. Die Ringe zwischen je zwei Zellen sind ganz schwarz, während die übrigen Ringe aus feinen Punkten — den Muskelalveolen — bestehen. In dem dilatierten Gefäß (Fig. 55 *b*) sind die Zellen ebenso gelagert und man kann auch einzelne unterscheiden, indem jede meist vier (selten drei) Muskelringe führt. Die Zellen der Seitengefäßschlingen sind daher bezüglich ihrer Struktur sehr interessant, und entsprechen den großen Ringmuskelzellen des Rückengefäßes, wie wir sie in den Herzkammern von *Fridericia hegemon* in den ersten Entwicklungsstadien dargestellt haben. Ob nun auch in den Seitengefäßschlingen die innere Fläche besondere Myoblasten enthält, konnte ich nicht genau entscheiden; es ist mir aber wahrscheinlich, daß die intravasalen Zellen auch hier vorhanden sind, da sie auch in den kontraktilen, dieselbe äußere Struktur wiederholenden Capillaren der Lumbriciden leicht nachweisbar sind. Wir werden uns darüber später eingehender aussprechen können.

Auch das Rückengefäß von *Rhynchelmis* (Fig. 56) zeichnet sich durch dieselbe Struktur aus, wie bei den Tubificiden; die endocardialen Myoblasten (*mb*), sind hier sehr zahlreich, fast epithelartig angeordnet und der Vasochochord (*vc*) aus großen hyalinen, mehrschichtig gruppierten Zellen bestehend. Innerhalb der letzteren findet man in der hyalinen, wahrscheinlich starren Substanz — oft, nicht aber immer — braune oder gelbliche lichtbrechende Kügelchen, zuweilen in größerer Anzahl, die ganz denselben entsprechen, welche man in den wandständigen Chloragogenzellen (*chl*) findet. Diese Substanz ist bereits oft in den intravasalen sog. Herzkörpern gefunden worden und entspricht auch derselben, welche wir in den endocardialen Myoblasten von *Frid. hegemon* angetroffen haben. Es sind offenbar Assimilationsprodukte derselben physikalischen und vielleicht auch chemischen Eigenschaften, trotzdem aber sucht man vergeblich bestimmtere Anhaltspunkte, um die endocardialen zelligen Organe, wie die Myoblasten und Vasochochorde als aus dem äußeren Chloragogen entstandene Körper deuten zu können.

Die Vasochochorde von *Rhynchelmis* und *Lumbriculus* sind bereits ausgezeichnet von DE BOCK dargestellt worden und so kann ich mich

nur mit einer Abbildung des Querschnittes des Herzens von *Rhynchelmis* begnügen, wo die Konkretionen innerhalb der Vasochochordzellen reproduziert sind. Auch in anderer Beziehung sind die Beobachtungen von DE BOCK sehr sorgfältig, indem er viel genauere Angaben über den inneren Bau der Gefäße mitteilt als seine Vorgänger und Nachfolger. Er gibt allerdings irrtümlich an, daß die von ihm beobachteten Arten *Lumbriculus*, *Rhynchelmis*, *Tubifex*, *Nais* und *Enchytraeus humiculator* Blutkörperchen in der Gestalt der Amöbocyten besitzen, die entweder frei im Blut flottieren, in welchem Zustande sie amöboid, elliptisch oder sogar langgestreckt erscheinen. In der Ruhe sollen sie der Gefäßwand aufsitzen und dabei ihre amöboiden Fortsätze entsenden. DE BOCK hat offenbar die histologischen Strukturen nicht genau untersucht und sind ihm die fibrillären Basalteile der inneren Muskelfasern z. B. bei *Tubifex* und *Rhynchelmis* vollständig entgangen. Die Darstellung DE BOCKS über die vermutlichen Wanderungen der Blutkörperchen in das Darmepithel muß natürlich anders gedeutet werden. Auch auf seine Angaben, eigentlich Vermutungen über die Herkunft der endocardialen Organe, kann ich hier nicht eingehen.

Die endocardialen Myoblasten im Herzen von *Rhynchelmis* treten in den Längsanschnitten sehr überzeugend als parallel nebeneinander verlaufende lang ausgezogene Zellen auf mit feiner fibrillärer Struktur. Ich habe einen Teil derselben in Fig. 57 bei starker, in Fig. 58 (*mb*) bei schwacher Vergrößerung reproduziert. In der letzt angeführten Abbildung sind die Ringmuskelfasern dargestellt, die innerhalb einer mächtig entwickelten intermuskulären Bindesubstanz (*is*) verlaufen, wie sehr schön in den längsdurchschnittenen Gefäßwandungen hervortritt (Fig. 59 *rm*).

Die stark pulsierenden Seitengefäßschlingen von *Rhynchelmis* besitzen dieselben kontraktile Wandungen, wie das Herz selbst, nur der Vasochochord ist hier nicht vorhanden. In Fig. 60 ist ein Teil der Seitenschlinge teils von der Oberfläche teils im Querschnitte reproduziert. Das Präparat, nach welchem diese Abbildung entworfen wurde, ist nur eine kurze Zeit mit Pikrosublimat fixiert worden, aus welchem Grunde die fibrillären Strukturen der wandständigen Myoblasten (*mb*) überhaupt nicht zum Vorschein kommen und man könnte sie schon, von der Fläche betrachtet (*mb'*), als »Amöbocyten« deuten, wie sie auch tatsächlich von DE BOCK bei allen oben erwähnten Oligochäten-Vertretern beschrieben worden sind.

Ich habe (1884) diese Zellen in den Seitengefäßschlingen als »Blutgefäßzellen« gedeutet, namentlich, weil ich sie in Teilung begriffen

gefunden habe. Mit den damaligen Fixierungsmethoden erschienen sie mir meist als elliptische bis kuglige Elemente mit glatten, nicht verästelten Konturen, dicht den Gefäßwandungen anliegend (l. c. Taf. XII, Fig. 33, 34). Die letzteren deutete ich als aus Peritonäum bestehend. Die jetzigen Methoden haben mich eines andern belehrt, nämlich daß die äußere Wandung aus Ringmuskelzellen besteht, und die intravasalen Elemente lediglich das zu Myoblasten umgewandelte Vasotheil vorstellen. Auch die Gefäßendigungen in der Hypodermis sind kontraktile, ihre Wandungen bestehen aber aus Längsfibrillen.

### Höhere Familien, vertreten durch *Pheretima*, *Dendrobaena* usw.

Wenn man nun die Gefäßverhältnisse der höheren und höchsten Familien — für welche letzteren ich die sog. Megascoleciden, mit Ausschluß der Ocerodrilien ansehe — in Betracht zieht, so begegnet man dem weiteren Fortschritt in der Differenzierung der Gefäßwandungen und dies nicht nur der äußeren mesodermalen Muskelschichten, sondern auch der inneren vasotheilialen Ausstattung. Einfacher gestalten sich zwar die Verhältnisse bei den Lumbriciden, von welchen ich namentlich *Dendrobaena octaëdra*, *Lumbricus rubellus* und einige Allolobophoren gewählt habe, trotzdem aber gehe ich von der Schilderung des Gefäßbaues von *Pheretima* aus, namentlich weil der Darmsinus hier in seinem Bau überzeugende Bilder darbietet und das Rückengefäß wegen der Mächtigkeit seiner Wandungen sowohl an Quer- wie Längsschnitten den Schichtenbau verlässlich erkennen läßt.

1) *Pheretima rodericensis* Grube. Diese Art kommt zahlreich in dem Warmhause des hiesigen botanischen Gartens der böhmischen Universität vor. Mit denselben Fixierungs- und Färbungsmitteln behandelt, wie die bisher besprochenen Oligochäten, ergab *Pheretima* ausgezeichnetes Material für das Studium des Gefäßsystems.

Ich habe vornehmlich den Darmsinus, ferner das Rücken- und Bauchgefäß bezüglich der inneren Ausstattung und der äußeren Muskelschichten untersucht, während die peritoneale Umhüllung nur vorübergehend berührt wurde.

a. Der Darmblutsinus gestaltet sich von der Oberfläche als das sog. Darmgefäßnetz, indem er in einzelne längs- und ringsverlaufende Kanäle abgeteilt ist, die untereinander kommunizieren. An Querschnitten erscheint er als eine mächtige Lakune, wie sie in Fig. 61 und 62 dargestellt ist.

In den angezogenen Figuren sind nämlich zwei Teile der Querschnitte durch den Magendarm aus der postgenitalen Region reproduziert. Zu äußerst erstreckt sich eine sehr niedrige aus kubischen Chloragogenzellen bestehende Peritonealschicht, darunter die Muskulatur des Magendarmes mit Querschnitten der Längsmuskeln und eine Ringmuskelfaser (*rm*) mit dem nach außen vorspringenden Sarkoplasma (*spl*). Dann folgt der Darmblutsinus mit dem darunter liegenden Darmepithel. Daß der Darmblutsinus nach außen mit selbständiger Wandung, dem Vasotheil (*ix*), versehen ist, beweist Fig. 62, wo der obere Teil desselben von der äußeren Muskelschicht abgehoben ist und sich als eine bindegewebige, aus platten, aber ziemlich nahegelegten Zellen bestehende Membran erweist, die mit dem schon bei Enchyträiden erkannten Vasotheil übereinstimmt. Hier, bei *Pheretima*, ist das Vasotheil ziemlich leicht als selbständige Umhüllungs-membran des Sinus zu verfolgen, da sie, wie gesagt, aus sehr zahlreichen Zellen besteht, von welchen sich einzelne, wie Fig. 62 (*ix'*) veranschaulicht, der Quere nach mit den Darmepithelzellen in Verbindung setzen. Daß die Vasotheilzellen eben nach innen, d. h. gegen das Darmepithel vorspringen, wird der Beweis geliefert, daß sie durch Delamination aus der Entoderm-lage entstanden sind.

Der innere Kontur des Darmblutsinus stellt eine cuticulaartige Begrenzung vor, die wohl vom Entoderm abgesondert wird. Das letztere besteht aus dem gewöhnlichen Darmepithel und großen, zungenförmigen, aus dichtem Plasma bestehenden Basalzellen, die gewiß als Ersatzzellen des Darmepithels dienen und in jüngsten Stadien als amöboide Elemente auffallend sind. Sonst bedürfen sie mit Bezug auf ihre Verteilung und Entwicklung einer eingehenderen Untersuchung, namentlich in den ersten Bildungsstadien des Darm-sinus; für unsre Zwecke genügt die hier gegebene Beschreibung der Sachverhältnisse.

b. Das Rückengefäß ist bedeutend schlanker in den vorderen Körpersegmenten als in den postgenitalen Abschnitten, auch sind die Schichten in den Gefäßwandungen einfacher gebaut, als weiter nach hinten. Überall aber erlauben die Dimensionen des Rückengefäßes sich von diesem Schichtenbau verlässlich zu überzeugen. In Fig. 63 ist ein Teil des Rückengefäßes aus dem 6. und 7. Segmente im Längsschnitte reproduziert.

Ein Teil des Peritonäums mit der Ringmuskelschicht ist von dem inneren Inhalte abgehoben, welcher letztere die eigentliche aus Längsmuskelfasern bestehende Gefäßwandung

bildet (*lm*). Diese Schicht entspricht einzig und allein dem Vasotheil der früher behandelten Arten und bildet hier eine geschlossene aus feinen, dicht nebeneinander verlaufenden Muskelfasern (*mz*) bestehende Wand. Es gibt keine Cuticula oder Intima im Sinne von LEYDIG-BERGH, sondern eben nur eine Längsmuscularis. Betrachtet man die Gefäßanschnitte von der inneren Fläche, so gewahrt man bei hoher Einstellung spindelförmige Zellen mit in der Längsachse gestreckten Kernen (Fig. 64), welche mit feinkörnigem, spindelförmig verteiltem Cytoplasma umgeben sind.

Es ist dies das Sarkoplasma der Längsmuskelfasern. Denn bei ein wenig tieferer Einstellung (Fig. 65) gewahrt man, daß ein jeder spindelförmiger Sarkoplasmahöcker einer Muskelfaser gehört, die sehr lang ist, nach der Färbung mit Pikrokarmine eine äußere, derbe Rindenschicht und innere, hyaline Substanz enthält, die bei näherer Betrachtung aus reihenartig angeordneten Alveolen besteht, wodurch sie eine feinstreifige Struktur annimmt. Die Querstreifen erweisen sich nämlich als Querwandungen der Alveolen.

An Querschnitten durch das Rückengefäß ragen die Längsmuskelfasern in das Lumen des Gefäßes hinein und tragen auf den inneren Kanten die erwähnten Sarkoplasmen mit Kernen. Die Sarkoplasmen erscheinen hier nun von einer fast kenntlichen Zellmembran umgeben und es scheint nicht selten, als ob der nackte Kern der Muskelschicht angeklebt würde. Die letztere ist nun tatsächlich von LEYDIG und BERGH als eine Intima oder Cuticula und die Kerne als der Intima adhärierende Blutkörperchen aufgefaßt worden.

Die innere Längsmuskelschicht tritt viel höher in den sog. Seitenherzen auf, und es scheint, als ob eine Muskelfaser aus mehreren Fibrillen zusammengesetzt würde, da die Kerne einem Komplex der letzteren angehören. Diese Muskelfasern ragen höckerförmig in das Lumen der Seitenherzen hinein, erweisen sich daher als aus feinen Säulehen, d. h. Muskelfibrillen zusammengestellt, welche Anordnung von BERGH, wie früher von LEYDIG als eine »Faltenbildung der Intima« gedeutet wurde.

Die übrige Struktur des Rückengefäßes aus der erwähnten Region stimmt mit derjenigen der früher behandelten Arten, z. B. *Rhynchelmis* usw. überein. Auf der endocardialen Längsmuskelschicht erstreckt sich eine mächtige Quermuskellage, die aus bald ringförmigen, bald aus schräg verlaufenden und verästelten Muskelfasern besteht (Fig. 63 *rm'*, *rm*). An Längsschnitten (Fig. 66 *rm*) erweisen sich die Muskelbänder nicht von gleicher Breite, und es

erscheint nicht selten, daß die breiten und schmalen Muskelfasern miteinander alternieren. Indessen kann hier keine bestimmte Regel in dieser Anordnung gelten. Der verschiedene Verlauf und Mächtigkeit der Fasern veranlaßt nun, daß die Muskelkerne und Sarkoplasmen nicht die bestimmte Lage in der Medianlinie der Rückenseite bewahren, sondern, daß sie eine sehr variable Stellung, bald auf den Seitenteilen, bald auf der Rücken- und Bauchseite der Peripherie einnehmen. Hier ist also der Bau der Quermuskelschicht komplizierter als bei den niederen Formen. Die äußerste Umhüllung des Rückengefäßes ist wieder das Peritonäum, welches bei *Pheretima* eine niedrige Zelllage vorstellt, sogar ein förmliches Epithel bildet (Fig. 66, 63 *chl*). In den intersegmentalen Stellen erscheint bekanntlich das Rückengefäß eingeschnürt, dagegen ist hier die Quermuskelschicht bedeutend verdickt und geht in die Dissepimentmuskulatur über (Fig. 63 *vrm*). Hier liegen auch die Klappenbildungen (*kl*) als Gruppen von umgebildeten Längsmuskelfasern, die aber bei *Pheretima* wegen der Kleinheit der Zellen nicht so günstig zur Ermittlung ihres Baues sind, wie z. B. bei *Dendrobaena*, weshalb wir deren Struktur erst später eingehender besprechen wollen.

Je mehr man nach hinten die Querschnitte des Rückengefäßes verfolgt, um so dicker erscheinen seine Wandungen, indem namentlich die Ringmuskelschicht und das Peritonäum dicker werden, während das muskulöse Endocardium verhältnismäßig niedrig bleibt. Das Rückengefäß ist viel voluminöser und ich habe davon in Fig. 67 einen Quadrant des Querschnittes aus einem der postgenitalen Segmente reproduziert. Die Kompliziertheit in dem Baue der Wandung ist gewiß sehr auffallend, man glaubt ein Bild einer starken Vertebratenarterie vor sich zu haben. Es ist ein wirkliches Endocardium in der Form einer fast vollständig geschlossenen Längsmuskelschicht vorhanden (*lm*). Die Gruppen der Längsmuskelfasern bilden förmliche Kästchen, wie die Längsmuskel des Leibesschlauches. Nach innen sind die Kästchen von den Sarkoplasmen mit zahlreichen Kernen belegt (*splm*). Die Kerne liegen so dicht nebeneinander, daß es scheint, als ob hier eine selbständige Epithelmembran vorhanden wäre, namentlich, wenn sie sich von der Muskulatur abhebt, oder bei der Coagulation des Blutes dem letzteren adhärirt. Diese Sarkoplasmen sind oft, wie oben erwähnt, als »der Intima« adhärirende Blutkörperchen bezeichnet worden. Dabei ist allerdings sonderbar, daß solche »Blutkörperchen« immer nur auf der Oberfläche des Coagulums, niemals aber innerhalb desselben, wie z. B. bei den Hirudineen der Fall ist, vorkommen.

Die Ringmuskelschicht ist in unsrer Abbildung (Fig. 67 *rm*<sup>1</sup>, *rm*<sup>2</sup>, *rm*<sup>3</sup>) sehr kompliziert, indem drei Muskelfasern übereinanderliegen. In andern Segmenten können sie sogar 4—5 Schichten bilden. Jede Faser führt ihr eignes Sarkoplasma (*spl*) mit großem, bläschenförmigem Kern. Die Zwischensubstanz, welche sich zwischen der kontraktilen, in E.-H. schwarz sich färbenden Substanz erstreckt, besteht aus einer lockeren, vielleicht fädigen Bindesubstanz, in welcher indessen keine zelligen Elemente nachweisbar sind. Es ist offenbar dieselbe, allerdings vermehrte Substanz, die wir auch bei den Enchyträiden als »Intermuscularsubstanz« bezeichnet haben.

Gegen die Leibeshöhle ist das Rückengefäß mit einer Peritonealschicht abgegrenzt. Man findet hier nicht die großen Chloragogenzellen, wie sie z. B. bei Enchyträiden und Lumbriciden stete Begleiter des Rückengefäßes sind, sondern nur sehr flache, zerstreute Elemente (*pt*), die nur noch durch ihre bräunliche Färbung und körnigen Inhalt an die Chloragogenzellen erinnern. Es kann sein, daß die Peritonealzellen in mehreren Schichten vorkommen, da man hin und wieder in der dicken Umhüllung der Muskelschichten einen ähnlichen Kern mit umliegendem Cytoplasma wie in den oberen Peritonealzellen findet. Die Sache läßt sich deshalb nicht als ganz sicher entscheiden, weil dicht unter oder in dem Peritonäum selbst eine mäandrisch gefaltete, auf der ganzen Peripherie des Gefäßes verlaufende strukturlose Membran eingelagert ist. Sie bildet daher eine hohe Schicht, die indessen auf der Bauchseite des Gefäßes bedeutender ist als auf der Dorsalseite.

Die Membran besteht aus einer homogenen Substanz, bleibt immer farblos und entspricht offenbar der *Elastica* der Vertebratengefäße. Ich finde überhaupt keinen Unterschied in dem Bau des eben beschriebenen Rückengefäßes von *Pheretima rodericensis* und einer stärkeren Vertebratenarterie. (Bei der Färbung der Schnittserien fiel mir nicht ein, daß eine *Elastica* vorhanden wäre, weshalb ich die Orceinfärbung nicht angewendet habe.)

c. Das Bauchgefäß. Der Bau des Bauchgefäßes läßt sich sowohl auf den Flächenbildern als auch auf Längs- und Querschnitten ermitteln. Von der Oberfläche betrachtet, ist dieses Hauptgefäß ebenfalls von einer niedrigen Peritonealschicht umhüllt. Darunter verlaufen die Längsmuskelfasern von ansehnlicher Länge, die sich in ihrem Verlaufe mehrfach verästeln können, die Verästelungen verschmelzen aber wieder zu einer einheitlichen Längsfaser. Die Fibrillen, Sarkoplasmen und Kerne dieser Längsmuskelfasern verhalten sich

in gleicher Weise, wie die entsprechenden Elemente bei Enchyträiden. Auch bei *Pheretima* sind die einzelnen Längsmuskelfasern sehr voneinander entfernt, so daß man auf Querschnitten meist — wenn man von Querschnitten der Seitenzweige absieht — nur 5—8 Muskelfasern begegnet (Fig. 68 *lm*).

Auf den besprochenen Flächenbildern sieht man ferner unter den Längsmuskelfasern eine Quermuskelschicht, die wieder wie ein Geflecht breiter, bald kreisförmig, bald spiralig oder in unregelmäßigen Zügen verlaufenden Bändern erscheinen, die sich wieder zu wiederholten Malen verästeln können. Infolgedessen entsteht ein schwer zu verfolgendes Geflecht von Muskeln. Jede Faser besteht aus einer inneren fibrillären Substanz, die nach außen von einem scharf umschriebenen zähen Sarkolemm begrenzt ist.

Die Querschnitte (68 *rm*) veranschaulichen sehr klar das Verhältnis der beiden Muskellagen und belehren uns zugleich, daß die Muskeln in einer sehr stark entwickelten Binde substanz eingelagert sind. Diese Substanz färbt sich mit dem Eisenhämatoxylin grau, während die Muskelfasern als tiefschwarze Bänder hervortreten. Vergeblich suchte ich nach einem zelligen Bau der Binde substanz, die daher nicht als Bindegewebe, sondern nur als eine aus den Muskelzellen abgesonderte Substanz aufgefaßt werden darf.

Nach dem Verhalten der Muskellagen sieht man, daß die Aufeinanderfolge derselben gegenüber dem Rückengefäß umgekehrt ist, indem hier die Längsmuskelschicht nach innen gelagert ist. Indessen ist dieser Unterschied nur scheinbar, denn die Längsmuskelnzüge des Bauchgefäßes sind nur als accessorische Gebilde aufzufassen, die im Rückengefäß überhaupt fehlen und nicht durch die Quermuskelschicht ersetzt sind. Nur die Quermuskelschichten beider Gefäße sind homolog, während die innere Längsmuskelschicht des Rückengefäßes im Bauchgefäß durch das sehr niedrige Vasotheil ersetzt ist (Fig. 68 *vx*). Diese äußerst feine Membran besteht bei *Pheretima* aus außerordentlich zahlreichen Zellen, daß man an jedem Querschnitt ein kontinuierliches Vasotheil leicht sicherstellen kann.

Die fraglichen Zellen sind sehr flach, mit kleinen, aber intensiv sich färbenden und in der Längsachse des Gefäßes gestreckten Kernen versehen und legen sich mittels langen, spindelförmig ausgezogenen und nach dem Lumen des Gefäßes vorspringenden Plasma teilen dicht der Ringmuskelschicht an.

Ähnlich wie das Vasotheil des Bauchgefäßes verhält sich dieselbe intravasale Membran auch in den Seitengefäßen, wo sie aber

viel deutlicher zu verfolgen ist, namentlich, weil hier die Kerne viel größer sind. Die äußere Muskulatur dieser Gefäße besteht nur aus Längsmuskelfasern, welche ich in Fig. 69 nur in zwei Linien abgebildet habe, da sie stark von dem inneren Inhalt abgehoben sind. Nun sieht man, daß das Vasotheil die eigentliche Gefäßwand bildet und sich als eine sehr flache Bindegewebsmembran gestaltet, mit zahlreichen, platten Kernen, die in stark nach innen vorspringenden Cytoplasmen liegen. Die glänzende Verbindungsmembran zwischen den Zellen ist ganz homogen, stellenweise in Falten zusammengelegt und einer Cuticula ähnlich. Es ist möglich, daß diese Membran als etwas Selbständiges von LEYDIG und BERGH als Cuticula oder Intima beschrieben wurde und die Zellen, zu welchen sie gehört, als Blutzellen angesehen wurden. Jedenfalls hat man es hier aber mit dem unveränderten Vasotheil zu tun, mit demselben, das sich auf der äußeren Fläche des Darmsinus befindet.

*Pheretima rodericensis* ist nicht günstig für die Ermittlung des Baues der Seitengefäßschlingen (mit Ausnahme der bereits erwähnten Seitenherzen) und Capillaren, weshalb ich mich über dieselben erst bei dem nachfolgenden Vertreter der Lumbriciden eingehender aussprechen werde.

2) *Dendrobaena octaëdra*. Von den einheimischen Lumbriciden ist die genannte Art, worauf ich schon vor Jahren aufmerksam gemacht habe, für die histologischen Untersuchungen, somit auch für den Bau des Gefäßsystems als die günstigste zu bezeichnen, da die Elemente, aus welchen die Gefäße bestehen, sowohl durch die Größe als die Differenzierungsfähigkeit bei der Färbung sich auszeichnen. Nur bezüglich der Strukturen des Darmblutsinus steht *Dendrobaena* weit hinter *Pheretima* und andern Arten, da die äußere Sinuswandung nur aus sehr spärlichen Zellen besteht, die nebstdem in dem engen Sinusspalte ziemlich schwierig nachweisbar sind. Auch die basalen Ersatzzellen im Darmepithel sind sehr spärlich und durch ihre unbedeutende Größe nicht in jedem Präparate deutlich hervortretend.

Aus diesem Grunde habe ich die Verhältnisse des Darmsinus bei dieser Art unberücksichtigt gelassen, wohl aber die Aufmerksamkeit ändern, bisher nicht eingehender behandelten Komponenten des Gefäßsystems, wie den peripheren Teilen desselben und den inneren Klappenorganen gewidmet.

a. Das Rückengefäß. Die Wandung dieses Hauptgefäßes in den vorderen Segmenten entspricht ganz denselben Verhältnissen,

wie wir bei den niederen Familien sichergestellt haben, indem sie zunächst des Chloragogenüberzuges gänzlich entbehrt, aus äußeren Längsmuskelfasern und inneren zerstreuten Vasothezellen besteht. Die erst erwähnte Tatsache, nämlich die Abwesenheit des Chloragogenbelages, führe ich deshalb an, weil ROSA<sup>1</sup> neuerdings das ganze Rückengefäß von Anfang bis zu Ende mit den erwähnten Drüsen besetzt gesehen haben will und dadurch meine früheren Angaben zu korrigieren versucht, indem er glaubt, daß die von mir vor Jahren hervorgehobene Regel, daß das Rückengefäß in den vordersten 4—5 Segmenten der Chloragogenzellen entbehrt, nur für die sog. Limicolen, nicht aber für die »Terricolen« gelten kann, da bei den von ROSA untersuchten Arten auch das Gefäß der erwähnten Segmente mit dem entsprechenden Zellbelag versehen ist. Nach meinen Erfahrungen scheint mir die Sache ziemlich belanglos zu sein, da man oft Individuen findet, wo das Chloragogen mehr oder weniger unterdrückt ist, was namentlich für die niederen Familien gilt (*Henlea leptodera*). Aber auch bei *Dendrobaena* findet man solche Unregelmäßigkeit im Vorkommen des Chloragogenbelages, wo nicht nur der vorderste Abschnitt desselben gänzlich entbehrt, sondern auch die Wandungen des Rückengefäßes in den hinteren Segmenten nur vom flachen gewöhnlichen Peritonäum belegt sind.

Hinter dem vorderen dünnwandigen aortenähnlichen Abschnitte besteht das Rückengefäß aus segmentalen Herzanschwellungen oder Herzkammern, wie wir sie bei *Fridericia* benannt haben. Die Wandungen dieser Herzkammern erinnern an die komplizierteren Bauverhältnisse von *Pheretima*, obwohl sie hier bei *Dendrobaena* weit einfacher sind, da die äußeren Ringmuskeln überall nur in einer einzigen Schicht vorhanden sind und die innere Ausstattung aus einer sehr niedrigen Längsmuskelfaserschicht besteht.

Die Schichten der Herzkammern sind folgendermaßen angeordnet: 1) Zu äußerst die Chloragogenschicht, 2) darunter eine Ringmuskelfaserschicht, 3) intravasale Längsmuskelschicht. Die Chloragogen-drüsen, als umgebildetes Peritonealepithel, verdienen bei *Dendrobaena* eine spezielle Darstellung, da sie eigentümliche Körperchen enthalten, die nach meiner Kenntnis bisher unbeobachtet geblieben sind. In jeder großen birnförmigen Chloragogen-drüse mit zentralem, großem, rundem und hyalinem Kern findet man innerhalb des dichten grobkörnigen Zellinhaltes über dem Kern und ziemlich dicht unter der

<sup>1</sup> DAN. ROSA, l. c.

Zellmembran ein amöbenartiges Körperchen, welches die pseudopodienartigen Fortsätze in die umliegende Substanz der Chloragogendrüsen entsendet. Es ist ziemlich scharf gegen die Umgebung konturiert, besteht aus einem homogenen, in derselben Nuance wie die Blutflüssigkeit der Gefäße sich färbendem Inhalt und besitzt im Zentrum meist eine kuglige, hyaline Vacuole, die zuweilen in Mehrzahl vorhanden sein, aber auch ganz fehlen kann. Meist ist eine einzige Vacuole die Regel. Ein Teil der Chloragogendrüsen mit den besprochenen Körperchen (*k*) von der Fläche betrachtet, ist in Fig. 70 dargestellt. Im Profil betrachtet, befinden sich die Körperchen mehr der Oberfläche der Drüsen angenähert und auch auf deren Oberfläche liegend (Fig. 71 *k*). In der Leibeshöhle habe ich sie frei flottierend nicht gefunden und so ist die Annahme gerechtfertigt; daß die Körperchen ursprünglich in den Chloragogenzellen entstehen und zu gewissen Zeiten diesen Wohnsitz verlassen. Ihr Schicksal ist mir unbekannt. Es ist auch fraglich, ob es selbständige Organismen sind und ob das zentrale niemals sich färbende Kügelchen einem Kern oder einer Vacuole entspricht. Analoge Körperchen sind mir auch aus den Chloragogenzellen der Tubificiden und von *Mesenchytraeus flavus* (Taf. VIII, Fig. 32 *k*) bekannt, wo sie ebenfalls amöbenartige Körperchen mit hyaliner zentraler Vacuole vorstellen. Der Inhalt um die Vacuole färbt sich dunkel, schwärzlich bis tiefblau mit Hämatoxylin. — Ich begnüge mich derzeit mit der Konstatierung der innerhalb der Chloragogendrüsen befindlichen Körperchen.

Die Chloragogensicht mit ihren hohen birnförmigen Zellen befindet sich zu beiden Seiten des Rückengefäßes; die Medianfläche trägt meist niedrigere Elemente, aber auf der unteren Seite des Gefäßes findet man nur ganz flache Peritonealzellen. In der Medianlinie der Rückenseite sind dagegen die Sarkoplasmalücken mit der bereits bei den Enchyträiden beschriebenen Alveolarstruktur und großen, bläschenförmigen Kernen eingelagert (Fig. 71 *spl*). In dem medialen Längsschnitte durch das Rückengefäß findet man diese Sarkoplasmen wie eine epitheliale Lamelle nebeneinander angeordnet (Fig. 72 *spl*) und auf der Basis mit einem halbmondförmigen Querschnitte der Muskelfasern versehen (*rm*). Tatsächlich gehören diese Sarkoplasmen nur der Ringmuskelschicht, die hier also wie bei allen bisher besprochenen Formen den Hauptbestandteil der äußeren Gefäßwandung vorstellt. Die Ringmuskeln kann man auf allen Schnitten, sowohl den Quer- als vertikalen und horizontalen Längsschnitten, sicherstellen.

Die innere Ausstattung des Rückengefäßes bildet einzig und allein nur die Längsmuskelschicht, wie wir dieselbe bereits bei *Pheretima* erkannt haben. In Anbetracht der ganz und gar unannehmbaren Angaben BERGHS über diese Schicht betrachte ich als unerlässlich die histologischen Verhältnisse der Muskelschicht, wie sie nach verschiedenen Färbungsmitteln hervortreten, eingehender darzustellen, wobei ich bemerke, daß ich gleich sich gestaltende Strukturen auch bei andern Arten, namentlich auch bei *Allolobophora chlorotica*, also derselben Art, die auch BERGH untersucht hatte und unter dem Namen »*Lumbricus riparius*« anführt, gefunden habe.

Es ist gewiß schwierig die Beschaffenheit der endocardialen Ausstattung mit den älteren Färbungsmethoden, wie mit Karmin und Hämatoxylin zu erkennen. Zwar treten in den kontrahierten Gefäßen die Muskelfasern auch mit diesen Färbungsmitteln annäherungsweise klar zutage, indessen in den dilatierten Abschnitten erscheint das Gefäß wie mit einer scharf umschriebenen, scheinbar gezackten Cuticula — kurz als die »Intima« LEYDIGS. — Aber die Einkerbungen der vermeintlichen Cuticula lassen bei der sorgfältigeren Betrachtung mit starken Vergrößerungen vermuten, daß hier Verdickungen vorliegen, welche nur als Querschnitte der Muskelfasern zu denken sind (Fig. 73). Die ihnen anliegenden Kerne mit einem undeutlichen Sarkoplasma müssen dann als Muskelkerne gedeutet werden (Fig. 73 *spl*). Diese Annahme erweist sich nun als Tatsache, wenn man die Gefäßwandungen mit Eisenhämatoxylin behandelt.

Auf dem horizontalen Längsanschnitte des Rückengefäßes findet man unter den bereits erwähnten Ringmuskeln längsverlaufende Fasern, die durch eine homogene Substanz voneinander getrennt sind. Hin und wieder, aber ziemlich zahlreich, liegen unter diesen Fasern dunkel gefärbte Kerne.

Auf den Querschnitten (Fig. 74 *lm*) tritt nun die Struktur der innersten Gefäßschicht — mit Eisenhämatoxylin gefärbt — mit überzeugender Klarheit hervor. Was die Verteilung derselben anbelangt, so findet man in der Regel, namentlich in den stark pulsierenden Herzanschwellungen der Geschlechtssegmente, aber auch in den darauffolgenden Abschnitten, daß die Längsmuskelschicht der Rückenseite viel höher ist als die der unteren Gefäßfläche. Nur in der Region des Anfangsteiles des Magendarmes scheinen die Längsmuskeln auf der ganzen Peripherie die gleiche Höhe zu behalten.

Wenn man nun die Querschnitte (wie gesagt, mit Eisenhämatoxylin behandelt und mit Lichtgrün, oder mit Eosin nachgefärbt)

prüft, so überzeugt man sich von der nachfolgenden Struktur der Längsmuskelschicht (vgl. Fig. 74, 75).

Auf der unteren Fläche des Gefäßes findet man punktförmige oder in der Querachse gestreckte, bandförmige, schwarzgefärbte Querschnitte der Muskelfasern, die durch eine intermusculäre, grün, bzw. rot gefärbte Intermuscularsubstanz getrennt sind. Auf der Rückenfläche ist diese Schicht höher und die Querschnitte der Muskelfaser erscheinen als parallel nebeneinandergestellte Säulchen, ebenfalls schwarz gefärbt. Bei guter Differenzierung erscheint nicht die ganze Faser schwarz gefärbt, sondern nur aus schwarzen, hintereinandergestellten Pünktchen bestehend.

Es sind offenbar die Alveolen der kontraktiven Substanz, die in dieser Weise nach der angewandten Färbungsmethode hervortreten. Die grün oder rot sich färbende Intermuscularsubstanz erscheint hier nicht als eine einheitliche Schicht, in welcher die Muskelfibrillen eingebettet würden, sondern jede Fibrille ist in der erwähnten Substanz eingehüllt und damit von den übrigen isoliert. Bei den Färbungen mit Karmin tritt die Isolierung der Fibrillen überhaupt klar zutage, die Muskelfasern scheinen in einer gemeinschaftlichen, scheinbar homogenen Substanz eingelagert zu sein (Fig. 76) und in den kontrahierten Gefäßen erscheinen die Muskelfasern als tatsächliche Faltenbildungen, wie sie auch von LEYDIG und BERGH für solche gehalten wurden.

Wenn man nun nach den zu diesen Muskelfasern gehörigen Kernen sucht, so sind dieselben leicht nachweisbar. Sie treten auf jedem Querschnitte in Mehrzahl hervor und erscheinen als intensiv bis schwarz gefärbte den Muskelhöckern aufsitzende, scheinbar nackte, aber bei starken Vergrößerungen mit schmalen Sarkoplasmasäumen umgebene Kugeln, die von manchen Seiten unrichtig als den Gefäßwandungen aufsitzende Blutkörperchen gedeutet werden (Fig. 73 *spl.*).

Die Ermittlung des histologischen Baues des Rückengefäßes der Lumbriciden war immer mit großen Schwierigkeiten verbunden, was aus zwei Gründen erklärlich ist. Einmal die unzulänglichen alten Untersuchungsmethoden, die für die gehörige Fixierung der inneren Längsmuskelschicht nicht ausreichten und zweitens die Autorität LEYDIGS, welcher zuerst eine Darstellung des Gefäßbaues lieferte und auf Grund seiner Beschreibung wagte niemand von seinen Nachfolgern die von ihm angegebene innere cuticulare Ausstattung der Gefäße in Abrede zu stellen. Die »Intima« spielt tatsächlich in der Literatur des Gefäßsystems eine große Rolle, wenn man sie auch mit keiner der modernen Untersuchungsmethoden nachzuweisen vermag. Eine

»bindegewebige, scharf konturierte Intima« existiert überhaupt nicht. LEYDIG hat richtig nur die äußere peritoneale Bedeckung und die Ringmuskelschicht erkannt. Die nachfolgenden Autoren, wie RAY LANKESTER<sup>1</sup> (1865) und später E. PERRIER<sup>2</sup> und VOGT und YUNG<sup>3</sup> (1888), haben zwar die innere Längsmuskelschicht gesehen, trotzdem aber gibt der erstere noch »an internal structurless amorphous tunic without epithelium« an, während PERRIER die »Intima« LEYDIGS als ein »epithélium interne« bezeichnet. Es ist möglich, daß PERRIER die zerstreuten Sarkoplasmen mit Kernen der Längsmuskelschicht als »Epithel« bezeichnet. Unverständlich bleibt mir die Angabe von VOGT und YUNG, wonach die »Intima« eine Bindegewebsmembran »renfermant de nombreux noyaux« vorstellen soll und nebst dem »se plisse en certain points«. Die vermeintlichen Falten sind doch die Längsmuskelfibrillen, zu denen die »zahlreichen Kerne« gehören. Wie gestaltet sich nun die »couche interne de muscles longitudinaux?« Hier ist gewiß ein Irrtum. Ebenso irrtümlich war meine Angabe (1884), nach welcher die Ringmuskelschicht von *Criodrilus* unter den Längsmuskeln verläuft und das Lumen des Rückengefäßes »von einer epithelartigen Lage« ausgestattet sein soll.

Ich betrachte diese älteren Mitteilungen über die Histologie des Rückengefäßes mehr als vorübergehend, wo das Hauptgewicht nicht auf die feinen Strukturverhältnisse gelegt wurde. Anders die letzten Arbeiten BERGHS, die bestimmt sind, ausschließlich den histologischen Bau zu ermitteln und in die bisherigen Verwirrungen »etwas Ordnung« zu bringen. Mit seinen Methoden (Versilberung und Schnittmethode) kommt nun BERGH zu nachfolgenden Resultaten bezüglich des Rückengefäßes.

»Innerhalb der Peritonealschicht findet sich sowohl in dem Rückengefäß als in den Herzen ein Bindegewebe, in dem eine einfache Schicht mächtiger Ringmuskelfasern eingelagert ist; die innerste Begrenzungswand ist dieselbe homogene Membran, die Intima von LEYDIG, die wir auch bei den kleineren einfacheren Formen überall als charakteristische Innenwand nachweisen konnten.«

Hierzu habe ich nachfolgendes zu bemerken: Ich kann mir nicht vorstellen, wie »innerhalb der Peritonealschicht« noch ein »Bindegewebe« sich finden soll. Das Peritonäum besteht bei Lumbriciden

<sup>1</sup> E. RAY LANKESTER, The Anatomy of the Earthworm. Part I. Quart. J. micr. sc. N. Ser. Vol. IV. 1864. Part II a. III. Vol. V. 1865.

<sup>2</sup> EDMOND PERRIER, Etudes sur l'organisation des Lombriciens terrestres. Arch. zool. expér. Vol. III.

<sup>3</sup> C. VOGT et E. YUNG, Traité d'anatomie comparée pratique. Vol. 1. 1888. Vol. 2. 1894.

aus hohen, fast epithelartig angeordneten Chloragogenzellen, oder aus bindegewebsartigen niedrigen, bis flachen Zellen (namentlich auf der unteren Seite des Rückengefäßes) und es ist hier kein Platz für »ein Bindegewebe«. Tatsächlich existiert das letztere nicht, wenn es auch von BERGH so ausführlich beschrieben wird. BERGH sagt nämlich:

»Das Bindegewebe (Fig. 1, 2, 3) besteht aus einer Grundmasse, in die ziemlich zahlreiche, meistens spindelförmige, weniger häufig sternförmige Zellen eingelagert sind. Bei den größeren Arten fand ich die Ausläufer dieser Zellen meistens verhältnismäßig kurz; bei den kleineren *L. (Allolobophora) riparius* hatten aber die Zellen sehr lange Ausläufer, die sich bisweilen verzweigten und Anastomosen bildeten (Fig. 3). An der Außenseite der Muskulatur (oben in Fig. 1) ist dieses Bindegewebe verhältnismäßig sparsam und die Zellen weniger zahlreich; weit reichlicher entwickelt ist dasselbe innerhalb der Muskulatur, zwischen derselben und der Innenmembran (unten in Fig. 1); hier sind die Zellen sehr zahlreich.«

Diese Darstellung, so ausführlich und genau, ist von Anfang bis zu Ende unrichtig. BERGH hat nicht die Schnitte, sondern auspräparierte Flächenbilder beschrieben, in denen, wie ich aus eigener Erfahrung weiß, sehr schwierig die Lage der einzelnen Zellen — ob oben oder unten — zu bestimmen ist. Ich wiederhole nochmals, es existiert kein Bindegewebe, die Zellen, welche als solches von BERGH angegeben werden, sind die Sarkoplasmen der inneren Längsmuskelfaserschicht, deren Lage vom Verfasser überhaupt nicht erkannt wurde. Hätte BERGH die Flächenbilder des Rückengefäßes von der inneren Seite untersucht, wie wir z. B. bei *Pheretima* (Fig. 64, 65.) veranschaulichen, so hätte er die Zugehörigkeit seiner »Bindegewebszellen« zu den Längsmuskelfasern erkannt. Wie aus der nachfolgenden Beschreibung BERGH'S hervorgeht, hat er nur die Ringmuskelfasern richtig erkannt, auch stellt er ihre Kerne annäherungsweise richtig dar, aber von der Sarkoplasmastruktur und von der medialen Lage derselben erfährt man nichts.

Nun kommt man zu der viel besprochenen »inneren homogenen Membran«. BERGH spricht sich über dieselbe folgendermaßen aus:

»Die innere homogene Membran ist sowohl bei Betrachtung der optischen Längsschnitte wie beim Untersuchen wirklicher Quer- und Längsschnitte außerordentlich deutlich erkennbar und von relativ bedeutender Mächtigkeit. Durch die VAN GIBSON-HENSENSCHE Färbung mit Hämatoxylin-Säurefuchsin-Pikrinsäure erscheint sie, wie die Grundsubstanz des Bindegewebes überhaupt, scharf rot, während die ihr anliegenden Muskelfasern schön gelb hervortreten (Fig. 6, 7, 8). Sie erscheint oft in Falten gelegt, und sie steht, jedenfalls in dem vorderen, mächtiger entwickelten Abschnitt des Rückengefäßes, mit äußeren Bindegewebschichten innerhalb des Peritonäums durch Längssepten in Verbindung, was sehr

deutlich in Fig. 6 hervortritt: man sieht in diesem Schnitt verschiedene solche querdurchschnittene Septa, welche die homogene LEYDIGSche Intima mit einer äußeren, dicht innerhalb des Peritonealepithels gelegenen Bindegewebslamelle verbinden; in den von den Septa umgebenen Räumen erblickt man mehrere Kerne von Bindegewebszellen. Ebenso ersieht man aus Fig. 7, wie die bindegewebige Grundmembran eines Dissepiments in die Innenmembran des Rückengefäßes sich unmittelbar fortsetzt. Diesem ganzen anatomischen und chemischen Verhalten nach kann kaum ein Zweifel darüber bestehen, daß die LEYDIGSche Intima als eine verdichtete Bindegewebsmembran zu betrachten ist; sie verdankt wohl jedenfalls den Bindegewebszellen ihren Ursprung.«

Ich bedaure diese sehr eingehende und scheinbar überzeugende Schilderung nicht in einem einzigen Punkte bestätigen zu können. Sie stimmt auch nicht im mindesten mit der Darstellung überein, die ich oben über den Bau des Rückengefäßes gegeben habe. Diese Differenz zwischen unsern Ergebnissen beruht offenbar nur in den Untersuchungsmethoden. BERGH hat bei der Untersuchung des Rückengefäßes nicht die Silbermethode angewandt — und zwar mit Recht, da diese Methode zu keinem Resultate führen kann, er hat sich ebenfalls wie ich nur der Schnittmethode bedient. Aber ich weiß wirklich nicht, wie ich diese Querschnitte beurteilen soll. BERGH sagt nämlich, daß er die Gefäße früher ihres Inhaltes entledigt und dann geschnitten. Die von BERGH gelieferten Abbildungen solcher Querschnitte können in mir überhaupt kein Vertrauen erwecken, namentlich in Hinsicht auf den Umstand, daß man viel schönere und überzeugendere Bilder der Gefäßdurchschnitte erhält, wenn man die Totalschnitte durch den Wurmkörper herstellt.

Was nun die Färbung anbelangt, so muß ich mit Nachdruck betonen, daß die VAN GIESON-HENSENSehe Methode für die Differenzierung der »cuticularen« Bildungen ebensowenig ausreicht, wie für die Muskelfasern. Ich besitze eine Anzahl von *Pheretima*-Präparaten, die ebenfalls mit dieser Methode gefärbt wurden, es erscheinen hier aber ebenso die Längsmuskel- als Ringmuskelfasern gleichmäßig rot gefärbt. Es wird nämlich alles rot, sowohl die intermuskuläre Substanz, als die Muskeln selbst, und es läßt sich nirgends eine fibrilläre Struktur derselben erkennen. Ich habe daher von der in Rede stehenden Methode Abstand genommen, da ich schon mit der bloßen Färbung mit Magnesia-Pikrokarmin bessere Resultate erzielt habe. Die schönsten und überzeugendsten Bilder liefert allerdings die Eisen-Hämatoxylinfärbung und ich richte mich daher bei dieser Darstellung meist nur nach dieser Methode.

Wenn man nun schon die Darstellung BERGHs beurteilen muß, so behaupte ich nachfolgendes. Seine homogene Intima stellt einzig

und allein die die einzelnen Längsmuskelfibrillen umgebende Rindenschicht, die an stärkeren Schnitten als eine homogene Substanz erscheint und wenn die Muskelfibrillen nicht genügend fixiert worden oder wenn sie sich färberisch nicht differenzieren, so tritt die ganze Längsmuskelschicht als eine »homogene Membran«, oder wie sich BERGH ausdrückt, als eine Grundsubstanz des Bindegewebes, hervor. Wenn der Autor einmal diese vermeintliche »Intima« acceptiert hat, so mußte er natürlich auch die Deutung der übrigen Komponenten der Längsmuskelschicht auf das Schema »der Bindesubstanz« accommodieren. Das hat er auch getan. Er hat einfach die Längsmuskelfibrillen, die er richtig in seiner Fig. 1 abbildet, als »Falten« der Intima gedeutet, die Muskelkerne mit ihren Sarkoplasmen dagegen als »Bindegewebszellen« ausgelegt. Die letzteren zeichnet er allerdings nicht immer in den Achsen der Muskelfibrillen gestreckt.

Kurzum es gibt keine LEYDIGSche Intima und um so weniger kann eine solche als »verdichtete Bindegewebsmembran« aufgefaßt werden. RAY LANKESTER, PERRIER, VOGT und YUNG haben gewiß mehr und richtiger gesehen, als BERGH mit seiner gepriesenen Methode. BERGH hat sich getäuscht, nicht die erwähnten Autoren<sup>1</sup>. Er geht in seinem Irrtum noch weiter, wenn er die Muskelkerne mit Sarkoplasmen als Bindegewebszellen deutet und diese zwischen unsre Längsmuskelschicht und das Peritonäum verlegt. Dann sagt er noch weiter, daß die inneren Zellen nichts anderes sind, »als die der inneren homogenen Membran anliegenden Kerne. Dieselben sind aber... weiter nichts als Kerne adhärirender Blutkörperchen«. Es ist sonderbar — und ich habe dies schon einmal hervorgehoben, daß die vermeintlichen Blutkörperchen nur dicht der innersten Gefäßschicht anliegen sollten, während man sie in der Blutflüssigkeit selbst nicht findet.

In *Dendrobaena* ist die innere Längsmuskelschicht ziemlich niedrig, namentlich auf den stark dilatierten Abschnitten erscheint sie als ein sehr flacher Saum der Ringmuskelschicht, in welchem die punktförmigen Querschnitte der Muskelfibrillen in der intermusculären Substanz auf die wahre Beschaffenheit der Schicht hinweisen (Fig. 77 *iln*). Viel höher ist die Schicht bei *Lumbrieus rubellus*, wo sie innerhalb des Gefäßes eine zu ungleich hohen, faltenartigen

<sup>1</sup> BERGH sagt nämlich, daß die Angaben der angeführten Forscher, die die inneren Längsmuskeln des Rückengefäßes beschrieben haben, einfach auf Täuschungen beruhen, »indem die Autoren durch die an der Intima zu beobachtende Längsstreifung sich haben irre führen lassen«.

Höckern angeordnet ist und an die Verhältnisse erinnert, die wir bei *Pheretima* gefunden haben. Jeder Höcker stellt den Querschnitt eines Muskelbündels vor, das aus 5—6 ungleich hohen säulchenartigen Fasern besteht. Auf der Höhe jedes Höckers liegt wieder das Sarkoplasma mit Kernen. Die mit E.-H. gefärbten und mit Lichtgrün nachgefärbten Präparate liefern sehr schöne Strukturbilder dieser Querschnitte, an denen schon mit schwachen Vergrößerungen die »kästchenartige« Anordnung der schwarzen Muskelfasern in der grünen Intermuscularsubstanz überzeugend hervortreten. Ich habe 1884 das Lumen des Gefäßes als mit einem Epithel ausgestattet dargestellt; ich habe damals die Präparate meist nur mit Pikrokarmine gefärbt, mit welcher Methode die Querschnitte der Muskelfibrillen sich dunkel färben und scheinbar Kerne in einer blassen Intermuscularsubstanz vortäuschen. Leider habe ich damals nicht starke Vergrößerungen angewandt, und so ist die Schicht als »epithelartig« bezeichnet worden. Bei den modernen optischen Hilfsmitteln und der vervollkommenen technischen Manipulation ist es nicht möglich sich über die Deutung der in Rede stehenden Muskelschicht zu irren. Daher kann ich nicht begreifen, wie BERGH zu seinen sonderbaren Ansichten über die cuticulare Ausstattung der Gefäße gelangen konnte. Ebenso unbegreiflich ist mir, daß diese Auffassung einen Verfechter in ROSA finden konnte.

b) Die sog. Seitenherzen in den Geschlechtssegmenten sind nach demselben Plane wie das Rückengefäß gebaut, was übrigens den älteren Autoren bekannt war und speziell immer hervorgehoben wurde. Der Unterschied besteht nur darin, daß die innere Längsmuskelschicht stärker entwickelt ist. Wenn BERGH sagt, daß hier auch das Bindegewebe mächtiger ist als in dem Rückengefäße, und daß das Peritonäum, d. h. die Chloragogenzellen niedriger sind, so beruht diese Angabe auf einem Irrtum, denn es gibt in den Seitenherzen ebensowenig ein Bindegewebe wie in dem Rückengefäß und die Chloragogendrüsen sind, wenn auch etwas niedriger, so doch mächtig auf der ganzen Peripherie entwickelt (Fig. 78 *chl*).

Die Sarkoplasmen (*spl*) mit Muskelkernen sind ebenfalls auf der Dorsalseite reihenartig angeordnet. In Fig. 78 habe ich einen Querschnitt durch ein Seitenherz von einer *Allolobophora* aus dem Riesengebirge reproduziert. Es ist hier nach der Färbung mit Eisenhämatoxylin namentlich die innere Längsmuskelschicht auffallend (*lm*). Nirgends sieht man das BERGHsche Bindegewebe, die Muskeln bilden tief in das Lumen des Gefäßes hineinragende Lappen, auf deren Scheiteln

ziemlich große mit spärlichem Sarkoplasma umgebene Muskelkerne eingelagert sind. Hier sieht man überzeugend, daß mehrere Muskelfasern zu je einer Zelle gehören. Die Fibrillen selbst weichen von den im Rückengefäße von *Dendrobaena* dargestellten wesentlich ab, da sie nicht einfache, im Querschnitte runde Fasern vorstellen, sondern den in der Leibesmuskulatur seit lange bekannten Längsmuskelfasern bezüglich der Struktur entsprechen.

---

An dieser Stelle muß ich einige Erfahrungen über die Blutflüssigkeit der Lumbriciden anknüpfen. Dieselbe erscheint auf den gut fixierten und gefärbten Schnitten als eine ziemlich gleichmäßig verteilte, selten einseitig coagulierte, der Blutkörperchen meist entbehrende Substanz. So habe ich in den meisten Arten auch der niederen Familien gefunden. In den Querschnitten der letztbesprochenen *Allolobophora*-Art aus dem Riesengebirge erscheint dagegen die Blutflüssigkeit in der Gestalt von kleinen im Längsdurchmesser  $2\ \mu$  messenden Körperchen von intensiv roter Färbung. Diese Körperchen erinnern im großen ganzen an die kernlosen Blutzellen der Wirbeltiere, nur sind sie natürlich von unbedeutender Größe. Man sieht sie in der Abbildung (Fig. 78 *bl*) im Zentrum des Seitenherzens konzentriert, in gleicher Weise, wie sich auch die Blutzellen der Wirbeltiere in den Gefäßen coagulieren. Nach dem Aussehen der Körperchen scheint mir ziemlich sicher, daß das Hämoglobin in ihnen konzentriert ist. Leider verfüge ich nur über eine Serie der genannten *Allolobophora*, die überdies nicht geschlechtsreif war, so daß deren nähere Bestimmung unmöglich ist. Die lebenden Exemplare würden sich sehr günstig für die Ermittlung der Hämoglobinfrage eignen. Sonst habe ich aber die beschriebenen Blutkügelchen auch bei den Enchyträiden sichergestellt.

---

c) Das Bauchgefäß bietet gewisse Schwierigkeiten bei der Untersuchung seines histologischen Baues, namentlich, wenn man die Querschnitte der ein wenig kontrahierten Körperregionen untersucht. Es erscheinen hier die Gefäßwandungen ziemlich dick und es ist nicht so leicht die Selbständigkeit der Zellen der einzelnen Schichten zu erkennen. So erscheinen die Querschnitte des Subintestinalgefäßes namentlich in den mittleren und hinteren Körpersegmenten stark kontrahiert. Auf solchen Querschnitten könnte man leicht zu der falschen Ansicht verleitet werden, daß wirklich ein Bindegewebe in den Wandungen vorhanden ist, welches auch tatsächlich BERGH beschreibt. Nach diesem Verfasser »liegt innerhalb der Peritonealzellen

ein Bindegewebe, welches aus zahlreichen Zellen besteht, deren Kerne wenigstens nach Färbung dunkel hervortreten«.

Wenn man aber die Quer- und Längsschnitte der stark gestreckten Vordersegmente und gut fixierte Mittelsegmente untersucht, so überzeugt man sich, daß auch in dem Subintestinalgefäße kein Bindegewebe existiert, und die Wandungen des genannten Gefäßes aus nachfolgenden Schichten bestehen: 1) die Peritonealschicht, 2) Längsmuskelfasern, 3) Quermuskulatur, 4) Vasotheilschicht. Dasselbe, wie bei *Pheretima*.

Die äußere Peritonealschicht erscheint auf gestreckten Gefäßabschnitten als eine aus niedrigen, fast platten körnigen Zellen bestehend, deren runde Kerne nach außen vorspringen. Auf kontrahierten Abschnitten ist die Peritonealschicht ziemlich hoch, niemals erscheint sie aber in der Gestalt der Chloragogenzellen. Unter dieser Schicht folgen nun die Längsmuskeln, die oben auch schief verlaufen, oder sich kreuzen können (Fig. 80 *lm*), auch findet man nicht selten, namentlich in der Region der Dissepimente, daß sie ein lokales Muskelgeflecht bilden. Es sind breite, bandartige Gebilde, die aus feinen Fibrillen bestehen, aber, wie man sich sowohl an Quer- wie Längsschnitten leicht überzeugen kann, keine geschlossene Schicht auf der Peripherie bilden, sondern in bedeutenden Abständen voneinander entfernt sind, auch da, wo sie parallel nebeneinander ziehen. Die Kerne dieser Längsmuskeln findet man ziemlich selten auf der äußeren Fläche, also zwischen dem Peritonäum und den Muskelfasern selbst. Sie sind groß, in der Längsachse der Faser ausgezogen und in einem feinkörnigen, oder besser alveolären Sarkoplasma eingelagert. Dasselbe wie bei *Pheretima*.

Es ist merkwürdig, daß BERGH dieser Längsmuskulatur keine Erwähnung tut. Dagegen behandelt er sehr ausführlich die nachfolgende Schicht, welche ich allerdings anders deute als BERGH. Ich meine die Quermuskelschicht des Bauchgefäßes, welche in verschiedenen Segmenten in der Anordnung ihrer Komponenten sehr mannigfaltig, namentlich auf den mit Eisenhämatoxylin gefärbten Präparaten hervortreten. In den hinteren Segmenten verlaufen die Muskelfibrillen meist zirkulär (Fig. 80, 81), in andern Regionen, so in den Geschlechts- und mittleren Segmenten bilden sie ein schwer zu verfolgendes Geflecht, indem die einzelnen, zirkulär verlaufenden Fasern Seitenzweige abgeben, die wieder mit den andern Ästen sich kreuzen können. Nicht selten kommen solche Bilder vor, wo von einem Punkte mehrere Fasern ausstrahlen und rings um das Gefäß

hinziehen. Die Struktur der Muskelfasern ist dieselbe wie die der Längsmuskelfasern des Rückengefäßes. Auf den ausgestreckten Gefäßpartien sind die Fibrillen fast in gleichen Abständen nebeneinander angeordnet, so daß es unmöglich ist, die Grenzen der Fasern selbst zu bestimmen. In Fig. 80 ist ein solches Gefäßstück von der Oberfläche dargestellt und in Fig. 81 folgt der nächstfolgende Schnitt. Man sieht, daß die zirkulär verlaufenden Fibrillen aus feinen Pünktchen bestehen und voneinander durch eine sich nicht färbende Substanz getrennt sind. Die Pünktchen stellen die Alveolen der kontraktilen Substanz vor, die nicht selten zu einer kontinuierlichen Linie verschmelzen und als intensiv gefärbte, schwarze Fibrillen erscheinen. In den mit Eosin nachgefärbten Präparaten differenziert sich dagegen die interfibrilläre Substanz als zu jeder Fibrille gehörende Rindensubstanz, so daß jede Fibrille aus einer äußeren rot gefärbten Rinde und dem inneren axialen schwarz gefärbten Faden der kontraktilen Substanz besteht (Fig. 82). Die Übereinstimmung zwischen der Struktur der Längsmuskelfasern des Rückengefäßes und den Querfasern des Bauchgefäßes ist gewiß überraschend. Auf den kontrahierten Gefäßen ist die Struktur der Fasern schwieriger zu erkennen. Die Fibrillen sind stark aneinander gedrängt und man nimmt auf den Präparaten nur eine feine Querstreifung wahr, die auch an solche Bilder des spiraligen Faserverlaufs erinnert, wie BERGH für die Quermuskelfasern des Rückengefäßes erwähnt. Die Kerne der Quermuskulatur sind groß, kuglig und in einem feinkörnigen nach außen vorspringenden Sarkoplasma eingelagert. Eine größere Anzahl von Fibrillen gehört zu einem Muskelkern, wie man gut aus Fig. 80 *rm* ersehen kann.

Die Quermuskelschicht des Bauchgefäßes ist von den früheren Verfassern nicht als solche erkannt worden. LEYDIG bezeichnet sie als eine Faltenbildung der »Intima«. BERGH beschreibt die Muskelfasern als »faserige oder bandartige Gebilde« und bildet sie von einem gewissen »*L. turgidus*« ab. Da er sagt, daß seine Reproduktion »ein Kombinationsbild« ist, so versteht man die Unterschiede, welche sich zwischen meinen nach Schnitten reproduzierten Abbildungen und seiner Fig. 12 ergeben. Das ist doch ein reines und gewiß falsches Schema, das mit der Wirklichkeit nichts zu tun hat. BERGH spricht sich nicht weiter von der histologischen Dignität der besprochenen Fasern aus, er nennt sie »bandartige Gebilde«, die sich bei Anwendung der VAN GIESON-HENSENSCHEN Methode ganz hellrosa färben, »sind also wohl nicht protoplasmatischer Natur«.

Ich muß hier bezüglich der angewandten Methode an das erinnern, was ich bei dem Rückengefäß angegeben habe. Hätte BERGH auch andre Methoden, z. B. nur das gewöhnliche Pikrokarmine angewandt, und bessere Schnittserien hergestellt, so müßte er seine »bandartigen Gebilde« anders und bestimmter deuten.

Wenn BERGH weiter sagt, daß auch im Bauchgefäße »die Protoplasmakörper der Bindegewebszellen mit größter Deutlichkeit und Schärfe« hervortreten, so begeht er auch hier denselben Irrtum wie beim Rückengefäß. Es befindet sich in den Wandungen des Bauchgefäßes kein Bindegewebe, die innerste Schicht bildet auch keine bindegewebige Grenzmembran oder die »LEYDIGSche Intima«, sondern die vermutlichen Bindegewebszellen legen sich eng auf die Schicht der Quermuskelfasern an und stellen die spindelförmigen Zellen vor, die wir schon bei den niederen Familien in allen Gefäßen gefunden haben und die als Vasothele bezeichnet werden. Es ist dieselbe intravasale Ausstattung, wie wir sonst bei *Pheretima* näher dargestellt haben.

Daß die VAN GIESON-HENSENSCHE Methode nicht für die Unterscheidung der histologischen Beschaffenheit der Cuticula und Muskulatur entscheidend ist, habe ich bereits erwähnt. Nun ist auch HESCHELER<sup>1</sup>, der das Bauchgefäß von einigen Lumbriciden mit derselben Methode nachgeprüft hat, zu andern Resultaten gelangt, als BERGH, indem er sichergestellt hat, daß sich die von dem letztgenannten Verfasser als »bandartige Elemente« bezeichneten Gebilde »intensiv gelb« gefärbt haben. Somit deutet sie HESCHELER als Quermuskeln des Bauchgefäßes. Diese Angabe ist gewiß einzig und allein richtig. Dagegen sagt HESCHELER weiter, daß noch eine »stark rot gefärbte Intima des Bauchgefäßes« als besondere Schicht vorhanden ist, die er als »Bindegewebe«, in dem sich »in einigen Fällen zugehörige Kerne auffinden ließen«, bezeichnet. Diese Darstellung verträgt sich nicht mit meinen Erfahrungen. Das vermeintliche Bindegewebe ist wohl die stark entwickelte Intermuscularsubstanz, in welcher aber keine Kerne vorhanden sind. Auf dieser Substanz liegen nun die in regelmäßigen Reihen angeordneten Vasothelezellen, deren Kerne nach innen vorspringen. Histologisch unterscheiden sich diese Zellen von den Peritonealzellen, sind auf den Quer- und Längsschnitten zahlreich vorhanden (wie namentlich bei *Pheretima*), während HESCHELER sie nur in einigen Fällen gefunden hat. HESCHELER schließt seine Darstellung folgendermaßen ab: »Es besteht somit kaum ein Zweifel, daß das Bauchgefäß der Lumbriciden einen ähnlichen Bau zeigt, wie ihr Rückengefäß, insbesondere, daß auch am Bauchgefäß zwischen peritonealer Umhüllung und Intima eine Schicht von Ringmuskelfasern vorkommt.« Nur von der unter dem Peritoneum verlaufenden Längs- oder Schrägmuskulatur erwähnt HESCHELER nichts.

d) Seitengefäße. Von diesen Gefäßen haben wir schon die sog. Seitenherzen in den Geschlechtssegmenten besprochen und her-

<sup>1</sup> KARL HESCHELER, bei LANG l. c. S. 249—250.

vorgehoben, daß sie bezüglich des histologischen Baues mit dem Rückengefäß übereinstimmen. In den Körpersegmenten, welche hinter der Region des Muskelmagens folgen, finden sich nun bekanntlich je drei paar Seitengefäße, von denen die zwei vorderen mit dem Darmsinus in Verbindung stehen und daher als intestinale Gefäße bezeichnet werden. Das hintere, dicht vor dem Dissepimente des betreffenden Segmentes in das Rückengefäß einmündende Gefäß verbindet sich mit dem subneuralen Gefäß und wird daher als »periviscerales« Gefäß<sup>1</sup> genannt. Bezüglich des histologischen Baues unterscheiden sich die intestinalen Gefäße von den perivisceralen ziemlich bedeutend.

1) Die intestinalen Äste sind auf dem ganzen Verlaufe mit Chloragogenzellen besetzt. Sie münden mittels je eines verengten, mehr oder weniger langen Abschnittes in das Rückengefäß, während sie in der Richtung gegen die Darmwandung bedeutend anschwellen, bis sie wieder mit dem sich allmählich verengenden Teile mit den Darmblutsinus kommunizieren (Fig. 75). Auf dem verengten, sphincterartigen Abschnitte sieht man unter den Chloragogendrüsen eine Ringmuskelschicht als Fortsetzung derselben Lage des Rückengefäßes. Die Muskeln sind von derselben Struktur, wie auf dem Rückengefäß, auch die Sarkoplasmen und Kerne stimmen überein. Die innere Längsmuskelschicht des Rückengefäßes ist in dem besprochenen Abschnitte des Intestinalastes zu Klappen umgewandelt, über welche wir weiter unten Genaueres mitzuteilen hoffen.

Der angeschwollene Teil des Intestinalgefäßes bietet manches Interessante. Die Ringmuskelschicht hört plötzlich auf und ist hier mit einer Längsfaserschicht ersetzt, die nur aus sehr feinen Fibrillen besteht. Weiter gegen die Darmwandungen verlaufen die Fibrillen fast parallel nebeneinander, bis sie schließlich konvergierend mit den Ringmuskelfasern des Darmes verschmelzen (Fig. 75 *lm*). Die zu diesen Fibrillen gehörigen Kerne sind ziemlich spärlich, liegen in je einem vorgewölbten Sarkoplasma auf der Oberfläche der Gefäßwandung und sind leicht von den nebenliegenden Chloragogenzellen zu unterscheiden. Es müssen daher mehrere Fibrillen zu einer solchen Muskelzelle gehören. Gut geführte und früher gut tingierte Querschnitte durch solche Intestinalgefäße (Fig. 83) zeigen eine scharfe Kontur der Gefäßmembran, an deren Oberfläche feine, punktförmige

<sup>1</sup> Andre Bezeichnungen sind bei ROSA (l. c.) angeführt (commissural vessels BENHAM, dorso-parietal ROSA usw.).

Querschnitte der Fibrillen hervortreten (*mf*). Der Muskelkern liegt seitlich (*spl*). Wenn wir nun innerhalb des Gefäßes noch besondere, den Wandungen eng anliegende und in das Lumen vorspringende Zellen (*wz*) sehen, so müssen wir dieselben wieder mit den intravasalen Zellen des Darmblutsinus vergleichen. Tatsächlich unterscheiden sie sich von diesen Elementen in keiner Weise. Die Intestinaläste stellen also einfache Fortsetzungen des Darmsinus vor.

BERGH spricht von »nichtkontraktilen Seitenästen des Rückengefäßes«. Ob er darin die Intestinalgefäße meint, weiß ich nicht, aber daß die Intestinalgefäße gewiß kontraktile sind, beweist ihre muskulöse Umhüllung, namentlich der in das Rückengefäß ausmündende Abschnitt.

2) Die perivisceralen Gefäße<sup>1</sup> haben nun dieselbe Struktur, wie das subneurale Gefäß, mit dem sie anastomosieren. Auch die Nephridialgefäße wiederholen dieselbe Struktur. Die letzteren werden unrichtigerweise als »Capillaren« bezeichnet, mit welcher Bezeichnung ich nicht übereinstimmen kann, da die eigentlichen feinsten Verzweigungen der Perivisceralschlingen z. B. im Bauchstrange als Capillaren gedeutet werden müssen und zwar sowohl wegen der Dimensionen als durch ihre Struktur.

Die Einmündung des Perivisceralgefäßes in das Rückengefäß zeichnet sich ebenfalls durch einen mit Ringmuskeln belegten, sphincterartigen Abschnitt aus, der aber viel kürzer ist als bei den Intestinalgefäßen. Auch hier ist ein Paar Klappen vorhanden. Nur dieser Einmündungsabschnitt ist mit Chloragogenröhren besetzt (Fig. 84), der weitere angeschwollene, längs des Magendarmes verlaufende Teil ist ganz nackt, ebenso wie das Subneurale Gefäß, mit welchem das Gefäß durch einen verengten Endabschnitt hinter dem Dissepimente des nachfolgenden Segments kommuniziert.

Wir wollen die Struktur sämtlicher oben genannter Gefäße an dem Subneurale Gefäß eingehender betrachten. Das Gefäß hat auf den Präparaten nicht überall die gleiche Dicke; in gewissen Stellen ist es angeschwollen, dann verengt es sich allmählich, kurzum, es ist kontraktile. Die Kontraktion wird nur durch die Muskelfibrillen

<sup>1</sup> Die perivisceralen Gefäße münden, wie bekannt, vor dem Dissepiment in das Rückengefäß; ventralwärts nehmen sie aber Ursprung aus den Seitenästen, die hinter dem Dissepiment des nachfolgenden Segments, aus dem Subneurale Gefäß entspringen, eine Gefäßschlinge in die Nephridien entsenden, weiter mit einem Ast mit dem Bauchgefäß verbunden sind und auch durch eine Schlinge die Leibeswand des nachfolgenden Segments versorgen.

verursacht, die sehr dicht nebeneinander verlaufen und dem Gefäß auf den mit E.-H. gefärbten Präparaten ein eigentümliches Aussehen verleihen. Wenn ein Vergleich erlaubt ist, so erinnert diese Struktur an den Bau der Insektentracheen. Die Fibrillen verlaufen auf der Oberfläche des Gefäßes bald ringförmig, bald spiralig, dann wieder schief; es kreuzen sich einzelne Fibrillen oder erscheinen nur als abgetrennte zwickelförmige Stücke der einheitlichen Fibrillen (vgl. Fig. 85 *rm*).

Daß es Muskelfibrillen sind, beweisen zunächst die verschiedenen kontrahierten Abschnitte des Gefäßes, dann aber die Struktur der Fibrillen, die dieselbe ist, wie in den Ringmuskelfasern des Bauchgefäßes.

Die Verteilung der Kerne zeigt, daß eine größere Anzahl von Fibrillen einer Muskelzelle angehört. Die Grenzen der Zellen sind allerdings nicht nachweisbar, man findet aber in den meisten Präparaten die Kerne mit Sarkoplasmen in bestimmten Abständen voneinander entfernt, und meist je zwei auf beiden Seiten des Gefäßes gestellt. In andern Abschnitten sind die Kerne einseitig gelagert, hier aber fast epithelartig angeordnet (*spl*).

Im Lumen dieser Gefäße findet man, wo es sich beobachten läßt, isolierte der Länge nach gestreckte Kerne, die den Vasothezellen angehören, da sie oft den Gefäßwänden dicht anliegen. Die gleiche Struktur zeigen auch die Nephridiengefäße (Fig. 86, 87), wo die Kerne mehr in die Länge gestreckt sind (*spl*). Es sind einfach durchbohrte Zellen, aus deren Plasma sich zahlreiche Ringmuskelfasern differenziert haben. Somit können wir diese Gefäße mit den kontraktile Seitengefäßschlingen der Tubificiden vergleichen, wo die Selbständigkeit der Zellen sowohl durch die Kerne als auch durch die äußeren Einschnürungen sich kundgibt.

Die Capillaren sind feine mit dünnen, aus homogener Membran bestehende Gefäßchen, an deren Oberfläche längliche Kerne in weiten Abständen sich befinden. Es sind einfach hohle Zellen.

Die Klappen. Die topographische Verteilung der in der neuesten Zeit zu wiederholten Malen besprochenen Klappen in den Herzkammern der Lumbriciden hat neuerdings ROSA<sup>1</sup> geliefert und bei *Alloobophora transpadana* beschrieben. Er unterscheidet a) paarige Klappen, b) einfache oder unpaarige Klappen und c) kreisförmige

<sup>1</sup> DAN. ROSA, Le valvole nei vasi dei lombrichi. Archivio zoologico. Vol. I. 1903.

Klappen. Nach meinen Erfahrungen bei *Dendrobaena* sind überall nur paarige Klappen vorhanden, deren Elemente aber auf den Wandungen des Gefäßes jederseits halbkreisförmig angeordnet sind, so daß sie am Querschnitte einen Kreis bilden. Es gibt bei Lumbriciden wahrscheinlich keine einfachen Klappen. Auf den horizontalen Schnitten durch das Rückengefäß, nach welchen ROSA wahrscheinlich sein Schema konstruiert hat, scheint es zwar, daß die Klappen der Intestinalgefäße unpaarig in das Rückengefäß hineinragen, aber auf den Querschnitten erscheint die Klappe aus zwei Hälften, nämlich aus der oberen und unteren Hälfte zusammengesetzt, die das Lumen der sphincterartigen Einmündung des Intestinalgefäßes auskleiden (Fig. 89 *kl*).

Diese Anordnung der Klappen ist bei *Dendrobaena* regelmäßig. Indessen findet man einige bisher unbekannte Einzelheiten, die wohl mit der Mechanik des Kreislaufes in naher Beziehung stehen. In den Seitenherzen ragen die Klappen nicht in das Rückengefäß hinein, sondern sind die Klappenzellen nur gegen das Lumen der genannten Gefäße gerichtet (Fig. 88 *kl*).

In den Intestinalgefäßen ist nun eine merkwürdige Anordnung der Zellen, indem sie nicht nur in das Rückengefäß, sondern auch in das weite Lumen des Intestinalgefäßes hineinragen. Eine solche kompliziertere Klappe hat die Gestalt einer Garbe (Fig. 89, 90 *kl*). Schließlich muß ich noch bemerken, daß auch in dem Bauchgefäß die Klappen vorhanden sind, was ebenfalls für die Kontraktionsfähigkeit dieses Hauptgefäßes spricht. Die Klappen befinden sich in einem der Geschlechtssegmente, doch habe ich sie nicht näher untersucht. Nach dem aber, was ich gesehen habe, muß das Gebilde viel komplizierter gebaut sein als die Klappen des Rückengefäßes und dessen Seitenäste.

Die Klappen von *Dendrobaena* eignen sich am günstigsten zur Untersuchung deren Strukturen, da sie aus verhältnismäßig wenigen Zellen bestehen. Namentlich bei jugendlichen Exemplaren trifft man Klappen, die nicht selten nur aus 4—6 Zellen bestehen. Außerdem sind diese Zellen ziemlich groß, jedenfalls viel größer als bei *Pheretima* und ihre Kern- und Plasmastrukturen treten mit überzeugender Deutlichkeit hervor. Die Klappen des Rückengefäßes sind nicht so günstig wie die der Seitenäste, da dort die Zellen sehr dicht angehäuft sind und ein wenig dadurch modifiziert, daß einzelne Zellen die Oberfläche der eigentlichen Klappenzellen endothelartig überziehen, niemals aber habe ich solche Bilder gesehen, wie BERGH abbildet, die

Rückengefäßklappen entsprechen eher den Konfigurationen, die von ROSA dargestellt wurden (l. c. Fig. 2); derselbe zeichnet auch die äußere Bedeckung der eigentlichen Klappenzellen. Wenn ich aber die Klappen anderer Arten mit den von *Dendrobaena* vergleiche, so begreife ich, daß ihre histologische Struktur und daher die morphologische Bedeutung nicht erkannt werden konnte. Von BERGH und ROSA sind Arten gewählt worden, bei welchen die Klappen aus einer großen Anzahl der dicht gedrängten und schmalen Zellen bestehen, deren Ausläufer keinesfalls die muskulöse Struktur erkennen lassen.

Die Klappen der Intestinalgefäße erscheinen auf Horizontalschnitten als fächerartige Bündel von Zellen, die in das Lumen des Rückengefäßes hineinragen, und mit den Wandungen des Intestinalgefäßes durch ziemlich lange Stiele zusammenhängen. Diese Fortsätze inserieren sich auf der inneren Fläche der Ringmuskelschicht des verengten Abschnittes des genannten Gefäßes. Andererseits ragen gleiche Zellelemente auch in den angeschwollenen Teil des Intestinalgefäßes hinein, senden ihre stiel förmigen Fortsätze in den sphincterartigen Abschnitt, so daß das ganze Gebilde wie gesagt die Gestalt einer Garbe annimmt.

Der angeschwollene Teil jeder Zelle ist fein konturiert, manchmal scheinbar nackt, ebenso wie die Sarkoplasmen der endocardialen Längsmuskelzellen des Rückengefäßes. Deshalb sind die Klappenzellen nicht selten als »nackt« bezeichnet worden. Das Cytoplasma ist ebenfalls sehr klar, feinkörnig, einen elliptischen, chromatinreichen und mit einem Kernkörperchen versehenen Kern enthaltend. Auf den Karminpräparaten sieht man, daß das Cytoplasma in einen einfachen, fadenförmigen Fortsatz verläuft, Näheres aber läßt sich nicht ermitteln. Benutzt man aber die E.-H.-Färbungsmethode, so treten uns ganz überraschende Strukturen hervor. Es gelingt allerdings nicht immer dieselben mit voller Klarheit hervorzurufen, aber in den meisten Fällen differenzieren sich bald alle Zellen einer Klappe, bald nur einzelne Elemente sehr günstig, so daß man die morphologische Bedeutung der Klappenzellen ohne größere Schwierigkeiten abschätzen kann. Mit der genannten Methode erscheint nämlich jeder Zellfortsatz aus zwei Substanzen bestehend, einer äußeren, sich nicht mit E.-H. färbenden (sie färbt sich aber mit Eosin oder Lichtgrün), und der inneren, die mit E.-H. als ein schwarzer axialer Faden von der Kernbasis bis auf das äußerste Ende des Zellfortsatzes hinzieht (Fig. 91 *mf*). Zuweilen erscheint der ganze axiale Faden aus feinen

Pünktchen zusammengesetzt, wie wir die Muskelfibrillen der Quermuskulatur der Gefäße gefunden haben.

Ich habe nun nach diesen Erfahrungen auch keinen Grund zu bezweifeln, daß die Klappen aus wirklichen Muskelzellen bestehen, daß sie also eigentlich spezielle Muskelbündel vorstellen. Ihre Gestalt ist allerdings eigentümlich; das Sarkoplasma mit dem Kern ist polar gelagert, das Distalende ist verbreitert und setzt sich an der Ringmuskelschicht an. Wir haben solche Muskelzellen bereits bei *Fridericia hegemon* in den Herzanschwellungen erkannt, wo sie allerdings nicht zu Bündeln zusammengestellt, sondern isoliert auf den Gefäßwänden mit ihren Fortsätzen befestigt erscheinen.

Die Klappen in den Gefäßen der Lumbriciden sind also als modifizierte Längsmuskelzellen zu deuten. Gegen diese Deutung läßt sich, wie ich hoffe, nichts einwenden; auch diejenigen, die eine cuticulare Ausstattung der Gefäße annehmen, werden in der Voraussetzung, daß sie die Nichtexistenz der vermeintlichen Cuticula anerkennen, die Umbildung der Myoblasten zu Klappenzellen nicht bestreiten können. Sonst ist die Bildung der Klappenelemente aus den Myoblasten in gewissen Fällen leicht nachweisbar. In jungen Exemplaren findet man, daß eine Klappe nur aus wenigen Zellen (4—6) besteht. Aber zwischen diesen befinden sich noch Bildungsstadien neuer Klappenzellen. Sie sind kurz, birnförmig, in dem angeschwollenen Teil liegt der Kern, der entgegengesetzte Pol verengt zu einem kurzen stumpfen Zipfel. Der letztere stellt den sich bildenden Muskelfortsatz vor, welcher ebenso mit der E.-H.-Methode schwarz wird, wie der Kern selbst (Fig. 91 b).

Die morphologische Deutung der Klappen ist von vielen Seiten versucht worden und sind verschiedene Ansichten über ihre Bedeutung ausgesprochen worden, wie namentlich die frühere von BEDDARD, daß die Klappen wucherndes Endothel des Gefäßes vorstellen, und die jüngste von ROSA, nach welcher die Klappen als intravasales Chloragogen ausgelegt wird. Die Gründe für diese Auffassungen können allerdings nicht als plausibel bezeichnet werden.

Bevor ich zu weiteren Betrachtungen über die Histologie des Gefäßsystems übergehe, muß ich mich über eigentümliche Strukturen der Intestinalgefäße von *Dendrobaena* aussprechen, die ich regelmäßig auf den mit E.-H. gefärbten Präparaten gefunden habe. Neben den Längsmuskelfibrillen, die auf der Oberfläche der erwähnten Gefäße verlaufen und mit der Ringmuskulatur des Magendarmes in

Verbindung stehen, bzw. von derselben ausstrahlen, findet man auf den Wandungen proximalwärts eigentümliche Netze unter der Chloragogenschicht, die auf der ganzen Peripherie sich erstrecken und durch ihre schwarze Färbung leicht zu verfolgen sind. Ich veranschauliche sie in Fig. 92 und 93 (*nn*) als bald längs der Gefäßwandung verlaufende, bald Ringe bildende und untereinander anastomosierende Fasern, an denen mir aber Kerne nachzuweisen nicht gelang und ebenso vermochte ich eine Verbindung mit den Muskelfibrillen sicherzustellen. Neben den Intestinalgefäßen von *Dendrobaena* habe ich ähnliche Strukturen auch auf den Hautcapillaren, die mit den Atmungsampullen in Kommunikation stehen, sichergestellt. Über ihre Bedeutung ist schwierig ohne vergleichende Untersuchungen ein Urteil abzugeben. Stellen sie ein Nerven- oder Muskelfibrillengeflecht vor, das ist eine Frage, die späteren Untersuchungen zu beantworten überlassen werden muß.

Zweitens muß ich auf die Kalkkonkretionen hinweisen, die in der Blutflüssigkeit zirkulieren. Diese Körperchen werden meist als zur Verdauung bestimmte Sekrete der sog. Kalkdrüsen gedeutet. Indessen trifft man sie zahlreich im Blute der Seitengefäße, namentlich zwischen den Klappen (Fig. 92, 91 *kk*) angehäuft. Es ist nun auch fraglich, ob die Kalkkörner nur zufällig in die Blutflüssigkeit geraten, oder als ständige Begleiter des Blutinhaltes anzusehen sind. Auch diese Frage muß von den künftigen Untersuchungen entschieden werden.

Zur Literatur. In den vorstehenden Beobachtungen haben wir im allgemeinen auf die vasotheliale Ausstattung der Gefäße das größte Gewicht gelegt, dieselbe von dem Vasotheil des Darmsinus abgeleitet und deren Umbildung zu verschiedenen endovascularen Gebilden, wie Myoblasten, Muskelschichten usw. in einzelnen Gefäßabschnitten auseinandergesetzt. Das »Endothel« der früheren Autoren ist indessen von R. S. BERGH sonderbarerweise in Abrede gestellt worden, da der genannte Verfasser angeblich keine Spur davon gefunden hat. Selbstverständlich konnte seine Deutung nicht allgemein acceptiert werden und fand tatsächlich ihren Gegner in K. CAMILLO SCHNEIDER<sup>1</sup>, welcher mit Recht auf die Existenz eines »Vasothels (Endothel)« in den größeren Gefäßen »Arterien und Venen« von *Eisenia (Allolobophora)* hinweist und zugleich hervorhebt, daß die

<sup>1</sup> KARL CAMILLO SCHNEIDER, Lehrbuch d. vergleich. Histologie der Tiere. Jena 1902.

»Endothelzellen« an den Klappen des Dorsalgefäßes »zu langen, radial gestellten Elementen umgeformt sind«. Damit bin ich natürlich im allgemeinen einverstanden, dagegen bleibt noch die Frage offen, was unter den »Arterien und Venen« gemeint wird, da alle Gefäße, die Capillaren nicht ausgenommen, »Endothelzellen« enthalten. Zweitens bleibt mir nach den Angaben C. SCHNEIDERS unklar, was man in dem propulsatorischen Abschnitte des Rückengefäßes unter dem »Endothel« verstehen soll und überhaupt kann ich mit der nachfolgenden Beschreibung der fraglichen Verhältnisse, wie sie der genannte Verfasser darstellt, nicht übereinstimmen:

»Das Endothel liegt einer Grenzlamelle (Intima) auf, die am kontrahierten Rückengefäß deutlich in hohe längsverlaufende Falten gelegt ist, in deren Furchen man die Endothelzellen wahrnimmt. Sie besteht aus dichter Bindesubstanz die sich mit der VAN GIESON-Färbung rötet und nirgends die Charaktere echt elastischen Gewebes zeigt. Am dorsalen Gefäß erscheint sie als Bildungsprodukt besonderer verästelter Bindegewebszellen (BERGH), die ihr außen, zwischen den Muskelfasern anliegen. An den übrigen Gefäßen ist sie abzuleiten von epithelartig in ihrem Umkreis gelagerten Zellen, die am Bauchgefäß und an allen Arterien kontraktile, an den Venen und Capillaren, nicht kontraktile Natur sind und ganz allgemein als Wandungszellen bezeichnet werden sollen. Die nicht kontraktile Wandungszellen, von BERGH irrtümlicherweise als Endothelzellen aufgefaßt, bilden umfangreiche, der Intima innig aufliegende Platten, mit undeutlicher Sarkstruktur, denen außen helle, nur wenig abgeplattete, meist deutlich vorspringende Kerne innerhalb geringer Sarkreste von mannigfaltiger Form anhaften, die von den Platten nicht gesondert werden können. . . . In den Platten selbst treten zirkulär verlaufende, zu Bändern angeordnete Fibrillen hervor, die sich mit Eisenhämatoxylin schwärzen und durch deren Ausbildung die gebuchtete Zellkontur bedingt erscheint« . . . Somit sind beim Regenwurm alle Gefäße mit Ausnahme der kleinen Venen und der Capillaren kontraktile. Am wichtigsten kontraktilem Gefäß (Rückengefäß) fehlen die Wandungszellen und es kommen dafür typische, glattfaserige (nach BERGH doppelt schräg gestreifte) Muskelfasern vor, denen die Kerne in einem unscheinbaren Zellkörper anliegen. Man findet eine innere Ring- und eine äußere Längsmuskulatur, die beide einschichtig entwickelt sind.

Zu dieser kurzen aber inhaltsreichen Darstellung erlaube ich mir nachfolgendes zu bemerken: Die Grenzlamelle (Intima), die am kontrahierten Rückengefäß deutlich in hohe längsverlaufende Falten gelegt werden soll, stellt eben die innere Längsmuskelschicht vor. SCHNEIDER hat wohl die gehörigen Färbungsmittel nicht angewendet, um die Fibrillen nachweisen zu können. Die zu einzelnen Muskelfasern gehörigen Sarkoplasmen mit Kernen faßt SCHNEIDER irrtümlich als »Endothelzellen« auf, die nicht nur in den Furchen zwischen den Muskelfasern, sondern auch auf ihren nach innen vorspringenden Ausbuchtungen liegen. Daß die Kerne wirklich zu den Längsfasern

gehören, kann man sich leicht an geeigneten, gut präparierten horizontalen Längsschnitten überzeugen (vgl. namentlich *Pheretima*). Es ist mir unbegreiflich, daß auch SCHNEIDER wie früher BERGH seine »Bindesubstanz« des Rückengefäßes von »besonderen verästelten Bindegewebszellen«, die ihr außen zwischen den Muskelfasern anliegen sollen, ableitet. Ich glaube oben bei *Pheretima* und *Dendrobaena* nachgewiesen zu haben, daß solche Bindegewebszellen gar nicht existieren. Die von mir bezeichnete Intermuscularsubstanz besteht aus selbständigen dicht nebeneinanderliegenden Umhüllungsfasern, in denen eben die Längsmuskelfibrillen verlaufen und durch welche die letzteren isoliert werden. Eine solche Intermuscularsubstanz ist auch zwischen den Ringmuskelfasern sowohl des Rücken- als Bauchgefäßes vorhanden, sie ist ein Differenzierungsprodukt der Muskelzellen. Auch das subneurale Gefäß und seine Verästelungen bestehen aus Muskelzellen, von denen jede in mehrere Ringfasern mit den dazugehörigen Umhüllungsprodukten differenziert ist. Auch die Bezeichnung »Wandzellen« ist nicht brauchbar und es ist ratsam, dieselbe durch »Muskelzellen« zu ersetzen. Man sieht doch am klarsten auf den Seitengefäßschlingen der Tubificiden, daß sie nur aus kurzen Zellen mit seitlich liegenden Kernen bestehen; nach der Terminologie SCHNEIDERS würde man den Bau so definieren müssen, daß diese Gefäße aus »Wandzellen« bestehen. Nun haben wir in den letzteren Muskelstrukturen gefunden, die uns wohl einzig und allein berechtigen, die Zellen als »Muskelzellen« zu bezeichnen, deren Cytoplasma sich zu einer gewissen Anzahl der Muskelfibrillen differenziert hat, der Rest bleibt als Sarkoplasma mit dem Kern seitlich liegen. Jede solche Zelle ist hohl.

Wir haben ferner gesehen, daß auch die Hauptabschnitte der Intestinalgefäße aus Muskelzellen bestehen, die aber nicht zirkulär, sondern in der Längsrichtung verlaufen, in derselben Weise, wie wir es in dem Bauchgefäße der Enchyträiden gefunden haben. Schließlich sind die Zellen, aus welchen die feinsten Capillaren bestehen, in die Kategorie der Muskelzellen zu stellen, wenn auch hier keine fibrilläre Struktur nachweisbar ist. Es sind also dem Baue nach alle Gefäße kontraktile, oder besser, alle bestehen aus Muskelzellen.

Daß SCHNEIDER über die eigentlichen Bauverhältnisse der Gefäße noch im unklaren war, beweisen seine weiteren zwei Angaben:

Erstens, daß er die nach unsrer Auffassung sekundäre Ringmuskelschicht des Herzens unter die intravasale Längsmuskelschicht verlegt und

zweitens, daß nach seiner Angabe das Rückengefäß der »Wandungszellen« entbehren soll. Anstatt der letzteren sollen typische glattfaserige Muskeln vorkommen. Der Irrtum ist hier einleuchtend. Die Ringmuskelfasern des Rückengefäßes führen ebensolche »Wandzellen« wie die übrigen Gefäße, ja bei dem genannten Gefäße sind sie am besten zum Studium in Anbetracht ihrer Lage und alveolären Struktur geeignet. Die »Wandzellen« stellen eben nur die Sarkoplasmen der Ringmuskelzellen vor.

Der Unterschied zwischen meiner und SCHNEIDERS Auffassung über den Bau der Gefäße ist daher ein bedeutender.

### Vergleiche mit Hirudineen.

C. SCHNEIDER findet eine Beziehung des »Endothels« zu den Blutzellen, indem er sagt: »es könnte aber eher das Endothel als Bildungsherd von Blutzellen aufgefaßt werden, wofür z. B. auch die Befunde bei den Nemertinen sprechen«. Bei den Annulaten läßt sich dieser Satz nicht anwenden; die Myoblasten des Herzens und die Vasothelezellen in den Gefäßen vermögen sich kaum zu Blutkörperchen umzubilden und wenn eine Beziehung zwischen den in Rede stehenden Elementen besteht, so müssen die Blutkörperchen schon in frühen Entwicklungsstadien aus den ursprünglichen Entodermzellen entstanden sein. Die Blutzellen sind gewiß in äußeren Gestaltsverhältnissen von den endocardialen Myoblasten und deren Sarkoplasmen (»Endothelzellen« SCHNEIDERS) verschieden, wie vorzugsweise die Hirudineen beweisen, bei denen die Blutzellen in großer Menge in der Blutflüssigkeit vorhanden sind. Ich habe zu diesem, so wie zu andern Zwecken *Glossiphonia sexoculata*, *Nephele* und *Xerobdella* untersucht und teile in Kürze einige Resultate dieser Beobachtungen mit, vornehmlich auch in Anbetracht der neueren Angaben über den Bau der Gefäße der Hirudineen.

1) *Glossiphonia sexoculata*. Die äußere Wandung der vorderen Gefäßabschnitte, welche den Herzkammern z. B. der Enchyträiden entsprechen, bestehen aus großen Ringmuskelzellen. Aus der Betrachtung einer Querschnittserie geht hervor, daß das Herz aus zwei symmetrischen Reihen von halbringförmigen Zellen besteht, die in der ventralen und dorsalen Mittellinie miteinander verbunden sind. Ein gut geführter Querschnitt beweist diesen paarigen, bilateralen Bau des Rückengefäßes (Fig. 94 a): eine deutliche Vertiefung in der medialen, dorsalen und ventralen Linie weist auf die paarige Anlage des Rückengefäßes hin. Einzeln kann aber auch nur eine durch-

bohrte Zelle vorkommen. Jede Zelle wiederholt nun den Bau der gewöhnlichen Muskelzellen des Leibesschlauches; auf der Peripherie zieht die kontraktile Rinde herum, innerhalb der Zellen bewahrt das feinkörnige Sarkoplasma einen großen, bläschenförmigen Kern auf. Auch die kontraktile Seitengefäße wiederholen diesen Bau, nur besteht hier die äußere Wandungsschicht aus einer einfachen Reihe von durchbohrten Zellen, deren Kerne hoch über die Gefäßwandung vorspringen (Fig. 94 b). Weder auf der Oberfläche des Rückengefäßes, noch auf den Seitengefäßen habe ich eine »peritoneale« oder eine bindegewebige Bedeckung gefunden, wie sie auch neuerdings angegeben wird. Sonst habe ich dieser Sache nicht eine größere Aufmerksamkeit gewidmet, da es sich mir eben um die innere Ausstattung handelte. Diese existiert nun tatsächlich und konnte leicht zur Ansicht von OKA<sup>1</sup> usw. führen, daß innerhalb des Rückengefäßes der Glossiphonien ein Endothel existiert.

Auf den streng vertikal geführten Schnitten erscheinen die ziemlich weit voneinander gestellten, mit runden Kernen und tief sich z. B. in Hämatoxylin usw. gefärbten Plasma versehenen Zellen dicht den äußeren Muskelzellen anliegend (Fig. 94 a, b, mb), wie wir überall das Vasotheil im Herzen, z. B. von *Mesenchytraeus* gefunden haben. Ich habe meist drei bis vier, aber auch eine größere Anzahl dieser Vasotheilzellen an einem Querschnitte gefunden. Auf den etwas schief geführten Schnitten oder auf den Längsschnitten durch das Rückengefäß und die propulsatorischen Seitengefäße erscheinen nun die Zellen in der Längsachse der Gefäße ausgestreckt, spindelförmig und eben mit den Myoblasten nach diesen Gestaltsverhältnissen übereinstimmend. Sie sind hier, bei *Glossiphonia*, viel größer und genauer zu verfolgen, namentlich nach der Färbung mit Hämatoxylin, als dort bei den Oligochäten.

Kurzum, im Bau der Gefäße stimmen die Glossiphonien mit Oligochäten in bezug auf die äußere Ringmuskelschicht und die innere Myoblastenlage überein. Auch die Klappen von *Glossiphonia complanata*, die allerdings unpaarig auf den Wandungen des Rückengefäßes angebracht sind, stimmen mit den der Lumbriciden überein, es sind klappenförmige Gruppen von ungebildeten Myoblasten, deren proximaler Teil zu faserigen Muskelzügen differenziert ist, während der proximale Teil den angeschwollenen Sarkoplasmateil mit Kern vorstellt.

<sup>1</sup> ASAJIRO OKA, Beiträge z. Anatomie von Clepsine. Diese Zeitschrift LVIII. Bd. 1894.

Aber mit den Blutkörperchen haben weder die Myoblasten noch die Klappenzellen etwas zu tun. Zwar habe ich<sup>1</sup> früher (1884), wie bereits vor mir auch KUPFFER<sup>2</sup> angegeben, daß sich einzelne Zellen von den Klappen loslösen und im Blute flottieren können. Deshalb haben wir die Klappen als Bildungsstätten für die Blutkörperchen gedeutet. Die erwähnte Beobachtung ist gewiß richtig, man kann nicht nur, allerdings ziemlich selten, die Ablösung des Sarkoplasma mit Kern von der Faser und weiter, wie es mit der Blutflüssigkeit fortgeschwemmt wird, beobachten, sondern auch an Schnittserien sicherstellen, daß die Klappen nicht selten nur wenige Sarkoplasmen tragen, während die Fasern dicht bündelartig in größerer Anzahl vorhanden sind. Es ist daher wahrscheinlich, daß bei mechanischer Verletzung, namentlich unter dem Drucke des Deckgläschens, die Sarkoplasmen leicht von den Fasern der Klappen sich loslösen können — was sich direkt beobachten läßt — und dann als Blutkörperchen gedeutet werden.

Indessen die Größe der echten Blutzellen, die man in den hinteren Gefäßabschnitten in großer Menge innerhalb der coagulierten Blutflüssigkeit findet, so wie auch die Gestaltsverhältnisse derselben, unterscheiden die letztgenannten Blutbestandteile sowohl von den Zellen der Klappen als den Myoblasten.

Die bisherigen Angaben über den Bau des Rückengefäßes unterscheiden sich von den in diesen Zeilen mitgeteilten. Zuerst hat JOHANSEN (1890) angegeben, daß die Wandungen des Rückengefäßes aus Ringmuskelfasern bestehen, was allerdings ziemlich unbestimmt lautet. Die ausführlichste Beschreibung der uns interessierenden Verhältnisse rührt erst aus der jüngsten Zeit von EMILY ARNESEN<sup>3</sup> her, die unter der Leitung LANGS eine eingehende Darstellung der fraglichen Verhältnisse bei den Rhynchobdelliden veröffentlicht hat. Nach ARNESEN besteht die Wandung der Gefäße aus »einer inneren, muskulösen und einer mittleren, bindegewebigen Schicht, welche nach außen von Cölomepithel (cellules acides, KOWALEVSKY) bekleidet ist«. Meiner Ansicht nach ist diese letztere Schicht nebensächlich und es kommt offenbar nur auf die betreffen-

<sup>1</sup> F. VEJDOVSKÝ, System u. Morphologie d. Oligochäten. Prag 1884.

<sup>2</sup> C. KUPFFER, Blutbereitende Organe bei den Rüsselegeln. Diese Zeitschrift. XIV. Bd. 1864.

<sup>3</sup> EMILY ARNESEN, Über den feineren Bau der Blutgefäße der Rhynchobdelliden mit besonderer Berücksichtigung des Rückengefäßes und der Klappen. Jen. Zeitschr. für Naturwiss. XXXVIII. Bd. 1904.

den Stellen an, wo sie mehr oder weniger deutlich zum Vorschein kommt. An meinen Präparaten läßt sie sich nicht direkt nachweisen.

Die Muskelzellen werden von ARNESEN in übereinstimmender Weise dargestellt, wie ich oben angegeben habe. Verfasserin weist mit Recht die alten Angaben von LEYDIG und LEUCKART als irrig zurück. Sonderbarerweise leugnet aber ARNESEN die innere Myoblastenauskleidung, die doch richtig schon von OKA und GRAF gesehen und als inneres Epithel gedeutet wurde. ARNESEN gibt an, daß sie nicht imstande war, das Epithel nachzuweisen. Die kleinen Zellen mit Kernen, »die ein Epithelium vortäuschen könnten«, werden von der Verfasserin als an die Wand dicht angeschwemmte Blutkörperchen bezeichnet. Aber der Vergleich der letzteren mit den intravasalen Myoblasten muß den Beobachter von dem großen Unterschied beider Gebilde belehren. Sonst werden wir uns über die Gestaltsverhältnisse der Blutkörperchen erst bei *Nepheleis*, wo dieselben mit den von *Glossiphonia* übereinstimmen, ausführlicher aussprechen können. Die sorgfältige Beschreibung der Klappen, wie sie ARNESEN liefert, muß ich in allen Punkten bestätigen; was aber von der Entstehung der Klappen angegeben wird, kann ich nicht unterschreiben, da Verfasserin mangels embryologischer Untersuchungen nur Vermutungen über diese Frage ausspricht und den Standpunkt vertritt, daß »die Klappen von außen eingestülpt seien«. Natürlich müssen wir auf unsrer früheren Auffassung der Klappenbildung bestehen. Sonst werden wir auf diese, ebenso wie auf die Frage über den Ursprung der Blutkörperchen noch weiter unten zurückkommen. An dieser Stelle begnügen wir uns mit der Konstatierung der Tatsache, daß die Wandungen der Gefäße, namentlich des Rückengefäßes der Glossiphonien, aus wesentlich derselben inneren Myoblastenschicht und der äußeren Ringmuskelschicht — wie bei niederen Oligochäten — bestehen.

2) *Nepheleis vulgaris*. Die größte Schwierigkeit bei der Beurteilung der Struktur und überhaupt der Morphologie des Gefäßsystems bieten nach der bisherigen Literatur die Gnathobdelliden.

Die Schwierigkeit ist durch die ontogenetischen Untersuchungen BÜRGERS über die Entstehung der Leibeshöhle und des Gefäßsystems von *Nepheleis*, *Aulostoma* und *Hirudo* nicht nur nicht beseitigt, sondern durch die neuerdings von OKA<sup>1</sup> angegebene und von A. LANG

---

<sup>1</sup> ASAJIRO OKA, Über das Blutgefäßsystem der Hirudineen. Vorl. Mitt. Annot. Zool. Japonenses. Vol. IV. S. 2. 1902. Tokyo.

acceptierte Annahme erhöht worden, daß die Lateralgefäße der Gnathobdelliden überhaupt keine Gefäße vorstellen, sondern in Wirklichkeit Cölomröhren sein sollen. »Die Gnathobdelliden besitzen überhaupt gar kein Blutgefäßsystem« (LANG).

Nach meinen schon vor Jahren errungenen Erfahrungen über diese Frage konnte ich mich mit diesen Annahmen nicht zufrieden stellen, da ich in der Beschaffenheit der Lateralgefäße, als bezüglich des Baues mit dem Rückengefäß der Oligochäten übereinstimmende Organe erblickte. Natürlich waren neue Beobachtungen notwendig, die ich auch einigermaßen angestellt habe.

Die seitlichen Gefäße von *Nepheleis* haben denselben Bau, wie das Rückengefäß der Lumbriciden. Durch die Mächtigkeit der Muskelschichten und die Größe der Zellelemente ist die Histologie dieser Gefäße sehr leicht sowohl an Quer- als Längsschnitten zu verfolgen. Innerhalb des Bindegewebes eingelagert, besitzen die Gefäße keine äußere, dem Peritonäum, bzw. Chloragogenschicht entsprechende Außenbekleidung. Die äußerste Schicht besteht nur aus Ringmuskelfasern (Fig. 95 *rm*), die durch ihre Mächtigkeit an Längsschnitten als voluminöse dicht nebeneinander stehende Muskelzylinder hervortreten und sich in ihrem Bau gleich verhalten, wie die Ringmuskeln des Rückengefäßes der Glossiphonien. Die Muskelzellen bestehen aus einer peripheren kontraktilen Rinde, die unterhalb der Zellmembran aus deutlichen radiär gestellten Fibrillen besteht. Das innere aus feinkörniger Substanz bestehende Sarkoplasma (*spl*), das sich in Eisenhämatoxylin nicht färbt, enthält einen großen bläschenförmigen Kern. Unter der Ringmuskelschicht folgen die Längsmuskelfasern (*lm*) ganz derselben histologischen Qualität, wie wir bei den Lumbriciden erkannt haben. Nur treten die Längsmuskelfasern mit viel größerer Deutlichkeit hervor, ebenso wie ihre in das Lumen der Gefäße vorspringenden Sarkoplasmen mit großen, runden Kernen (Fig. 96). Sollte von irgendwelcher Seite von den oben beschriebenen Gestaltsverhältnissen der Längsmuskelschicht der Lumbriciden und *Pheretima* ein Zweifel aufkommen, so verweise ich auf die Längsgefäße von *Nepheleis*, die in derselben Weise mit Chromsublimat durch 24 Stunden fixiert werden müssen. Mit allen Färbungsmitteln treten die Strukturverhältnisse in derselben Weise hervor, wie hier dargestellt wurde. Die Sarkoplasmen und Kerne liegen also dicht den Muskelfasern an und man kann sie überhaupt nicht als Blutkörperchen auffassen, welche letzteren durch ihre Gestaltsverhältnisse ganz verschieden sind.

Bezüglich des Verlaufes der Lateralgefäße stimmt mit *Nepheleis* auch die *Xerobdella* überein. Auch in der histologischen Struktur der äußeren Ringmuskulatur finde ich keine Unterschiede zwischen beiden Gattungen. Aber was die innere Längsmuskelschicht anbelangt, verdient *Xerobdella* eine besondere Besprechung, da hier wieder Röhrenmuskel vorhanden sind, wie in der äußeren Schicht.

In Fig. 98 ist ein Querschnitt durch ein Lateralgefäß von *Xerobdella* aus einem der mittleren Segmente reproduziert: Das Gefäß liegt in einem Bindegewebe und entbehrt daher einer peritonealen Umhüllung. Die äußeren Ringmuskelzellen (*rm*) der Gefäßwandung erscheinen viel deutlicher als bei *Nepheleis*, da die Zellmembran viel dicker und resistenter ist als bei der letztgenannten Gattung. Aus demselben Grunde wird man die Strukturen der inneren Längsmuskelschicht (*lm*) erklären. Die Muskelfasern sind zu Bündeln gruppiert und springen höckerartig in das Gefäßlumen vor. Jede Faser stellt den normalen Zylinder vor. In einem Muskelbündel findet man mehrere Muskelzylinder von einer reichlichen Intermuscularsubstanz umgeben. Sonderbarerweise aber liegen die Muskelkerne nicht innerhalb der Muskelzylinder, sondern ragen auf der Höhe eines Muskelbündels in das Gefäßlumen vor (*spl*). Es hätten daher die großen Muskelzylinder die Bedeutung bloßer Muskelfibrillen. Ich habe dieser Frage viel Aufmerksamkeit gewidmet, niemals aber fand ich die Kerne innerhalb der »Röhren«, wie bei den äußeren Ringmuskelzellen.

Die Strukturverhältnisse der Blutzellen von *Glossiphonia*, *Nepheleis* und *Xerobdella* sind ganz verschieden von den der Muskelzellen. Die Kerne der ersteren sind nämlich beinahe halb so groß, wie die runden Muskelkerne, mit einer reichlichen körnigen Chromatinsubstanz erfüllt und erscheinen daher nicht selten im E.-H. ganz schwarz (vgl. Fig. 95 *bl*, 97 *ph*, *a*, *b*). Die Chromatinsubstanz der Muskelkerne ist dagegen sehr locker verteilt. Das Cytoplasma der Blutzellen erscheint in Schnitten ganz homogen, membranlos, die Gestalt ist ein wenig elliptisch oder unregelmäßig konturiert. Die Blutzellen sind auf Präparaten gleichmäßig in der Blutflüssigkeit verteilt.

Exakte Messungen der Kerne von intravasalen Muskelzellen einerseits und der Blutkörperchen andererseits ergaben nachfolgende Unterschiede:

	Kerne der Muskelzellen	Kerne der Blutzellen
<i>Glossiphonia sexoculata</i>	Elliptisch in der Längsachse $6 \mu$ in der Querachse $5 \mu$	Kugelförmig $4 \mu$ im Durchmesser
<i>Nepheleis</i>	Elliptisch Längsachse $5 \mu$ Querachse $3 \mu$	Kugelförmig $3 \mu$ im Durchmesser ganze Zelle etwa $5-6 \mu$
<i>Xerobdella</i>	Kugelförmig $5 \mu$ Durchmesser	Langgestreckt Längsachse $4 \mu$ Querachse $2 \mu$

Diese Darstellung hat zum Zweck, nur den Nachweis zu erbringen, daß die der Längsmuskulatur der Lateralgefäße zugehörigen Sarkoplasmen mit Kernen nicht mit den Blutzellen identifiziert werden können, wie es von vielen Seiten, namentlich auch bei Lumbriciden, behauptet wurde. Sonst möchte ich, in Anbetracht der oben erwähnten Ansichten von OKA und LANG, einige Bemerkungen über die Morphologie des Gefäßsystems der Gnathobdelliden anknüpfen. Dem Bau nach können die Lateralstämme nichts mit dem Cölom zu tun haben, und ist daher die Frage zu beantworten, wie man diese Gefäße auffassen soll. Meiner Ansicht nach kann man ihre Morphologie nach dem allgemeinen Verhalten zu den Seitengefäßen und ihren dünnwandigen Endverzweigungen bei *Nepheleis* beurteilen. Wir sehen nun, daß aus den Lateralstämmen segmentale Äste entspringen, deren Wandung aus derselben äußeren Ringmuskelschicht besteht, während die innere Ausstattung aus den diskontinuierlich verteilten Myoblasten gebildet ist. Diese Seitenäste entstanden wohl als Ausbuchtungen der Lateralstämme und verästeln sich schließlich zu zahlreichen büschelförmig gruppierten dünnwandigen Kanälen, die sich teils an die Magenwandungen ansetzen, teils mit dem ventralen und dorsalen Blutsinus kommunizieren, bzw. in denselben übergehen.

Der Bau der Endverzweigungen unterscheidet sich nun wesentlich von dem der muskelführenden Gefäße. Ihre äußere Bedeckung stellt das bekannte »botryoidal tissue« dar, das man aber füglich dem Chloragogen gleichstellen kann. Die innere Auskleidung ist ein aus spärlichen nach innen vorspringenden Bindegewebszellen gebildetes Vasotheil, demjenigen entsprechend, das wir in dem Darmsinus der Enchyträiden und von *Pheretima* gefunden haben. Ich glaube auch, daß die Endverzweigungen nur dem Darmsinus der Oligo- und Po-

lychäten entsprechen. Bei den Gnathobdelliden hat sich der Darmblutsinus frühzeitig zu einem System von Kanälen differenziert, als sich gleichzeitig die ursprünglichen Anlagen des Rückengefäßes von seiner Ursprungsstelle entfernt haben. Wir wissen, daß sich das Rückengefäß der Lumbriciden in zwei lateralen Gefäßstämmen anlegt, die durch das weitere Wachstum auf der Rückenseite zu einem einheitlichen Herzen verschmelzen. Bei den Gnathobdelliden entstehen aus dem Darmsinus offenbar auch die seitlichen Gefäßanlagen, wenn wir auch durch die Angaben BÜRGER'S nicht in dieser Weise unterrichtet sind. Ich kann mir aber nicht anders die Entstehung der Lateralstämme vorstellen, als daß sie in dem ursprünglichen Sinus ihren Anfang nehmen, sich aber nicht gegen die Dorsalseite annähern um zum Rückengefäß zu verschmelzen, sondern durch die Bildung der kontraktilen segmentalen Queranastomosen sich von der Ursprungsstelle entfernen, wohl aber mit dem büschelförmig verzweigten Lakunensystem in steter Verbindung bleiben. Die Lateralstämme der Gnathobdelliden entsprechen daher dem Rückengefäß der Oligo- und Polychäten, während es andererseits nicht zur Bildung eines Bauch- und Rückengefäßes kam und die letzteren durch einen echten dorsalen und ventralen Blutsinus ersetzt werden.

Es ist nun interessant, daß bei *Xerobdella* sich ein dorsales Mesenterium, zwischen der Längsmuskelschicht des Leibesschlauches und der Wand des Magendarmes erhält. Es besteht aus zwei vertikalen parallel nebeneinander verlaufenden Lamellen, die aus denselben Längsmuskelfasern bestehen, wie die Längsmuskulatur des Leibesschlauches. An der Basis der Lamellen, die von unten von der Magenwandung begrenzt ist, befindet sich die das Rückengefäß vertretende Blutlakune.

Die künftigen embryologischen Untersuchungen über die Bildung des Gefäßsystems der Gnathobdelliden dürften diese meine Voraussetzung mehr oder weniger wesentlich modifizieren und vervollkommen. Indessen das, was ich über den Bau der Seitenstämme sicher gestellt habe, weist auf die totale Übereinstimmung mit dem Bau des Rückengefäßes der Lumbriciden hin, während das Rückengefäß der Glossiphonien mehr an die Verhältnisse der niederen Oligochätenvertreter, wie z. B. der Enchyträiden, erinnert.

### Ergebnisse und theoretische Betrachtungen.

Die vorstehenden vergleichend-histologischen Untersuchungen über das Gefäßsystem führen zu interessanten Resultaten; sie zeigen vor allem, daß der sog. Darmblutsinus die ursprünglichste Komponente

des Gefäßsystems vorstellt und daß dieser Sinus ein integrierender Bestandteil des Entoderms ist. Bei seinem ersten Auftreten hat das Gefäßsystem mit dem Cölothel nichts zu tun. Die Untersuchungen zeigen weiter, daß das Darmepithel nach außen eine cuticulaartige Basalmembran absondert, zwischen welcher und dem Darmepithel sich die Blutflüssigkeit ansammelt. Doch bleiben einzelne Zellen des Epithels durch lange Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung, namentlich auch die amöboiden Ersatzzellen des Entoderms. In dem Maße nun, wie durch die Assimilationstätigkeit der Darmzellen sich die Blutflüssigkeit vermehrt, erweitert sich der Blutsinus an der Basis des Darmepithels und es lösen sich einzelne amöboide Ersatzzellen aus dem Verbande derselben los und erscheinen dann als selbständige Komponenten der äußeren bindegewebigen Umhüllung (der ursprünglichen Basalmembran). Bei den oligocytären Arten treten diese Zellen in geringer Anzahl auf, während bei den pleistocytären (*Mesenchytraeus*, *Pheretima*) sie ziemlich zahlreich vorhanden sind. Aber auch die gewöhnlichen Entodermzellen können mittels langer Fortsätze mit der Basalmembran in Verbindung stehen. Auf diese Weise liegt der Darmblutsinus im Entoderm selbst und seine äußere bindegewebige, dicht unter der Muskulatur des Darmes sich erstreckende Umhüllung wird als Vasotheil bezeichnet, dessen Zellen mit Kernen höckerartig in das Lumen des Sinus vorspringen und auf diese Weise auf ihren entodermalen Ursprung hinweisen. Das durch eine Delamination des Entoderms entstandene Vasotheil ist daher die ursprünglichste Umhüllung der Blutbahnen.

Aus dem Bisherigen geht soviel hervor, daß der sog. Blutsinus aus dem Entoderm hervorgegangen ist, indem sowohl sein Inhalt, nämlich die hämoglobinhaltige Blutflüssigkeit, wie die äußere Umhüllung, das Vasotheil, vom Darmepithel abzuleiten ist. Da ferner die Hauptblutbahnen, wie das Herz und das Bauchgefäß, einfache Differenzierungen des Blutsinus vorstellen, muß sich in erster Reihe auch das Vasotheil an deren Bildung beteiligen. Die Zellen des Vasotheils vermehren sich kinetisch in diesen Bahnen und bilden auf diese Weise eine innere Ausstattung, wie sie bei den Vertebraten einen »eisernen Bestandteil« des Gefäßsystems bildet und unter dem Namen »Endotheil« bekannt ist. Diese innere Ausstattung verbreitet sich aber auch in die später sich bildenden Seitengefäße, ja sie tritt auch in die Capillaren hinein. Als eine kontinuierliche Bindegewebsmembran findet man das Vasotheil innerhalb des Bauchgefäßes der höheren Typen (*Lumbriciden*, *Megascoleciden*), ferner in den Seiten-

gefäßen der vorderen Segmente bei *Pheretima*, in dem Subneuralgefäß und den Perivisceralgefäßen der Lumbriciden, während in den engen, capillarförmigen Gefäßen die Zellen meist diskontinuierlich verteilt sind und aus diesem Grunde irrtümlich als Blutzellen gedeutet werden.

Die Bildung der Ernährungsflüssigkeit und deren ursprünglicher Umbüllung fällt also dem Entoderm zu. Um die weitere Verteilung des Blutes in der Leibeshöhle sorgt dagegen das äußere Cölothel, welches sich nur in Gestalt der Muskelzellen an das Vasotheil anlegt. Sämtliche Bestandteile des Gefäßsystems sind mit Muskelfasern versehen, und somit müssen alle kontraktile sein, mag man sie auch als nicht kontraktile bezeichnen.

Namentlich zeichnen sich die propulsatorischen Komponenten durch mächtige Ausbildung der Ringmuskulatur aus, während die Wandungen der sog. nichtkontraktilen Gefäße, wie z. B. die Kopfaorta der Enchyträiden, oder die Intestinalgefäße der Lumbriciden, oder der postgenitale Abschnitt des Bauchgefäßes der Enchyträiden nur aus Längsmuskelzellen bestehen.

Die äußeren muskulösen Wandungen der Hauptgefäße, des Herzens und Bauchgefäßes, bestehen aus den selbständig sich differenzierenden Cölothelzellen; die aus Ringmuskelzellen bestehenden Seitengefäße stellen seitliche Ausstülpungen der Muskelzellen der Hauptgefäße vor (natürlich aber sind sie innerlich vom Vasotheil begleitet).

Nach der physiologischen Beschaffenheit der cölothelialen Muskulatur modifiziert sich auch das innere Vasotheil; ist nämlich das Gefäß stark kontraktile, wie namentlich in dem propulsatorischen Abschnitte des Herzens, oder in den sog. Seitenherzen der Lumbriciden usw., muß sich dieser äußeren Einwirkung der Ringmuskulatur auch die innere vasotheliale Ausstattung anpassen. Tatsächlich bilden sich die ursprünglichen Bindegewebszellen des Vasotheils zu spindelförmigen, in der Längsachse des Gefäßes gestreckten Muskelzellen aus, welche Umbildung den physiologischen Bedürfnissen beider Muskelsysteme entspricht, indem die inneren vasothelialen Längsmuskelfasern als Antagonisten der äußeren cölothelialen Ringmuskulatur funktionieren.

Den ganzen Umbildungsprozeß der Vasotheilzellen von den amöboiden bis zu den spindelförmigen und bipolar differenzierten Myoblasten und echten Muskelfasern haben wir im speziellen bei Enchyträiden, Tubificiden, Lumbriculiden und Gnathobdelliden verfolgt und

schließlich sichergestellt, daß die Muskelzellen sich in dem Maße vermehren, daß das ursprünglich aus den diskontinuierlich verteilten Zellen bestehende Vasothel sich zu einer geschlossenen endocardialen Längsmuskelschicht umbildet, welche ihren Kulminationspunkt der Entwicklung einerseits bei *Pheretima* (Oligochäten), anderseits bei Gnathobdelliden (*Nepheleis* und *Xerobdella*) erreicht. Ähnliches dürfte gelten auch für die Gastropoden (*Arion*, *Paludina*) und Vertebraten (*Salamandra*), deren lange spindelförmige Endothelzellen der Struktur nach unsern Myoblasten entsprechen dürften.

Mit der mächtigen Kontraktion des Herzens und Regulierung des Blutkreislaufes hängt offenbar die weitere Modifikation bestimmter Teile des Vasothels zu Herzklappen bei Lumbriciden und Glossiphonien usw. zusammen und nicht weniger wird man auch die Bildung des Vasochores und überhaupt der Bildungen, die man als »Herzkörper« bezeichnet, aus dem Vasothel ableiten müssen, wie wir übrigens im speziellen Teil dieser Arbeit dargestellt haben.

Sonst können wir übersichtlich alle intravasalen Bildungen, die wir im Laufe unsrer Beobachtungen sichergestellt haben, folgendermaßen zusammenstellen: 1) die in der Blutflüssigkeit flottierenden Körperchen der Lumbriciden und Hirudineen; 2) wandständige intravasale Amöbocyten einiger Enchyträiden und von *Aeolosoma*; 3) amöbenartige und sonst verästelte Myoblasten der Enchyträiden, speziell von *Ench. adriaticus*; 4) spindelförmige Wandzellen; 5) uni-, bi- und multipolare und sternförmige Muskelzellen der Enchyträiden; 6) geschlossene innere Muskelschichten der Lumbriciden, Megascoleciden und Gnathobdelliden; 7) zellige Staborgane oder Vasochores von *Mesenchytraeus* und einigen Polychäten; 8) Klappen (aus unipolaren Muskelzellen bestehend) der Lumbriciden, Megascoleciden und Glossiphonien.

Alle diese Komponenten der intravasalen Ausstattung spielen eine wichtige Rolle in den Betrachtungen über den phylogenetischen Ursprung des Gefäßsystems überhaupt und der Annulaten im besonderen. In dem ideenreichen Buche von ARNOLD LANG wird auf diese Bestandteile des Blutgefäßsystems, soweit sie bisher genauer bekannt geworden sind, ein großes Gewicht gelegt, wie es selbstverständlich die Hämocöltheorie des ausgezeichneten Züricher Forschers verlangt. Diese Theorie hat eine neue Epoche in der Lehre vom Ursprung des Gefäßsystems hervorgerufen und die vorliegenden, schon vor Jahren angefangenen aber eben durch das Erscheinen des erwähnten Buches zu einem gewissen Abschlusse gebrachten Unter-

suchungen dürften zu deren weiterer Ausbildung wenn auch in abweichendem Sinne beitragen.

Nach LANGS theoretischen Annahmen haben »die echten Blutgefäße ab origine keine andern Wandungen als 1) die Gonocölwandung«, d. h. unser Peritonäum und eventuell 2) die Epithelwand des Darmes.

Die These muß natürlich nach unsern Untersuchungen fallen. Schon für den Blutsinus ist sie nicht annehmbar, da derselbe als integrierender Teil des Magendarmes nach außen vom entodermalen Vasotheil gegen die »Gonocölwandung« abgegrenzt ist. Zwar gibt auch ED. MEYER<sup>1</sup> im allgemeinen an, »daß die Wände der Blutgefäße bei den typischen Anneliden in der Regel bloß aus dem Peritonealepithel bestehen«. Meiner Ansicht nach legten die Verfasser allzu großes Gewicht auf die Angaben von BERGH, auf deren Unzulänglichkeit wir oben hingewiesen haben und fanden sonst kein einziges Gefäß, dessen Wandung nur aus dem Peritonealepithel bestehen sollte. Die ursprünglichste Umhüllung der Blutbahnen ist das Vasotheil und es kann sich daher das Cöltheil oder das Peritonäum in erster Linie nicht an der Bildung der Gefäße beteiligen. Natürlich aber ist es nur die splanchnische Muscularis, an welche sich das entodermale Vasotheil direkt anlegt, denn die äußeren Wandungen sämtlicher Gefäße bestehen, — wie wir nachgewiesen haben — aus Muskelzellen. Kurzum es gibt keine Gefäße mit einfacher, sei es nichtkontraktiler, oder kontraktiler Peritonealwand. Zwar werden von mancher Seite auch bei Vertebraten Gefäße beschrieben, deren Wand nur aus dem Peritonäum bestehen soll, da hier keine Muskellelemente nachgewiesen werden können. Ähnliche Bilder erhält man indessen auch am stark dilatierten Herzen mancher Annulaten, wie ich z. B. Präparate von *Lumbriculus* usw. besitze. Hier ist die Wandung des Herzens sehr abgeflacht und man kann keine Spur irgendwelcher Muskelfibrillen und selbst der Kerne nachweisen. Und doch findet man an gleich behandelten Exemplaren bei der Kontraktion des Herzens in überzeugendster Weise die Muskelzellen, wie wir z. B. bei *Rhynchelmis* dargestellt haben. Auf gut fixierten Präparaten, die namentlich mit E.-H.-Methode gefärbt sind, findet man die feinen Muskelfibrillen auch in den capillarförmigen Verbindungsgefäßen zwischen dem Blutsinus und Bauchgefäß der Enchyträiden usw. Sonst

<sup>1</sup> ED. MEYER, Studien über den Körperbau der Anneliden. Mitth. Zool. Stat. Neapel. XIV. Bd. 1901.

muß ich hier auf die spezielle Darstellung des Baues einzelner Repräsentanten hinweisen.

Als Konsequenz der Hämocöltheorie LANGS ergibt sich das Postulat, daß in den Gefäßen kein Epithel oder Endothel existieren kann. Der Gefäßmuscularis muß nach innen nur eine homogene Intima LEYDIGS, oder Cuticula BERGHS, oder Basalmembran LANGS anliegen. »Wenn endothelartige Bildungen vorkommen, so handelt es sich nur um ein meist diskontinuierliches Pseudoepithel, dessen Ursprung noch ganz dunkel ist.«

Diese Sätze vertragen sich nicht mit den von uns sichergestellten Tatsachen und deren theoretischer Bedeutung. Wenn der Blutsinus nach außen von einem Vasothel begrenzt ist und dieses Vasothel sich an der Bildung sämtlicher Gefäße beteiligt, so lassen sich auch die erwähnten Thesen mit diesen Tatsachen nicht in Einklang bringen. Sonst ist es einerlei, ob man die intravasalen Bildungen als ein wahres »Epithel« oder »Pseudoepithel« oder »Endothel« bezeichnet, Tatsache ist, daß man diesen intravasalen Bildungen in allen Gefäßen teils als größere Komplexe bildenden zellulären Ausstattungen, teils als vereinzelt Bindegewebszellen begegnet. Wir haben oben die intravasalen Gebilde in allen Modalitäten angeführt. Von dieser ansehnlichen Reihe der genannten Zellbildungen, die in allen Gefäßen in mehr oder weniger modifizierten Gestaltsverhältnissen vorkommen, sind in der bisherigen Literatur nur wenige eingehender untersucht worden. Meist sind nur die »Endothelzellen«, »Herzkörper« und Klappen als intravasale Körper besprochen worden.

Von seinem theoretischen Standpunkte bezeichnet LANG diese Bildungen als aus dem Cölthel »retroperitoneal« entstandene Zellwucherungen und bezeichnet sie als »exotropische Bildungen«. Sie entsprechen den »endotropischen«, d. h. in der Leibeshöhle befindlichen Phagocyten-, Chloragogen- und Lymphoidorganen. Auch die Blutkörperchen sind nach demselben Forscher wahrscheinlich exotropisch sich loslösende Gebilde der cölthelialen Gefäßwände, wie die Lymphzellen »endotropische« Abkömmlinge der Cölomwände sind.

Unsre vergleichend-anatomischen Anhaltspunkte sind nicht imstande diese Ansicht zu unterstützen. Wenn auch von einigen Seiten (P. FAUVEL<sup>1</sup>, DE BOCK<sup>2</sup>, PICTON<sup>3</sup>) angegeben wird, daß im Rücken-

<sup>1</sup> PIERRE FAUVEL, Rech. s. les Ampharétiens, annélides polychètes sédentaires, etc. Bull. scient. de Francé et Belgique. Vol. XXX. 1897.

<sup>2</sup> DE BOCK, l. c.

<sup>3</sup> PICTON, Lion. l. c.

gefäß gewisse Öffnungen existieren, durch welche das Chloragogen der Leibeshöhle in das Gefäßlumen eindringen konnte, so sind diese Angaben sehr unsicher und verdienen kein größeres Vertrauen. Wenn ferner die großen Zellen der Vasochoorde von *Rhynchelmis* mit ähnlichen Körnchen angefüllt sind, wie die Chloragogenzellen auf der Oberfläche des Magendarmes, oder wenn die endocardialen Myoblasten der Fridericien ähnliche Produkte der Assimilation enthalten wie das äußere Chloragogen: so sind dies noch keine Gründe zur Beweisführung, daß die endocardialen Bildungen von außen in die Gefäße eingestülpt würden. Sollte dies der Fall sein, so müßten die Zellen innerhalb der Gefäße ganz anders orientiert sein, als sie in Wirklichkeit sind. A. LANG liefert zur Erklärung dieses vermeintlichen Vorganges ein Schema, welches eben beweist, daß »das intravasale Chloragogen« nicht »exotropisch« entstehen kann. Was schließlich die Körnchen innerhalb der Myoblasten, Vasochoorde und Klappen (*Pheretima*) anbelangt, die tatsächlich identisch sind mit den ähnlichen Produkten in den Chloragogenzellen des Magendarmes, so muß ich bemerken, daß man diesen »Körnchen« nur in erwachsenen Tieren begegnet, während sie bei jungen Exemplaren ganz fehlen. Aus diesem Grunde muß man die meist braunen bis schwarzen »Körnchen« als Produkte der Assimilation ansehen. Diese letztere findet nun statt gewiß in gleicher Weise in der Flüssigkeit der Leibeshöhle oder des Lymphocöls, wie in der Blutflüssigkeit der Gefäßhöhle oder des Hämocöls.

Ich glaube in dem speziellen Teile den Ursprung sämtlicher intravasalen Bildungen, bis auf die Hämocyten, nachgewiesen zu haben. In dieser Beziehung hat auch LANG Recht, wenn er sagt, daß zur Zeit keine Belege für die Annahme existieren, daß die Hämocyten von primären mesenchymatösen Wanderzellen abstammen. Aber ebensowenig vermag man anzunehmen, daß die Blutzellen exotropisch aus dem Peritonealepithel in das Gefäßlumen gelangen könnten. Hierzu fehlen uns überhaupt Beobachtungsbelege und theoretisch läßt sich eine solche Annahme nicht begründen. Die direkte Abstammung der Hämocyten von den intravasalen, fertigen Myoblasten läßt sich auch nicht nachweisen und es ist kaum wahrscheinlich, daß sie auf diese Weise zustande kommen. Unser in dieser Schrift bearbeitetes Beobachtungsmaterial liefert überhaupt keine Anhaltspunkte zur definitiven Entscheidung dieser Frage. Wir könnten nur hypothetisch dafür halten, daß die Hämocyten namentlich der Lumbriciden (wo sie nur spärlich vorkommen) und der Hirudineen, schon

in den frühen Entwicklungsstadien des Hämocöls zum Vorschein kommen, indem sich einzelne Teilungsprodukte der Entodermzellen weiter vermehren und als frei in der Blutflüssigkeit flottierende Hämozyten existieren. Auf diese Weise würden die Hämozyten ebenso aus Entoderm entstehen, wie die übrigen intravasalen Komponenten.

Um mich von der Richtigkeit der früheren Mitteilungen teils über die Anlage des Bauchgefäßes, teils über die Bildung des Herzens zu überzeugen, habe ich von neuem einige Entwicklungsstadien von *Rhynchelmis* untersucht und nachfolgendes sichergestellt. Die früher angegebene Verdickung der Splanchnopleura, aus welcher das Bauchgefäß entstehen soll, besteht tatsächlich aus der peripheren, splanchnischen Umhüllung und dem inneren, entodermalen Inhalt. Die Splanchnopleura bildet nämlich eine ventrale Falte, in welcher auf den Querschnitten je eine bis zwei kleine mesenchymatöse Zellen liegen; in andern Schnitten häufen sie sich in Mehrzahl an, so daß hier eine Verdickung der Splanchnopleura vorgetäuscht wird. Tatsächlich aber können die inneren Zellen nur aus dem Entoderm entstanden sein. Das gleiche gilt von der Bildung der inneren Ausstattung des Herzens, welches bei *Rhynchelmis* ebenfalls wie bei Lumbriciden aus zwei Hälften entsteht. Ich werde mich später ausführlicher von diesen interessanten Vorgängen aussprechen können, derzeit begnüge ich mich mit der Angabe, daß die endocardiale Ausstattung ursprünglich aus isolierten, vom Entoderm abstammenden Mesenchymzellen gebildet wird, die sich dicht der äußeren Splanchnopleura anlegen.

An dieser Stelle handelt es sich mir nur darum, die Auffassung zu unterstützen, daß die Blutkörperchen schon ab origine isolierte entodermale Mesenchymzellen vorstellen können, die sich dann weiter vermehren, während die übrigen Mesenchymzellen zur inneren Ausstattung der Gefäße dienen. Das letztere habe ich bisher sichergestellt, unbekannt sind mir nur die näheren Vorgänge, wie sich die Mesenchymzellen aus dem primären und sekundären Entoderm bilden. Die übrigen Erfahrungen bekräftigen mich aber in der Annahme, daß die amöboiden Mesenchymzellen die ursprünglichsten Elemente vorstellen, aus denen sich die Sinushülle aufbaut, und aus welcher sich die übrigen intravasalen Elemente differenzieren können.

1) Ein Teil der ursprünglichen Amöbocyten erhält sich in ihrer Gestalt und stellen die frei in der Blutflüssigkeit flottierenden Blutkörperchen vor, die spärlich bei den Lumbriciden, viel zahlreicher dagegen bei den Hirudineen vorhanden sind. Es sind Amöbocyten

von sehr geringen Dimensionen, mit homogenem Cytoplasma und kleinen chromatinreichen Kernen. Sie gehören zu den kleinsten Zellen des Annulatenkörpers überhaupt.

2) Die übrigen aus Entoderm entstandenen Amöbocyten legen sich dicht der splanchnischen Muskelschicht an, stellen also fixe Elemente vor, deren Gesamtheit die innere bindegewebige Ausstattung oder das Vasotheil sämtlicher Gefäße bildet. Hierher gehören zunächst die verästelten auf den Wandungen des Rückengefäßes aufgehängten Mesenchymzellen von *Aeolosoma*, die ich schon vor Jahren gefunden und abgebildet habe. Neuerdings konnte ich sie auch bei *Aeol. Headleyi* wiederfinden. Ferner gehören hierher auch die Amöbocyten, die ich in einzelnen Partien des Rückengefäßes von *Ench. adriaticus* gefunden habe und die der inneren Wandung aufsitzen und als sedentäre Blutzellen (LANG) bezeichnet werden können. Von den flottierenden Blutkörperchen der Lumbriciden und Hirudineen unterscheiden sie sich nur durch größere Dimensionen. Schließlich kann man zu dieser Kategorie auch vereinzelt stehende, verästelte, intravasale Zellen rechnen, die in den engen Seitengefäßen gefunden werden.

3) Die amöboid verzweigten, sternförmigen oder in der Längsachse der Gefäße verästelten Zellen im Rückengefäße von *Ench. adriaticus* und in den prägenitalen Segmenten des Bauchgefäßes derselben Art gehören überhaupt zu den merkwürdigsten intravasalen Elementen, indem sie in den cytoplasmatischen Fortsätzen axiale Fibrillen führen, weshalb sie als sternförmige Muskelzellen gedeutet werden. Diese Zellen bilden wohl den Ausgangspunkt zu theoretischen Betrachtungen über die phylogenetische Entstehung der Muskelzellen überhaupt.

4) Uni-, bi- und multipolare wandständige Muskelzellen, deren Sarkoplasmen tief in das Lumen des Rückengefäßes von *Fridericia hegemon* vorspringen und mit zahlreichen körnigen Produkten der Assimilation angefüllt sind. Hierher gehören auch die Muskelzellen der inneren Gefäßausstattung in den hinteren Segmenten des Herzens von *Ench. adriaticus* und *humicultor*, sowie von *Henlea leptodera*.

5) Die weitere Differenzierung findet man in den kleinen spindelförmigen, den Gefäßwandungen sämtlicher Vertreter anliegenden Zellen. Sie sind immer in der Längsachse der Gefäße gestreckt, um bei der Protraktion derselben als lange Fasern zu erscheinen, während sie bei den Kontraktionszuständen, z. B. bei *Rhynchelmis*, die Gestalt der Amöbocyten annehmen. Ihre Kerne springen in das Lumen der

Gefäße vor und überhaupt erinnern sie an jugendliche Myoblasten der epithelialen Muskelfasern. Sonst werden sie, wie ich meine, bei Mollusken, Annulaten und Vertebraten allgemein als Endothelzellen bezeichnet. Es ist aber nicht nur wahrscheinlich, sondern vielmehr gewiß, daß sie bei der Kontraktion der Gefäße als Antagonisten der äußeren Muskellage funktionieren und verdienen daher als intravasale Myoblasten bezeichnet zu werden.

Der weitere Grund für die Auffassung der spindelförmigen Intra-vasalzellen als Myoblasten ergibt sich aus den vergleichend anatomischen Betrachtungen der inneren Ausstattung der Tubificiden und Lumbriculiden. Im Herzen von *Potamothrix* und *Rhynchelmis* haben wir nämlich die weitere Differenzierungsstufe der erwähnten Myoblasten sichergestellt, wo die kontraktile Substanz bereits zu langen Längsmuskelfasern an der Basis der Muskelzellen differenziert erscheint, während der Plasmarest in der Gestalt eines voluminösen Sarkoplasmas in das Lumen des Rückengefäßes vorspringt und ein sozusagen intravasales Epithel vortäuscht.

Wenn man schließlich das Lumen des Rückengefäßes der Lumbriciden und sog. Megascoleciden in den Kreis unsrer vergleichenden Betrachtungen heranzieht, so findet man hier keine endothelartigen Myoblasten, auch nicht die discontinuierlich verteilten Muskelfasern mehr, da die ganze innere Gefäßperipherie mit einer hochdifferenzierten Längsmuskelschicht ausgestattet ist. Es ist die höchste Differenzierungsstufe des ursprünglichen Vasotheils. Es haben sich Längsmuskelfasern nach der Art der somatischen Muskeln entwickelt und eine geschlossene Längsmuskelschicht gebildet, deren Sarkoplasmen mit Kernen in das Lumen der Gefäße vorspringen und von den meisten Verfassern irrtümlich als der nur in der Phantasie existierenden »Cuticula« angeklebte Blutzellen gedeutet wurden.

6) Im Rückengefäß der Enchyträiden haben wir einpolige Muskelzellen erkannt, deren kontraktile Substanz nur in der einen Richtung sich herausgebildet hat, während das Sarkoplasma mit Kern polar differenziert erscheint. Es sind unipolare Muskelzellen. Bei den Lumbriciden, Megascoleciden und Rhynchobdelliden vereinigte sich nun eine Anzahl solcher einpoliger Muskelzellen zu einheitlichen muskulösen Komplexen im Rückengefäß, in den Seitenherzen und in der Mündung der Seitengefäße, die man allgemein als Gefäßklappen bezeichnet.

Ganz eigentümlich erscheint schließlich die Umbildung der ursprünglichen Amöboeyten zu großen, runden oder vielseitigen, stab-

förmig angeordneten Zellen, deren Gesamtheit man als »Herzkörper« oder Vasochoord bezeichnet. Daß sie den gewöhnlichen Vasothezellen ihren Ursprung verdanken, haben wir oben nachzuweisen versucht. Sie sind einmal als Stützorgane der Gefäße zu deuten, wobei die Zellen aber ihre ursprüngliche Funktion beibehalten haben, indem sie doch als phagocytaire Organe dienen, wie die Sarkoplasmen der gewöhnlichen Myoblasten der Fridericien und der Klappenzellen von *Pheretima*.

---

Es ist kaum zu bezweifeln, daß eine nähere Vergleichung der Strukturen des geschilderten Annulaten-Hämocöls mit denen der Mollusken seltene Übereinstimmung darbieten wird. Nicht weniger auch mit den Arthropoden, wenn auch hier kein inneres Vasothe vorhanden wäre, indem die ursprünglichen entodermalen Mesenchymzellen insgesamt zu Blutzellen wurden. Aber der Vergleich des Hämocöls der Vertebraten mit dem der Annulaten, wie wir sie in der vorliegenden Abhandlung darzustellen versuchten, führt zu überraschenden Resultaten. Das Endocard des Vertebratenherzens soll mit einem Endothel ausgestattet sein und dieses Endothel erscheint auch in allen Gefäßen. Nach den bisherigen Annahmen soll sich das Hämocöl der Vertebraten eben nur durch das Vorhandensein dieses Endothels von dem der Wirbellosen unterscheiden. Unsr Darstellung wird hoffentlich jeden Zweifel beseitigen, daß bezüglich der intravasalen Ausstattung der Vertebraten und Annulaten kein Unterschied bestehe. Aber auch bezüglich der Entwicklung wird den künftigen Untersuchungen möglich sein nachzuweisen, daß das Endothel in gleicher Weise vom Entoderm abzuleiten ist, wie bei den Annulaten und es dürfte sich als gleichgültig herausstellen, ob sich das Endocard durch Aneinanderlagerung ursprünglich zerstreuter Mesenchymzellen bildet, oder als eine epitheliale Ausstülpung entsteht, die sich sekundär zum Endothelsäckchen schließt. In beiden Fällen entsteht das Endothel aus dem Entoderm, wie der Darmsinus, in welchem es liegt.

---

Es erscheint mir als gerechtfertigt, diese Abhandlung mit einer Beantwortung der Frage nach dem Ursprung und der morphologischen Bedeutung des Blutgefäßsystems abzuschließen. Eine ausgezeichnete historische Übersicht dieser Frage und ihre kritische Beleuchtung hat LANG in seiner so oft zitierten »Trophocöltheorie« gegeben, so daß ich auf die Literatur nicht einzugehen brauche.

Nach dem heutigen Stande beruht der Kern der Frage darin, ob man das Hämocöl als einen Rest der ursprünglichen Furchungshöhle (Blastocöl), oder als eine extraintestinale mesoblastische Spaltenbildung (Schizocöl) deuten soll. Mit Bezug auf die in dieser Schrift dargelegten Tatsachen versuche ich diese Frage in nachfolgenden drei Sätzen zu beantworten.

1) Das Gefäßsystem kann nicht auf das Blastocöl zurückgeführt werden, indem sein ursprünglichster Bestandteil, nämlich der Darmsinus, mit seiner äußeren zelligen Begrenzung, einen integrierenden Teil des Entoderms vorstellt.

2) Das Gefäßsystem kann nicht als Schizocöl im Sinne HUXLEYS gedeutet werden, weil es nicht im Mesoblast entsteht. Durch die Bildung der Blutflüssigkeit kommt zwar eine Spaltbildung, aber nur im Entoderm zustande, die Begrenzung ist entodermal, die mesodermalen Muskelschichten stellen eine sekundäre Umhüllung vor.

3) Das Gefäßsystem stellt einen Hohlraum sui generis vor, welcher weder vom Blastocöl, noch Schizocöl abgeleitet werden kann und füglich als Hämocöl bezeichnet wird. Trotzdem kann man hier keine Neubildung erblicken, indem die ursprünglichen Bestandteile des Hämocöls, die Blutflüssigkeit und deren äußere Umhüllung, das Vasotheil, vom Entoderm herstammen.

Prag, 20. Dezember 1904.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Allgemeine Buchstabenbezeichnung.

<i>ac</i> , Amöbocyt;	<i>lm</i> , }
<i>bg</i> , Bauchgefäß;	<i>lmf</i> , } Längsmuskelfaser;
<i>bl</i> , Blutkörperchen;	<i>m</i> , Muskelfasern;
<i>ch</i> , }	<i>mb</i> , intravasale Myoblasten;
<i>chl</i> , } Chloragogenzellen;	<i>mb'</i> , Sarkoplasma derselben;
<i>ex</i> , Endothelzelle;	<i>mf</i> , Muskelfibrille;
<i>dep</i> , }	<i>nn</i> , Nervennetz;
<i>dm</i> , } Darmepithel;	<i>rm</i> , Ringmuskel;
<i>ds</i> , Dissepiment;	<i>rmf</i> , Ringmuskelfaser;
<i>dg</i> , degenerierte Epithelzellen;	<i>rmx</i> , Ringmuskulzelle;
<i>end</i> , Endothelzelle;	<i>sh</i> , Sinushülle;
<i>el</i> , Elastica;	<i>sp</i> , Sporozoon;
<i>ex</i> , basale Entodermzellen;	<i>sph</i> , Sphincter;
<i>f</i> , Muskelfibrille;	<i>spl</i> , Sarkoplasma;
<i>is</i> , Inter-muscularsubstanz;	<i>sz</i> , Sternzelle;
<i>kk</i> , Kalkkonkretion;	<i>vc</i> , }
<i>kl</i> , }	<i>vch</i> , } Vasochoord;
<i>kx</i> , } Klappenzellen;	<i>vx</i> , }
	<i>vx</i> , } Vasotheilzelle.

## Tafel VII.

Fig. 1—3. *Fridericia Zykovi* Vejd.

Fig. 1. Querschnitt durch den Magendarm des 10. Segments, um die Paarigkeit des Darmsinus zu veranschaulichen.

Fig. 2. Desgleichen, untere Hälfte des Darmsinus, welcher der Chloragogenbedeckung entbehrt.

Fig. 3. Zwei isolierte entodermale Basalzellen.

Fig. 4. *Mesenchytracus flavus* Lev.

Fig. 4. Teil des Querschnittes durch den Magendarm, um das Verhältnis des Darmsinus zum Darmepithel und den äußeren Muskelschichten zu veranschaulichen.

Fig. 5—10. *Fridericia hegemon* Vejd. (weiße Varietät).

Fig. 5. Anschnitt einer Herzkammer, von außen gesehen.

Fig. 6. Teil einer Herzkammer in medialem Längsschnitt, um die Teilung der Vasothezellen zu veranschaulichen.

Fig. 7. Ähnlicher Schnitt.

Fig. 8. Teil eines medialen Längsschnittes durch eine Herzkammer mit einpoligen Myoblasten.

Fig. 9. Zwei Myoblasten stark vergrößert.

Fig. 10. Myoblasten unter den Ringmuskeln.

Fig. 11—16. *Enchytracus adriaticus* Vejd.

Fig. 11. Teil der Darmwandung mit Darmepithel und seinen basalen Ersatzzellen und Darmsinus.

Fig. 12. Oberer Teil des Querschnittes aus dem 15. Segment, wo die Herzbildung anfängt. Die Chloragogenzellen weggelassen.

Fig. 13. Weiteres Stadium des vorigen aus dem 16. Segment. Das Vasothele kleidet das künftige Herz aus.

Fig. 14. Das Herz fängt an sich vom Darmsinus abzuschütren.

Fig. 15. Teil des Darmepithels mit dem äußeren Darmsinus.

Fig. 16. Desgleichen, mit angehäuften Vasothezellen in dem bauchständigen Darmsinus (*iz*).

## Tafel VIII.

Fig. 17—18. *Fridericia hegemon* Vejd. (gelbliche Varietät).

Fig. 17. Querschnitt durch eine Herzkammer. Das Exemplar war stark mit einem in den Peritonealzellen parasitischen Sporozoon infiziert (*sp*). Die Sarkoplasmen der Myoblasten ragen tief in das Herzlumen hinein.

Fig. 18. Längsschnitt durch eine ähnliche Herzkammer mit ebenso großen langgestreckten Myoblasten (*mb* und *mb'*).

Fig. 19—20. *Fridericia hegemon* Vejd. (weißliche Varietät).

Fig. 19, 20. Zwei Querschnitte durch das Herz, mäßig vergrößert, um die endocardialen Myoblasten zu veranschaulichen.

Fig. 21—23. *Fridericia Zykovi* Vejd.

Fig. 21—23. Drei Längsschnitte durch die Herzkammern in den postgenitalen Segmenten. (Fig. 22 Ausschnitt des Herzens.)

Fig. 24—27. *Enchytraeus adriaticus* Vejd.

Fig. 24. Längsschnitt durch einen Teil einer vorgeitalen Herzkammer mit einem großen verästelten Myoblasten.

Fig. 25. Einpoliger Myoblast aus der vorgehenden Kammer.

Fig. 26. Teil einer Herzkammer aus einem andern Exemplar mit drei verästelten Myoblasten.

Fig. 27. Vorderer Teil des Herzens mit großen intravasalen Amöbocyten.

Fig. 28—31. *Fridericia hegemon* Vejd. (mit Sublimat fixiert und mit Pikrokarmin gerärbt).

Fig. 28. Querschnitt durch den vorderen Herzteil mit zwei Amöbocyten.

Fig. 29. Längsschnitt durch denselben Herzteil.

Fig. 30, 31. Zwei weiter nach hinten geführte Querschnitte mit verästelten Myoblasten.

Fig. 32—42. *Mesenchytraeus flavus* Lev.

Fig. 32. Eine Herzkammer mit zahlreichen Myoblasten (*mb*) und Vasochochord (*vel*).

Fig. 33, 34. Zwei Querschnitte durch das Herz, um die Verteilung der Myoblasten und des Vasochochords zu veranschaulichen.

Fig. 35. Drei intravasale Myoblasten, von denen einer in Teilung begriffen.

Fig. 36. Vasochochord aus der vorderen Region des Herzens.

Fig. 37. Angeschwollener Teil des Herzens am Übergang in den verengten Teil. Die Myoblasten bilden die innere Auskleidung.

Fig. 38. Querschnitt des Herzens mit einem großen äußeren Amöbocyten.

## Tafel IX.

Fig. 39. Amöbocyt, stark vergrößert.

Fig. 40. Vier Amöbocyten (*ac*) auf der Wand des Herzens sitzend.

Fig. 41, 42. Stark vergrößerte Querschnitte durch den aortenähnlichen vordersten Abschnitt des Rückengefäßes, um den Unterschied zwischen dem Bau dieses Abschnittes und der hinteren Teile zu veranschaulichen.

Fig. 43—47. *Fridericia hegemon*.

Fig. 43. Teil des Bauchgefäßes von der Oberfläche aus gesehen.

Fig. 44, 45. Zwei hintereinander folgende Schnitte durch das dilatierte Bauchgefäß aus den postgenitalen Segmenten.

Fig. 46, 47. Zwei Querschnitte durch das kontrahierte Bauchgefäß aus den postgenitalen Segmenten.

Fig. 48. *Mesenchytraeus flavus* Lev. Teilweiser Längsschnitt durch das Bauchgefäß aus dem 13. Segment.

Fig. 49. *Henlea leptotera* Vejd. Drei Längsschnitte durch den vorderen Teil des Bauchgefäßes bei schwacher Vergrößerung.

Fig. 50—51'. *Enchytraeus adriaticus* Vejd.

Fig. 50, 51. Zwei vorgeitale Abschnitte des Bauchgefäßes mit großen sternförmigen Zellen (*sz*).

Fig. 51'. Teil der Seitenschlinge mit einer Endothelzelle *ex*.

Fig. 52—55. *Potamotherix moldaviensis*.

Fig. 52. Querschnitt durch das Herz aus einem der vorgeitalen Segmente.

Fig. 53. Ansehnitt des Herzens mit Quermuskulatur und inneren Myoblasten.

Fig. 54. Zwei Myoblasten im Profil, stark vergrößert.

Fig. 55 *a, b*. Zwei Seitengefäßschlingen, aus Muskelzellen bestehend.

Fig. 56—60. *Rhynchelmis Limosella* Hofm.

Fig. 56. Querschnitt durch eine Herzkammer aus den Genitalsegmenten.

Fig. 57. Intravasale Myoblasten (*mb*).

Fig. 58. Teil des Herzens bei schwächerer Vergrößerung.

Fig. 59. Längsdurchschnitt der Wandung des Rückengefäßes mit der Internuscularsubstanz (*is*) und Ringmuskelfasern (*rm*).

Fig. 60. Teil des Seitengefäßes, stark vergrößert.

## Tafel X.

Fig. 61—69. *Pheretima rodericensis* Grube.

Fig. 61. Teil eines Querschnittes durch den Magendarm, um das Verhältnis des Blutsinus zum Darmepithel zu veranschaulichen.

Fig. 62. Blutsinus einer andern Körperregion.

Fig. 63. Längsschnitt durch das Rückengefäß aus den vorderen Körpersegmenten.

Fig. 64. Sarkoplasmen der intravasalen Längsmuskelschicht.

Fig. 65. Drei Muskelfasern derselben Schicht.

Fig. 66. Teil des Längsschnittes durch die Wandung des Rückengefäßes, stark vergrößert.

Fig. 67. Teil des Querschnittes durch das Rückengefäß aus einem der postgenitalen Segmente, bei starker Vergrößerung.

Fig. 68. Querschnitt durch das Bauchgefäß.

Fig. 69. Längsschnitt durch das Seitengefäß der vorderen Körpersegmente.

Fig. 70—77. *Dendrobaena octaëdra* Sav.

Fig. 70. Chloragogenzellen von der Oberfläche betrachtet, mit inneren gelappten Körperchen.

Fig. 71. Teil des Querschnittes durch die obere Wand des Rückengefäßes.

Fig. 72. Teil eines Längsschnittes durch die obere Wand des Rückengefäßes.

Fig. 73 *a, b*. Zwei Querschnitte durch die intravasale Längsmuskelschicht.

Fig. 74. Querschnitt durch das Rückengefäß.

Fig. 75. Querschnitt durch den Magendarm aus der hinteren Körperregion, wo die Typhlosolis endet, um den Ursprung des Intestinalgefäßes aus dem Blutsinus zu veranschaulichen.

Fig. 76. Drei Längsmuskelfibrillen aus der intravasalen Muskelschicht.

Fig. 77. Querschnitt durch das stark dilatirte Rückengefäß aus einem der hintersten Segmente.

Fig. 78. *Allolobophora* sp. aus dem Riesengebirge. Querschnitt durch das sog. Seitenherz.

Fig. 79—82. *Dendrobaena octaëdra* Sav.

Fig. 79. Teil eines Längsschnittes durch die Wand des Bauchgefäßes. Die diskontinuierlich verteilten äußeren Längsmuskelfasern sind nicht getroffen.

Fig. 80. Bauchgefäß teilweise von der Oberfläche, teils im Längsschnitt.

Fig. 81. Dasselbe, der nachfolgende Längsschnitt mit reihenartig angeordneten Kernen des Vasotheils.

Fig. 82. Zwei Fibrillen der Ringmuskelfasern des Bauchgefäßes.

## Tafel XI.

Fig. 83—94. *Dendrobaena octaëdra* Sav.

Fig. 83. Querschnitt durch das Intestinalgefäß.

Fig. 84. Mündung des Perivisceralgefäßes in das Rückengefäß.

Fig. 85. Subneuralgefäß teils von der Oberfläche, teils im Längsschnitt.

Fig. 86. Nephridialgefäß, teils von der Oberfläche, teils längsgeschnitten.

Fig. 87. Dasselbe im Längsschnitt.

Fig. 88. Mündung des Seitenherzens in das Rückengefäß.

Fig. 89. Mündungen der Intestinalgefäße in das Rückengefäß.

Fig. 90. Mündung des Intestinalgefäßes in das Rückengefäß.

Fig. 91 *a*. Drei Muskelzellen aus einer Gefäßklappe.

Fig. 91 *b*. Vier zu Muskelfasern sich differenzierende Vasotheilzellen.

Fig. 92. Proximaler Teil des Intestinalgefäßes in das Rückengefäß einmündend.

Fig. 93. Wand desselben mit einem Nervengeflecht (?).

Fig. 94 *a*. *Glossiphonia sexoculata*, Querschnitt des Rückengefäßes.

Fig. 94 *b*. Teil des Rückengefäßes (*rv*) mit der angeschnittenen Seitengefäßschlinge.

Fig. 95—97. *Nepheleis octoculata* Moqu. Tand.

Fig. 95. Längsschnitt durch das Lateralgefäß.

Fig. 96. Zwei intravasale Längsmuskelfasern.

Fig. 97. Blutkörperchen.

Fig. 98. *Xerobdella Lecomtei* v. Frauent.

Querschnitt durch das Lateralgefäß mit den umliegenden Bindegewebszellen (*bgx*) und zwei Längsmuskelbündeln (*lm*) des Leibesschlauches.

*bfg*, Bindegewebsfaser.

*rm*, äußere Ringmuskelzelle.

*lm*, intravasale Längsmuskelfaser.

*spl*, Sarkoplasma mit Kern der letzteren.

# Die Form und der Bau der roten Blutkörperchen des Frosches.

Von

**Joh. Dogiel.**

---

Mit Tafel XII.

---

Das Studium der Mannigfaltigkeit der Organismenformen gehört mit zur Aufgabe der deskriptiven Pflanzen- und Tieranatomie. Erst nachdem die Konstanz und Variabilität der Pflanzen- und Tierformen und deren elementaren Bestandteile unter den verschiedensten Bedingungen eingehend untersucht worden ist, gelangt man zum besseren Verständnis der bei der Entstehung dieser oder jener Form waltenden Gesetze. Das gilt nicht allein für organisierte Körper, sondern auch für solche, welche der organischen Welt angehören. Bekanntlich scheiden sich NaCl, NaBr und NaJ und ebenso KCl, KBr und KJ aus ihren Lösungen in einer und derselben Kristallform — dem Würfel — aus. Aus einer solchen Übereinstimmung der Form sollte doch auf gleiche Zusammensetzung der Substanzen geschlossen werden können. Zerlegt man aber die Kristalle von NaCl und KCl in ihre Elemente, so erhält man ein gemeinschaftliches Element — Chlor — und zwei verschiedene — Natrium und Kalium. Dasselbe gilt für NaBr und KBr und ebenso für NaJ und KJ. Dieser Umstand erschwert die Erklärung der gleichen Kristallform. Beim Vergleich von NaJ und KBr stößt man auf neue Schwierigkeiten, da wir hier schon vier verschiedene Elemente vor uns haben. Bei der Betrachtung von NaCl, KBr und NaJ hat man einerseits zwei Elemente Na und K und anderseits drei Elemente Cl, Br und J. Bei den Verbindungen NaCl, NaBr und NaJ tritt uns aber ein Element mit drei verschiedenen andern entgegen, alle weisen jedoch gleiche Kristallform auf. Das gleiche gilt von KCl, KBr und KJ. Obwohl die angegebenen Verbindungen der Metalloide Cl, Br und J mit den zur Gruppe der Alkalien

gehörigen Metalle Na und K auch differente Eigenschaften aufweisen, so scheiden sie sich doch aus ihren Lösungen in gleicher Kristallform aus. Die Elemente Cl, Br und J gleichen sich im höchsten Grade. In den Eigenschaften des einen spiegeln sich die Eigenschaften der beiden andern dermaßen wieder, daß die Beschreibung des Chlors z. B. als eine Wiederholung der Beschreibung des Br und J erscheinen kann. Als gemeinschaftliches Kennzeichen dieser Haloidgruppe können ihre Wasserstoffverbindungen dienen: sie stellen farblose, gasförmige in Wasser lösliche und den Charakter von Säuren besitzende Stoffe dar, welche an der Luft dampfen, die Feuchtigkeit der Luft gierig an sich ziehend. Cl, Br und J geben mit H-Säuren und mit Metallen Salze. Vergleicht man aber die Energie dieser Haloide, mit welcher sie sich mit dem Wasserstoff verbinden, so erkennt man, daß dieselbe sehr verschieden ist. Die Verbindung des zu derselben Gruppe gehörigen Fluor mit H geht sofort, bei gewöhnlicher Temperatur, und unter Explosion vor sich, während die Verbindung des Chlors mit H nur dann mit Explosion erfolgt, wenn Licht oder ein elektrischer Funke dabei mitwirkt. Bei Brom und Jod vollzieht sich die Verbindung mit H nur bei erhöhter Temperatur und ohne Explosion. Wenn Jod sich auch mit Wasserstoff bei Temperaturen über  $200^{\circ}\text{C}$  verbinden kann, so geschieht das doch nur teilweise, weil der Jodwasserstoff sich beim Erhitzen wieder zersetzt. Bei bestimmten Temperaturen erscheinen Cl, Br und J gasförmig: das erstere ist dabei gelbgrün, das zweite braun und das letzte violett gefärbt. Betrachten wir andererseits die in der Natur in der Form von verschiedenen Salzen anzutreffende alkalische Metallgruppe, besonders das Natrium und das Kalium. Die größte Menge des Natriums birgt wohl das Chlor-natrium in sich, Kaliumverbindungen aber finden wir in großer Verbreitung in jedem fruchtbaren Boden als Silicate verschiedener Gebirgsarten. Die Eigenschaften von Natrium und Kalium stimmen ebenfalls in vielem überein: beide sind wachweich, leichter als Wasser und zeigen ein kristallinisches Gefüge. Ins Wasser geworfen erhitzt sich Kalium dermaßen, daß der dabei freiwerdende H mit violetter Flamme sich entzündet, was beim Natrium nicht der Fall ist. Letzteres bewegt sich nur energisch auf dem Wasser, bringt man es jedoch auf feuchtes Papier, das auf der Wasseroberfläche schwimmt, so entzündet sich ebenfalls der freiwerdende H und brennt mit gelber Flamme. Mit Wasser geben K und Na unter Ausscheidung von H ätzende Laugen. Somit besitzen sowohl die Haloide wie auch die alkalischen Metalle eine ganze Reihe gleicher Eigenschaften. Dadurch läßt sich wohl

auch die gleiche Kristallform ihrer neutralen Salze erklären. Die gleiche molekuläre Gruppierung dieser Verbindungen ist wohl durch die gleiche Energie bedingt. Daß aber in gewissen Fällen dieselbe Energie bei verschiedenen Spannungsgraden eine verschiedene Anordnung der Moleküle einer bestimmten Substanz bewirken kann, zeigt folgende Beobachtung: bei verschiedenen Lufttemperaturen bilden sich verschiedene Formen der Schneekristalle; die Jodoformkristalle gehören demselben Kristallsystem an; aus Jodoformlösungen lassen sich alle möglichen Formen der Schneekristalle darstellen, falls die Kristallisation bei verschiedenen Temperaturen vor sich geht<sup>1</sup>.

Zum Studium der Abhängigkeit der Form von der Zusammensetzung des Tierorganismus haben wir einerseits einen relativ einfacheren Organismus — das rote Blutkörperchen — und andererseits die Lösungen von Chlornatrium, Argentum colloïdale, Argentum nitricum, Cyanquecksilber und die Wärmeenergie gewählt. Am zweckmäßigsten für unsre Untersuchungen erwiesen sich die kernhaltigen roten Blutkörperchen vom Frosch, Triton und Vogel. Sieht man das rote Blutkörperchen vom Frosch als aus einer schwammigen Masse bestehend und nicht als eine Zelle im SCHWANN'schen Sinne an, so muß man bei dieser Masse jedenfalls drei Schichten unterscheiden: eine äußerste, mehr feste Schicht (Hülle?), welche in Wasser nicht löslich aber osmotisch wirksam ist, eine mittlere schwammige Schicht und eine farblose dritte Schicht, den in frischem Zustande undeutlich konturierten Kern. Die Gründe für eine solche Einteilung der Substanz der roten Blutkörperchen vom Frosch sollen später beigebracht werden. Hiermit wollen wir durchaus nicht die Meinungen von BRÜCKE, ROLLET und EHRLICH über den Bau der roten Blutkörperchen beanstanden. Die Annahme von den drei nicht streng voneinander gesonderten Schichten im roten Blutkörperchen weicht nicht besonders von der Lehre ROLLET'S ab, nach welcher das Stroma und Endosoma im lebenden Blutkörperchen keine gesonderten Teile darstellen, das letztere aber unter gewissen Bedingungen aus dem ersteren sich absondern kann. Mag nun die erste von EHRLICH als Discoplasma benannte Schicht durch Verdichtung, Gerinnung oder anderswie entstehen, sie existiert jedenfalls als ein Teil des ROLLET'schen Stromas. Ob das Okoid von BRÜCKE dem Stroma von ROLLET entspricht, ist uns ebenfalls gleichgültig.

<sup>1</sup> JOH. DOGIEL, Ein Mittel, die Gestalten der Schneeflocken künstlich zu erzeugen. *Mélanges physiques et chimiques tirés du Bulletin de l'Académie Impériale des sciences de St. Pétersbourg.* T. IX, 1874.

Schon mehr Interesse bietet die Frage, ob der andre, dem Endosoma von ROLLET entsprechende und von BRÜCKE Zooid genannte Teil des roten Blutkörperchens einen protoplasmatischen Charakter besitzt, oder ob dieser Charakter mehr dem Discoplasma EHRLICH'S zukommt. Einen in physiologischer Hinsicht wesentlicheren Bestandteil des roten Blutkörperchens vom Frosch, Säugetier und Mensch bildet das zusammen mit der formlosen Masse (nach ROLLET) in den Maschen des Stromas befindliche Hämoglobin.

Besteht nun das rote Blutkörperchen vom Frosch aus zwei oder drei gesonderten oder nicht gesonderten Teilen, so verändert sich seine Form und Zusammensetzung doch unter dem Einfluß der Außenwelt. Der Grad dieser Veränderungen ist verschieden, je nachdem die Lösung des einwirkenden Körpers mit dem Blutkörperchen hypotonisch, isotonisch oder hyperisotonisch ist. Bei der vorliegenden Untersuchung kamen zur Anwendung: 0,5—5%ige Lösungen von neutral reagierendem, gereinigtem Chlornatriumsalz, welche nach der Behandlung mit Schwefelwasserstoff, Chlorbarium und kohlensaurem Natrium unverändert blieben, 1—4%ige wässrige Lösungen von colloidalem Silber, 0,5—1%ige Lösungen salpetersauren Silbers und 0,5—1%ige Lösungen von Hydrargyrum cyanatum. Die Beobachtungen fanden bei gewöhnlicher Zimmertemperatur mit einem LEITZ'schen Mikroskop, bei ausgezogenem Tubus, bei 0,6/3 oder Immers. 1/12 Oc. 3 statt. Untersucht wurde die Wirkung a) des destillierten Wassers, b) des Chlornatriums, c) des colloidalen Silbers, d) des salpetersauren Silbers, e) des Cyanquecksilbers und f) der erhöhten Temperatur auf die roten Blutkörperchen vom Frosch.

#### a) Die Wirkung des destillierten Wassers auf die roten Blutkörperchen.

1 oder 2 cem defibrinierten oder nicht defibrinierten Froschblutes wurden mit  $\frac{1}{2}$ —1 cem destillierten Wassers von Zimmertemperatur vermischt, auf einige Stunden oder einen Tag zur Seite gestellt und darauf Tropfen dieser Mischung mikroskopisch untersucht. Zum Vergleich diene ein vor dem Vermischen des Blutes mit Wasser bei bestimmter Vergrößerung gezeichnetes normales Blutkörperchen. Je nach der Menge des Wassers und der Dauer seiner Einwirkung ist die Formveränderung des roten Blutkörperchens verschieden. So weisen die sub IIb und IIb' vorgeführten Blutkörperchen eine bedeutende Zahl solcher Veränderungen im Vergleich zur normalen Form und Größe der bei Ia und Ia' befindlichen Blutkörperchen auf. Die Farbe der dem Einfluß von destillierten Wasser ausgesetzt

gewesenen roten Blutkörperchen bleibt entweder unverändert hellgelb, oder aber, wie bei den fünf Körperchen (4, 5, 6, 7 und 8) der Reihe *b*, behält nur teilweise die hellgelbe Farbe bei (4, 5, 6), an den Polen farblos werdend (4, 5, und 6); der normal gefärbte Teil kann aber auch von roten Körnern und einem farblosen Ring umgeben sein (6), oder das Blutkörperchen erscheint teils blaßrosa, teils dunkelgelb und farblos (7), endlich erhält man sogar ganz farblose mit einem schmalen dunkelgelben Saum versehene Blutkörperchen (8). Den soeben beschriebenen Blutkörperchen sind zwei Leucocyten beigegeben, welche von verschieden großen rosafarbenen Tropfen durchsetzt erscheinen (9). Die en face ovalen normalen Blutkörperchen werden unter dem Einfluß des Wassers mehr oder weniger rund (1), oval, birnförmig oder unregelmäßig rund (6, 7) oder unregelmäßig oval (2, 3, 4 und 5). Der mehr helle nicht besonders scharf konturierte, dem Kern entsprechende zentrale Teil der Blutkörperchen ist im normalen Zustande oval und wölbt sich bei en profil betrachteten Blutkörperchen vor. Unter dem Einfluß des Wassers werden die Konturen des Kernes noch undeutlicher, oder derselbe verschwindet ganz (*b*: 4,5; II*b*, II*b'*) oder erscheint doppeltkonturiert (*b*: 6). Ist der Kern zu unterscheiden, so hat er eine runde oder ovale Form. Die Formveränderung des Endosoma ROLLETS oder des ganzen Blutkörperchens sub II*b*, erinnert an die Formen, welche HÜNEFELD und HENSEN beobachtet haben. Was die Größe der roten Blutkörperchen vom Frosch anbelangt, so ändert sie sich unter dem Einfluß des Wassers entweder wenig, oder sie nimmt ab, zuweilen aber auch zu.

### b) Die Wirkung des Chlornatriums auf rote Blutkörperchen.

Unter dem Einfluß einer Chlornatriumlösung verändert sich die Form, Farbe und Zusammensetzung der roten Blutkörperchen vom Frosch. Am schärfsten sind die Veränderungen ausgeprägt bei den Blutkörperchen, welche vorher der Wirkung des Wassers ausgesetzt gewesen waren. Betrachtet man die roten Blutkörperchen bei LEITZ 0,6/3 (*e*, *e'*, *e''* und *e'''*) oder mit LEITZ Immers. 1/12 Oc. 3 (I*a*, II*b*, III*c*, IV*d*, V*e* und VI*c'*), so sieht man, daß ihre Größe und Form mit Ausnahme derjenigen, welche sub IV*d* (5) und V*e* (7 und 11) dargestellt sind, sich wenig verändert haben, wohl aber die Form und Größe der roten Blutkörperchen sub I*a'*, II*b'*, III*a* und IV*β*, welche zuerst mit Wasser und dann mit Chlornatrium behandelt worden sind. Dabei ist bei allen vorgeführten Blutkörperchen

die durch NaCl bewirkte Veränderung des Oikoids von BRÜCKE oder Discoplasma EHRLICHs weniger ausgeprägt, als solche des Zooids von BRÜCKE oder des Endosoma ROLLETs und äußert sich in der Verteilung des Farbstoffes und den Veränderungen des Kernes. Die roten Blutkörperchen erschienen im Vergleich zu normalen mehr rot als gelb gefärbt und der Farbstoff sammelt sich entweder in der Form von roten Vacuolen oder von kleinen Körnchen oder länglichen Stäbchen in der Umgebung des Kernes; auch findet man das Blutkörperchen rings um den Kern, mit Ausnahme des Endosoma, rosa gefärbt (9), oder endlich ist der Kern selbst rosa (15). Außerdem kann die rote Farbe in rosa, grün oder blaugrün verwandelt sein, ja in einem und demselben Blutkörperchen kommen zuweilen verschiedene Farben nebeneinander vor (39). Wie aus den Abbildungen ganz klar zu ersehen ist, trifft man das Zooid BRÜCKES und den Kern der roten Blutkörperchen am meisten verändert an (*e*, *e'*, *e''* und *e'''* bei geringer Vergrößerung und III*c*, IV*d*, V*e* und III*α* bei LEITZ Immers. 1/12 Oc. 3 mit ausgezogenem Tubus). Der bei der Betrachtung en face seine ovale Form beibehaltende Kern des roten Blutkörperchens tritt schärfer hervor und wird körnig (III*e*, 1), im Profil erscheint er konvexer, bei stärkerer Veränderung des Endosoma (VI*d*, 2, 3, 4, 5 und 6, V*e*, 8, 9, 10); während man bei V*e*, 7 den heller gefärbten, mit einem Kernkörperchen (?) versehenen Kern scharf inmitten eines rosafarbenen Netzes sieht. Die Größe des Kernes kann den normalen Verhältnissen entsprechen (*e* 1, 2, 3, 4) oder derselbe ist kleiner geworden und verschwindet endlich ganz, hauptsächlich, wenn das Endosoma knäueiförmig wird (*e* 9, 10). Der verkleinerte runde Kern kann im geschwellten, das ganze Blutkörperchen ausfüllenden Endosoma, mit Resten von EHRLICHschem Discoplasma an den Polen, rot erscheinen, oder aber man trifft ihn minimal verkleinert als hellen Fleck mit einem roten Nucleolus (*e''* 30); endlich kann der gelbe Kern einen größeren Querdurchmesser aufweisen und erscheint mit einem gewellten roten Saum (*e'* 24) oder enthält rote und grüne Körnchen und Stäbchen (*e''* 27). Das Endosoma des roten Blutkörperchens vom Frosch erscheint nach der Einwirkung von NaCl in der verschiedensten Form: stern- oder knäueiförmig (IV*d* 4; V*e* 9), schwammig, dem ganzen Blutkörperchen eine unregelmäßige Form verleihend, braun mit einem rosafarbenen Netz, das einen hellen mit einem Nucleolus versehenen Kern einschließt, auf der Oberfläche (V*e* 7). Nicht minder interessant ist die Widerstandsfähigkeit der osmotischen Eigenschaften und der Form der

roten Blutkörperchen. So erhalten die nach vorausgegangener Behandlung mit destilliertem Wasser durch NaCl veränderten Blutkörperchen (II*b*, III*c*, VI*d*, V*e*) durch abermaligen Zusatz von Wasser ihre normale Form und Größe wieder. Nur die Farbe wird nicht gelb, sondern bleibt mehr rot (VI*e'*). Diese Wiederherstellung der normalen Größe und Form beobachtet man sogar bei noch stärkeren Veränderungen des Discoplasma und Endosoma (I*a'*, II*b'*, III*a*, III*a'β*, 10), wobei die mehr rote Farbennuance beibehalten wird, was darauf hinweist, daß die Zusammensetzung des Hämoglobins ebenfalls durch die Einwirkung von Chlornatrium etwas verändert wird. Die Beobachtungen über die Wirkung des Wassers, ohne oder mit nachfolgender Behandlung mit NaCl, lehren, daß die roten Blutkörperchen vom Frosch starke osmotische Eigenschaften besitzen. Durch Eintritt von Wasser in die Blutkörperchen erfolgt eine Veränderung sowohl des Stroma wie des Endosoma und das Hämoglobin erscheint in Form von verschiedenen großen roten Körnern. Durch den Eintritt einer Kochsalzlösung von bestimmter Konzentration in das Blutkörperchen vom Frosch wird die Farbe, die Form und das Endosoma und der Kern verändert, seine osmotischen Eigenschaften bleiben aber eine Zeitlang erhalten, weil man den durch NaCl stark veränderten Blutkörperchen die normale Form und Größe wiedergeben kann, nur die Farbe ist aus dem normalen Hellgelb in eine röttere übergegangen. Als Dr. P. KASEM-BECK in meinem Laboratorium sich davon zu überzeugen versuchte, wie große Blutverluste ein Hund, bei nachfolgender intravenöser oder subcutaner Einflößung von Chlornatriumlösung, ertragen kann, sah er nach der Einverleibung der NaCl-Lösung Erhöhung des Blutdruckes, stärkere und regelmäßige Herzaktion, Beruhigung der durch die Blutentziehung stark beschleunigten Atmung, eintreten. Etwas später erfolgte eine wäßrige Darmentleerung, welche größtenteils aus NaCl-Lösung bestand. Bekanntlich erleidet eine in den Magen des Hundes eingeführte NaCl-Lösung eine Konzentrationsabnahme, da ein Teil des NaCl vom Magenepithel in das Blut übergeführt wird. Die hierdurch bewirkte Blutdruckerhöhung, stärkere Herzaktion und Atemverlangsamung findet ihre Erklärung einerseits in den qualitativen und quantitativen Blutveränderungen, anderseits in einer direkten Chlornatriumwirkung auf den neuromusculären Apparat eines solchen Tieres, ähnlich der Wirkung dieses Salzes auf die roten Blutkörperchen vom Frosch, d. h. durch Beeinflussung der osmotischen Verhältnisse.

### c) Die Wirkung des colloidalen Silbers auf die roten Blutkörperchen.

Im colloidalen Zustande erhält das Silber die Fähigkeit in Wasser sich zu lösen oder vielmehr sich so fein zu verteilen, daß die Partikelchen mikroskopisch nicht mehr wahrnehmbar sind. Das Wasser nimmt dabei eine gelbbraune Farbe an. In der Therapie ist das colloidale Silber als Desinfektionsmittel vorgeschlagen worden und soll zu diesem Zweck in die Venen oder unter die Haut gespritzt werden. Es wird dabei vorausgesetzt, daß das Blut hierdurch keine Veränderung erleidet, wohl aber die niederen Organismen beeinflusst werden. Ich führte Lösungen von colloidalem Silber (1:100—50—25) Fröschen unter die Haut und entnahm hierauf nach einigen Stunden ihnen 1—2 Tropfen Blut behufs mikroskopischer Untersuchung. Die Form und Größe der roten Blutkörperchen waren zwar erhalten, in denselben wurden aber vacuolenartige Gebilde wahrgenommen. Diese Vacuolen waren verschieden groß und rot gefärbt, unterschieden sich somit von den Vacuolen, welche zuweilen im Blut von Fröschen, die lange in der Gefangenschaft gelebt, krank, oder deren Blut mit Chlorammoniumlösung vermischt worden war<sup>1</sup>. Bisweilen war die Zahl der roten Vacuolen in den Blutkörperchen nicht groß, was, wie es mir deucht, von dem Verhalten der Leucocyten abhängt, welche mit dunkeln Körnchen angefüllt erscheinen können, die Fähigkeit zu amöboiden Bewegungen aber dabei nicht eingebüßt haben (*d''*). In Fig. *d''* ist eine Gruppe roter Blutkörperchen dargestellt worden, zwei derselben haben rote Vacuolen, vier andre aber keine, wofür aber der zwischen ihnen befindliche Leucocyt viele dunkelbraune Körnchen enthält. Viel prägnanter und konstanter erhält man die roten Vacuolenbläschen in großer Zahl und verschiedener Größe 2—3—24 Stunden nach dem Vermischen von defibriertem oder nichtdefibriertem Froschblut mit einer Lösung von colloidalem Silber von bestimmter Konzentration (Fig. *d*, *d'*), wobei die Größe und Farbe sowohl der roten Blutkörperchen wie ihrer Kerne unverändert bleiben. Fig. *d'* zeigt zwei Blutkörperchen, welche gelber als gewöhnlich erscheinen und eine Menge roter Körnchen nicht allein im ganzen Körper, sondern auch im Kern zeigen. Die mehr hellgelbe Färbung des Blutkörperchens und die Durchsetzung seines Kernes mit roten Körnchen scheint das Resultat einer pro-

<sup>1</sup> W. NIKOLSKY, Zur Vacuolenbildung in den roten Blutkörperchen unter dem Einfluß von Chlorammonium. Centralbl. f. d. med. Wissens. 1885. Nr. 44. Arch. f. mikrosk. Anat. 1885.

longierteren Wirkung einer konzentrierteren Lösung von colloidalem Silber (1 : 50 und 1 : 25) zu sein. Hält man das mit colloidalem Silber versetzte Froschblut, dessen Blutkörperchen rote Vacuolen enthalten, über Chloroformdampf, so verschwinden die Vacuolen spurlos. Dieser Umstand beweist einerseits, daß wir es hier nicht mit irgendwelchen Höhlen oder Vertiefungen, sondern mit in Chloroform löslichem Hämoglobin zu tun haben und andererseits, daß das colloidale Silber im gegebenen Falle keine vollständige Destruierung der roten Blutkörperchen, sondern nur eine Dissociation des Hämoglobins von den übrigen Teilen der Gebilde bewirkt. Diese Chloroformprobe wird derart ausgeführt, daß man 1—2 Tropfen des durch colloidales Silber veränderten Blutes auf einen Objektträger bringt und letzteren, mit dem Blute nach unten, 1—2 Minuten über Chloroformdampf hält. Man kann eine Dissociation des Hämoglobins des roten Froschblutkörperchen auch nach der Einwirkung von Wasser oder Kochsalzlösung konstatieren, aber in viel geringerem Grade und von anderm Charakter und, wie wir gesehen, bei gleichzeitiger Veränderung der übrigen Teile der roten Blutkörperchen.

#### d) Die Wirkung des salpetersauren Silbers auf die roten Blutkörperchen.

Läßt man auf defibriniertes oder nichtdefibriniertes Froschblut eine 0,5—2,0%ige Silbernitratlösung einwirken und bringt gleich darauf einen Tropfen von diesem Blut unter das Mikroskop, so sieht man ein ganz andres Bild von Veränderungen als nach der Einwirkung von colloidalem Silber. Eine 0,5%ige oder 1,0%ige Lösung von Arg. nitr. ruft nicht allein eine Dissociation des Hämoglobins in den roten Blutkörperchen hervor, sondern bewirkt auch Veränderungen der Form, Größe und besonders ihrer Kerne (*e*). Besonders interessant sind die Veränderungen der letzteren. Dieselben erinnern an einige Stadien der Karyokinese (Mitose), was sowohl bei LEITZ Oc. 3 (*e*) wie bei LETZ Immers. 1/12, Oc. 3 (*e'*, *e''*, *e'''*) ganz deutlich hervortritt. Es handelt sich um eine künstlich herbeigeführte Mitose, wie es übrigens auch nach der Einwirkung einer Chlor-natriumlösung zuweilen zu konstatieren ist.

#### e) Die Wirkung des Cyanquecksilbers auf die roten Blutkörperchen.

Eine 0,5—1,0%ige Lösung von Cyanquecksilber verändert schnell alle Bestandteile der roten Blutkörperchen des Frosches: ihre ovale Form wird in eine runde verwandelt; zuerst scheinen sie sich zu vergrößern, dann werden sie immer kleiner und es tritt nicht allein

Dissociation, sondern auch vollkommener Schwund des Hämoglobins ein. Am schnellsten gehen die Veränderungen am Kern vor sich: von demselben können ein bis zwei kleine farblose Körnchen oder ein kleiner Halbmond nachbleiben. Es kann aber auch das rote Blutkörperchen ganz aus dem Gesichtsfeld verschwinden, nur einen kleinen Kreis hinterlassend. Man betrachte nur die Veränderungen, welche bei  $f$  (LEITZ 0,6/3 bei ausgezogenem Tubus) dargestellt sind. Überhaupt erhält man den Eindruck, als ob das Cyanquecksilber die roten Blutkörperchen des Frosches schnell der Zerstörung entgegenführt.

### f) Die Wirkung der Wärme auf die roten Blutkörperchen.

Nach der Applikation von verschiedenen Wärmegraden auf die roten Froschblutkörperchen erhalten wir äußerst mannigfaltige Veränderungen ihrer Form, Größe und Farbe und in der Anordnung ihrer Schichten. Betrachtet man die sub  $\alpha$ ,  $\beta$  und  $\beta'$  dargestellten Blutkörperchen, so sieht man neben einem normalen roten Blutkörperchen ( $\alpha$ ) 13 verschiedene Formveränderungen infolge geringer Erwärmung (1—4) und bei beständiger Erhöhung der Temperatur bis über  $50^{\circ}$  C. (5—13). Diese Veränderungen werden folgendermaßen erhalten: 2—4 Tropfen Blut wurden auf einen Objektträger gebracht, mit einem Deckglas bedeckt und über einer Spiritusflamme erhitzt. Die Temperatur wurde an einem besonderen Thermometer abgelesen. Eine zweite Reihe von Blutkörperchenveränderungen erzielten wir dadurch, daß 2—4 Tropfen Blut mit 2 Tropfen Aqua destill. verdünnt, das Präparat mit einem Deckgläschen bedeckt und bis auf  $50^{\circ}$  C. erhitzt wurde. Infolgedessen sah man die Blutkörperchen rund werden ( $\beta^2$ , 14  $\beta^1$ , 15); ihre ebenfalls runden Kerne waren von roten Hämoglobintropfen umgeben. Erwärmt man auf dem Objektträger eine dünne unbedeckte Blutschicht, so erhält man alsbald Blutkörperchen von fast normal-ovaler Form ( $\delta\delta$  16, 17) aber von einer fast zusammenhängenden Schicht blaßroter Substanz bedeckt, wobei der Kern farblos oder bei gewisser Einstellung weiß erscheint. Die Blutkörperchen  $\eta$  18,  $\eta^1$  19,  $\eta^2$  20 sind nach starkem Erhitzen mit Pikrokarmen und die Blutkörperchen bei  $\gamma$  ebenfalls nach starkem Erhitzen mit essigsauerm Karmin gefärbt worden. Die Wärmeenergie bedingt überhaupt eine verschiedenartige Verteilung der Bestandteile der roten Blutkörperchen vom Frosch: hier eine Verschiebung, dort eine Vereinigung, wobei durch die Erhöhung der Beweglichkeit der Moleküle oder infolge von Verdichtung der Bestandteile auch die

Form der Blutkörperchen verändert werden muß. Bei sehr starker Erwärmung nehmen die Blutkörperchen fast ausschließlich eine runde Form an und erscheinen dunkelgelb oder überhaupt dunkel gefärbt. Der Kern bleibt farblos, wird ebenfalls rund und erhält schärfere Konturen. Mit Ausnahme des Kerns erscheint also die ganze Masse des Blutkörperchens aus dunkeln Körnchen bestehend, so daß man eine äußere festgewordene Schicht (*Discoplasma* EHRLICH'S), eine körnige Schicht und einen Kern an demselben unterscheiden kann. Behandelt man die Blutkörperchen nach starkem Erhitzen mit Pikrokarmine, so färbt sich der Kern anders als die übrigen Teile. Zwei Blutkörperchen (14 und 15), erhalten durch Erhitzung mit Wasser vermischtem Blutes, erscheinen aus einem hellen Ring, einer gelbgefärbten trüben Masse und einem mit roten Körnchen umgebenen Kerne bestehend. Bei prolongierter Einwirkung von Wasser auf rote Blutkörperchen erhält man nach ihrer Erhitzung eine kaum bemerkbare Substanz von verschiedener Form ( $\gamma$ ), oder Gebilde, an welchen weder ein Kern noch irgendwelche andre Masse zu unterscheiden ist, was zur Annahme drängt, daß wir im letzteren Falle mit der nachgebliebenen hartgewordenen äußeren Schicht, der Hülle, zu tun haben. Wir haben also guten Grund, vorauszusetzen, daß das rote Blutkörperchen aus drei Schichten besteht: einer äußeren Schicht (Hülle?), dem Kerne und einer Schicht zwischen diesen beiden Bestandteilen.

Somit glauben wir dargetan zu haben, daß unter dem Einfluß physikalischer und chemischer Agentien die Form und die Zusammensetzung der roten Blutkörperchen sich verändern können. Zugleich ist auch auf die Möglichkeit hingewiesen worden, künstlich eine Mitose der Blutkörperchen und wahrscheinlich auch eine solche anderer Gewebelemente herbeizuführen, ähnlich wie sie auch in den lebenden Geweben des Tierorganismus vor sich geht. Erscheint auch letztere Verallgemeinerung, wie überhaupt alle Verallgemeinerungen, kühn, so wird man ihr eine Existenzberechtigung dennoch nicht absprechen können.

# Helminthen aus Ceylon und aus arktischen Breiten.

Von

Dr. v. Linstow.

Mit Tafel XIII.

Herr Dr. A. E. SHIPLEY in Cambridge hatte die Güte, mir die hier beschriebenen Helminthen zur Untersuchung zu senden, wofür ich ihm hier nochmals bestens danke.

*Ascaris osculata* Rud.

Fig. 1—3

aus *Phoca barbata*.

Für *Ascaris decipiens* Krabbe hatte ich<sup>1</sup> gefunden, daß die Larven sich massenhaft im Magen von *Trichechus rosmarus* und *Phoca barbata* finden, mit dem Kopfende in der Magenwand befestigt, und dieselbe Art der Entwicklung habe ich jetzt für *Ascaris osculata* festgestellt.

Die Larven von *Ascaris osculata* finden sich massenhaft und dicht gedrängt im Magen von *Phoca barbata*, mit dem Kopfende in der Magenwand befestigt.

Die jüngere Larvenform trägt am Kopfende noch den embryonalen Bohrzahn, dessen Bedeutung hier ohne weiteres klar ist; sie ist 8 mm lang und 0,28 mm breit; Lippen fehlen noch ganz; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{10}$ , das kurze, konisch zugespitzte Schwanzende  $\frac{1}{62}$  der Gesamtlänge ein; eine Fortsetzung der Oesophagus-Drüsen liegt an der Ventralseite des Darmes und ist 0,83 mm lang, während eine Fortsetzung des Darmes an der Dorsalseite des Oesophagus gelagert ist und eine Länge von 0,87 mm hat, was etwa  $\frac{2}{3}$  der Oesophaguslänge entspricht; die letzteren Maße beziehen sich auf ein 12,3 mm langes Exemplar; die Cuticula ist queringelt.

Die zweite, weiter entwickelte Larvenform zeigt am Kopfende

<sup>1</sup> RÖMER und SCHAUDINN, Fauna arctica. Die Nematoden von O. v. LINSTOW. Bd. I. Lfrg. 1. Jena 1900, S. 119—124. Tab. VI. Fig. 1—20. Tab. VII Fig. 21—27.

drei Lippen, aber noch keine Zwischenlippen; die Dorsallippe (Fig. 2) ist vorn in zwei rundliche Vorsprünge vorgezogen; die kleineren Exemplare sind 11 mm lang und 0,33 mm breit; der Nervenring umgibt den Oesophagus 0,088 mm vom Kopfende entfernt, dicht dahinter liegt ventral der Porus excretorius, 0,101 mm vom Kopfende; bei diesen Larven ist der Porus noch nicht durchbohrt, aber eine papillenartige Erhebung des Körperparenchyms ragt in die dicke Cuticula hinein.

Die Larven machen mehrere Häutungen durch.

Die Geschlechtsform liegt frei im Darm und ist von SCHNEIDER, KRABBE, JÄGERSKIÖLD, STILES und HASSALL und mir eingehend beschrieben. Sechs Hauptlängsnerven durchziehen den Körper, von denen die peripheren Nerven seitlich in die Muskeln ausstrahlen; ein dorsaler, ein ventraler und jederseits zwei laterale, die von dem Seitenfeld etwa um deren Breite entfernt verlaufen; der dorsale und ventrale Längsnerv werden von einem schmalen Wulst, die vier lateralen aber von Muskelzellen gestützt.

Die Vagina teilt sich nach kurzem Verlauf in zwei Uteri von 0,51 mm Breite; diese setzen sich in schmale, 0,1 mm breite Tuben fort, die in die etwas breiteren, 0,24 mm im Querschnitt messenden Ovarien übergehen. Die dünnen Tuben zeigen in der Mitte eine etwa 1,58 mm lange und 0,35 mm breite Anschwellung, die wohl als Receptaculum seminis zu deuten sein wird. Die Seitenfelder sind im Querschnitt pilzförmig (Fig. 3); eine breite, quere Scheidewand teilt sie in eine dorsale und ventrale Hälfte, und an deren innerem Ende verläuft das Gefäß, welches im Porus mündet; das Organ, welches ich unpaare Drüse genannt habe, ist also nicht als Excretionsorgan zu bezeichnen; das in ihm verlaufende Gefäß mündet ventral zwischen den beiden Seitenlippen des Kopfes; über die Funktion habe ich die Vermutung, daß hier eine erweichende Flüssigkeit abgesondert wird, welche zur rechten Zeit die Verwachsung der Magenwand mit dem Kopfende löst, damit die Larve frei wird und zur Entwicklung der Geschlechtsreife in den Darm übersiedeln kann. Im Gewebe der Seitenfelder, die offenbar Nephridien sind, liegen kugelförmige, sich färbende Kerne, die von einem hyalinen Hof umgeben sind.

*Ascaris plagiostomorum* n. sp.

(Fig. 4)

aus dem Magen von *Selache maxima*, Ceylon, und von den Kiemen von *Raja radiata*.

Die Cuticula ist quergeringelt; dicht vor der Mitte des Oesophagus steht in den Seitenlinien jederseits eine halbkugelförmige Nackenpapille. Die Lippen sind sehr kurz und breit und tragen die Papillen ganz vorn; an der Innenseite steht eine rundliche Vorrangung, auf deren Scheitelpunkt zwei vorn gerade abgeschnittene Zähne sichtbar sind, die vorn Spitzen tragen; die Mundöffnung ist also mit sechs solcher Zähne umgeben; Zahnleisten und Zwischenlippen fehlen. Der Oesophagus nimmt etwa  $\frac{1}{12}$  der ganzen Tierlänge ein und seine Drüsen sind nach hinten an der Ventralseite des Darmes zu einer Verlängerung ausgezogen, welche länger ist als der Oesophagus selbst, während der Darm an der Dorsalseite des Oesophagus eine Verlängerung von  $\frac{5}{12}$  der Oesophaguslänge trägt, die nach vorn zieht.

Das Männchen hat eine Länge von 17 und eine Breite von 0,75 mm; das Schwanzende nimmt  $\frac{1}{86}$  der ganzen Länge ein und die äußerste Spitze ist fingerförmig verdünnt; die gleichen Cirren sind 0,62 mm lang; am Schwanzende stehen an der Ventralseite jederseits etwa 70 präanale Papillen in einer Reihe, die nach hinten zu immer kleiner werden und immer gedrängter stehen; sie nehmen das hintere Siebentel des Körpers ein; postanale Papillen sieht man jederseits drei, zwei dicht hinter der Cloake und eine dicht vor dem Schwanzende, außerdem aber jederseits drei laterale postanale, von denen die vorderste größer ist.

Bei dem 28 mm langen und 1,58 mm breiten Weibchen ist das Schwanzende abgerundet und nimmt  $\frac{1}{175}$  der Gesamtlänge ein; die Vulva liegt in der Mitte des Körpers; die kugelrunden Eier messen 0,039 mm und haben einen weit von der Schale entfernten Dotter.

*Ascaris quadrata* n. sp.

Fig. 5

? = *Ascaris pastinacae* Rud. (nomen nudum) aus *Taeniura* spec.?

Länge des Männchens 43, des Weibchens 58 mm; Breite bei ersterem 0,87, bei letzterem 1,38 mm. Lippen vierseitig mit schmaler Basis; sie zeigen Zahnleisten und haben Zwischenlippen; v. DRASCHE<sup>1</sup> hat sie unter dem Namen *Ascaris Pastinacae* vortrefflich abgebildet, ohne die Art übrigens zu beschreiben, weshalb ich keine neue Zeichnung der Lippen gebe; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{18}$  der ganzen Länge ein und endigt mit einem kleinen Bulbus.

<sup>1</sup> v. DRASCHE, Verhandl. d. k. k. zoolog.-botan. Gesellsch. Wien 1882. S. 135. Tab. IX. Fig. 22–23.

Beim Männchen ist das Schwanzende  $\frac{1}{215}$  der Tierlänge groß und hat eine konische Spitze; jederseits stehen 8 prä-, 1 par- und 5 post-anale Papillen; die kurzen Cirren messen 0,53 mm.

Das Weibchen hat ein verjüngtes, abgerundetes Schwanzende von  $\frac{1}{123}$  Körperlänge; die Vulva mündet in der Mitte des Körpers; die Vagina ist 3,8 mm lang und das der Vulva anliegende Viertel ist 0,14 mm breit, während die übrigen  $\frac{3}{4}$  eine Breite von 0,06 mm haben; die Uteri sind da, wo sie sich an die Vagina setzen, 0,10 mm breit. Die 0,068 mm großen Eier sind kugelförmig und haben eine dünne, membranöse Hülle, welche feine Granulationen trägt.

Auf S. 103 meines Nachtrags zum Compendium der Helminthologie habe ich die hier zitierte Abbildung v. DRASCHES irrtümlich zu *Cheiracanthus (Echinocephalus) uncinatus* Mol. gestellt.

*Ascaris Balistis* n. sp.

aus *Balistes mitis* und *Balistes stellatus*. Ceylon.

Eine Larvenform von 10 mm Länge und 0,22 mm Breite. Die Cuticula ist glatt, am Kopfende stehen drei undeutliche Lippen; der Oesophagus nimmt  $\frac{1}{12,5}$  der ganzen Länge ein und sendet nach hinten eine an der Ventralseite des Darmes liegende drüsige Verlängerung, welche ebenso lang ist wie der Oesophagus; der Darm ist nach vorn an der Dorsalseite des Oesophagus verlängert an dessen hinterem Drittel; das Schwanzende ist hinten schwach knopfförmig verdickt und nimmt  $\frac{1}{51}$  der Gesamtlänge ein.

*Ascaris balisticola* n. sp.

aus *Balistes mitis* und *Balistes stellatus*. Ceylon.

Ebenfalls Larven, deren Länge 7,4, die Breite 0,22 mm beträgt; die Cuticula ist quergeringelt; am Kopfe steht ein embryonaler Bohrzahn; der Oesophagus mißt  $\frac{1}{9}$  der Tierlänge, er und der Darm tragen keine Fortsätze; das Schwanzende ist sehr kurz und kegelförmig mit abgerundeter Spitze; die Länge beträgt  $\frac{1}{169}$  der Gesamtlänge.

*Spiroptera muricola* n. sp.

aus *Mus surifer*. Unterhautbindegewebe an den Füßen. Siam.

Larven von 26 mm Länge und 0,59 mm Breite; das Kopfende ist gerade abgestutzt und trägt vier kleine, im Kreise gestellte Papillen; die Muskulatur ist mächtig entwickelt und grenzt innen, die ganze Leibeshöhle ausfüllend, an Oesophagus und Darm, denn Geschlechtsorgane fehlen noch ganz; sie gehört zu SCHNEIDERS Polymyariern.

Die Seitenwülste nehmen  $\frac{1}{17}$  der ganzen Peripherie ein und schneiden innen mit der Muskulatur ab; auch sie legen sich an Oesophagus und Darm; sie sind durch eine Scheidewand, die von rechts nach links zieht, in eine dorsale und ventrale Hälfte geteilt; die Scheidewand verdickt sich nach innen und erscheint im Querschnitt keilförmig; der dorsale und ventrale Längswulst ist schwach entwickelt; der Oesophagus mißt  $\frac{1}{11}$  der ganzen Länge und wird 0,35 mm vom Kopfende vom Nervenring umgeben; das sehr kurze Schwanzende ist abgerundet und trägt eine sehr kleine, fingerförmige Verlängerung; es nimmt  $\frac{1}{221}$  der Tierlänge ein.

*Dilepið trichocephalus* n. sp.

Fig. 6—8

aus *Cercopithecus pyrrhonotus* Ehrenb. Westafrika.

Bis 100 mm lang; alle Glieder kürzer als breit; Kette vorn sehr dünn; erste Proglottiden 0,0088 mm lang und 0,20 mm breit, mittlere 0,20 mm lang und 0,67 mm breit, letzte 0,20 und 1,58 mm. Der dreieckige Scolex ist 0,16 mm lang und 0,21 mm breit; das Rostellum trägt zwölf Haken mit nach vorn verlängertem Wurzelast; der Hebelast fehlt. Die Cuticula ist 0,013 mm dick; unter ihr liegt eine Schicht Ring- und Längsmuskeln; im Parenchym verlaufen Dorsoventral- und innere und äußere Längsmuskeln, die auf Querschnitten zwei Ringe bilden, zusammengesetzt aus Bündeln von Fasern. Die großen Hauptlängsgefäße sind ventral gerückt und verlaufen  $\frac{22}{100}$  des Querschnitts vom Rande entfernt; hinten im Gliede sind sie durch eine Anastomose verbunden. Die zwei Hauptlängsnerven liegen in der Mitte zwischen Gefäß und Gliedrand. Kalkkörperchen fehlen. Die Geschlechtsöffnungen stehen einseitig randständig, in der Mitte des Gliedrandes, die Vagina liegt ventral vom Cirrusbeutel.

Der spindelförmige Cirrusbeutel nimmt  $\frac{1}{8}$  des Querdurchmessers ein; das Vas deferens erweitert sich vor der Einmündung in ersteren zu einer kolbigen Samenblase; die Hoden liegen in einer Reihe dorsal in der Marksubstanz, etwa zwölf in einem Querschnitt.

Die Vagina erweitert sich zu einem auffallend großen Receptaculum seminis, das  $\frac{3}{7}$  des Querdurchmessers des Gliedes einnimmt; von dessen innerem Ende verläuft sie nach hinten und endigt vor der Mitte des Gliedrandes. Der Keimstock besteht aus kolbenförmigen, voneinander getrennten, wenig zahlreichen Drüsenhaufen, welche im mittleren Drittel des Querschnitts ventral in der Marksubstanz liegen; der Dotterstock bildet einen von links nach rechts verlaufenden, ge-

streckten Körper, der ventral in der Mittellinie liegt und dorsal von ihm findet sich die kleine, kugelförmige Schalendrüse, etwa in der Mittelachse. Die Eier sind zweischalig und annähernd kugelförmig; die äußere, membranöse, nicht ganz regelmäßig runde Hülle mißt 0,065 mm, die innere 0,044 mm und die sechshakige Oncosphäre 0,034 mm.

*Zschokkia remota* n. sp.

Fig. 9—10

aus *Cercopithecus pyrrhonotus* Ehrenb. Westafrika.

Die Länge beträgt bis 130 mm; die letzten Glieder sind länger als breit; die Länge und Breite der Proglottiden ist vorn 0,12 und 0,99 mm; in der Mitte 0,47 und 3,55 mm, hinten 1,38 und 2,17, bei den letzten 2,96 und 1,01; die Breite nimmt also von der Mitte nach hinten zu ab, während die letzten Glieder sich sehr in die Länge strecken; die ganze Gliederkette erscheint also gestreckt lancettförmig, und verbreitert sich gleich hinter dem Scolex gleichförmig. Letzterer hat einen Querdurchmesser von 0,55 mm und trägt am Scheitel ein flaches, unbewaffnetes Rostellum. Die Cuticula ist 0,0052 mm dick; eine Subcuticularschicht und Kalkkörperchen fehlen; die Dorsoventralmuskeln sind kräftig entwickelt, außerdem finden sich Lagen von Längsmuskelbündeln, eine äußere und eine innere, von denen die innere in der Marksubstanz verläuft. Zwei Hauptlängsgefäße sind stark von rechts nach links geschlängelt und verlaufen im 22. und 78. Hundertstel des Querschnitts; die Hauptlängsnerven liegen nach außen von den Gefäßen im ersten Drittel der Entfernung von ihnen zum Außenrande.

Die Geschlechtsöffnungen stehen einseitig, ganz vorn am Proglottidenrande und münden in ein kleines, trichterförmiges Genitalatrium, das von Radiärmuskeln umgeben ist; es steht nicht genau randständig, sondern an der Ventralfläche, 0,04 mm vom Rande entfernt (Fig. 10 *sg*). Der Cirrusbeutel ist klein und eirund; er nimmt  $\frac{1}{18}$  des Querdurchmessers ein; die Hoden liegen in der Marksubstanz zwischen den beiden Gefäßen; sie sind durchschnittlich 0,04 mm breit und 0,07 mm lang; in einem Querschnitt findet man etwa 30.

Die Vagina verläuft fast gerade von der Mündung bis zur Mittelachse des Gliedes; hier liegt der rundliche Dotterstock; seitlich links und rechts und ventral von ihm sind die kolbigen Drüsenhaufen des Keimstocks gelagert. Die kugelrunden Eier messen 0,060 mm; die Schale steht weit von der 0,031 mm großen Oncosphäre ab, welche noch eine besondere breite Hülle besitzt.

Die bisher in Affen gefundenen Tänien sind folgende:

*Taenia megastoma* Diesing, ohne Rostellum und Haken, Geschlechtsöffnungen randständig, unregelmäßig abwechselnd,  
*Moniexia rugosa* Diesing, ohne Rostellum und Haken; in jedem Gliede doppelte Geschlechtsöffnungen und Geschlechtsorgane,  
*Bertia conferta* Meyner,  
*Bertia mucronata* Meyner,  
*Bertia Studeri* Blanchard,  
*Bertia Satyri* Blanchard.

Bei *Bertia* ist der Scolex unbewaffnet, die Geschlechtsöffnungen stehen randständig abwechselnd und die Eier führen einen birnförmigen Apparat.

Die in Affen vorkommenden Tänien gehören demnach zu zwei Gruppen; die eine lebt in pflanzenfressenden Säugetieren, *Moniexia* und *Bertia*, die andere in Insektenfressern, zu denen *Dilepis* gehört; das steht im Einklang mit der Ernährungsweise der Affen, welche bald Pflanzenkost, bald Insekten, außerdem Vogeleier und junge Vögel fressen. *Zschokkia remota* ist verwandt mit *Taenia acuta* Rud. der Fledermäuse, insofern als auch bei dieser Art der Genitalsinus nicht genau randständig, sondern ventral, dem Gliedrande nahe mündet; nach PARONA gehört die Art aber ihrer Hodenbildung nach zu *Hymenolepis*.

*Bothriocephalus macrophallus* n. sp.

Fig. 11—15

aus *Phoca barbata*.

= *Bothriocephalus* spec.? STILES und HASSALL<sup>1</sup> aus *Callorhinus* = *Otaria ursina*.

Länge bis 30 mm, Breite hinten 2,2 mm. Die Gliederung beginnt gleich hinter dem Scolex; vorn sind die Proglottiden sehr kurz, sie erreichen hier nur eine Länge von 0,23 mm; nach hinten zu werden sie länger und messen 0,97 mm. Am Scolex sieht man zwei dorsal und ventral gestellte Sauggruben, die am Scheitelpunkt nur durch eine schmale Brücke getrennt sind; das sie lateral trennende Gewebe ist vorn zugespitzt, hinten jederseits gerundet und zeigt an den Seiten zwei konkave Ausschnitte.

Die Rindenschicht ist dorsal und ventral ebenso dick wie die

<sup>1</sup> STILES und HASSALL, The Fur Seals and Fur Seals Islands of the North Pacific Ocean. Part. III. Washington 1899. p. 168. Fig. 97—100.

Markschicht; die Grenze wird durch Transversalmuskeln gebildet; außerdem finden sich starke Dorsoventralmuskeln. Kalkkörperchen fehlen ganz; die großen Hauptlängsnerven verlaufen im 22. und 78. Hundertstel des Querschnitts; die Gefäße sind sehr zahlreich; man erkennt auf Querschnitten zwei Kränze, von denen der äußere aus 50—60 besteht, die außen, zwischen und innen von den Dotterstöcken verlaufen; der innere besteht aus 20—24 in der Markschicht verlaufenden; zwischen den äußeren und inneren Gefäßen ziehen schräg von vorn nach hinten verlaufende Anastomosen.

Die Geschlechtsöffnungen münden ventral in der Vorderhälfte der Mittellinie in einer Furche, welche links und rechts nicht selten senkrecht zur Oberfläche gestellte Wände hat; vorn ragt der große Cirrus vor, dahinter folgt die quere Vagina, hinter ihr die runde Uterusmündung (Fig. 14).

Der Cirrus ist sehr groß, im Längsschnitt viereckig und ragt über die Oberfläche der Proglottide hervor, welche hier eine tiefe Rinne bildet; der Cirrusbeutel nimmt  $\frac{1}{10}$  des Querdurchmessers des Gliedes ein; er ist im Querschnitt herzförmig mit der Spitze nach innen gerichtet; die Wandung zeigt Radiärmuskeln und im Innern sieht man Schlingen des Vas deferens. Die sehr zahlreichen Hoden liegen in der Markschicht; sie sind annähernd kugelförmig und durchschnittlich 0,52 mm groß.

Der Keimstock liegt ventral in der Markschicht im hinteren Drittel der Proglottide, links und rechts vom Cirrusbeutel; die Zellen sind 0,013 mm groß, der Zelleib färbt sich ebenso stark wie der Kern. Die Dotterstocksfollikel sind überall in der Innenhälfte der Rindenschicht verbreitet; die Zellen sind 0,0067 mm groß und haben einen großen, sich stärker färbenden Kern. Der Uterus nimmt die Mitte der Markschicht ein und liegt im mittleren Fünftel des Querdurchmessers, und zwar in der hinteren Hälfte der Proglottide; er besteht aus Schlingen, in denen die Eier reihenweise liegen. Die reifen Eier sind wie bei vielen Distomen dunkelgelb; sie sind ungedeckelt und 0,062 mm lang und 0,047 mm breit.

STILES und HASSALL haben diese Art weder benannt noch beschrieben, aber die Abbildungen, welche sie von dem Scolex geben, zeigen deutlich, daß sie die hier beschriebene Art gefunden haben.

In Robben und verwandten Tieren sind bis jetzt zehn *Bothriocephalus*-Arten gefunden.

*Pyramicocephalus anthocephalus* Rud. ist durch seine Scolex-Bildung hinlänglich verschieden.

*Bothriocephalus hiäns* Dies., *cordatus* Leuckart, *polycalceolus* Ariola, *elegans* Krabbe, *Römeri* Zschokke sind lange, bis 1150 mm messende Arten.

*Diplogonoporus fasciatus* Krabbe und *variabilis* Leuckart haben in jedem Gliede doppelte Geschlechtsorgane. Kleine Arten sind *Bothriocephalus lanceolatus* Krabbe und *schistochilus* Germanos; die Bildung des Scolex und des Cirrus ist aber bei beiden Arten wesentlich anders als bei unsrer Art; bei *schistochilus* münden außerdem Cirrus und Vagina in eine gemeinsame Kloake.

Die *Ascaris*-Art aus *Taeniura* habe ich *Ascaris quadrata* n. sp. und nicht *Ascaris Pastinacae* Rudolphi genannt, weil letztere Bezeichnung kein Artenname, sondern nur eine vorläufige Benennung ist, die nach RUDOLPHIS Erklärung bedeuten soll: eine *Ascaris* aus *Pastinaca*, deren Beschreibung und definitive Benennung RUDOLPHI sich vorbehält. RUDOLPHI führt unter der Überschrift: Species dubiae auf S. 56 seiner Synopsis *Ascaris Pastinacae* auf ohne ein Wort der Erklärung hinzuzufügen, als nomen nudum, und will die Bezeichnung nicht als Artenname aufgefaßt wissen.

Die modernen Systematiker aber richten sich danach nicht; sie führen diese vorläufigen Bezeichnungen RUDOLPHIS an Stelle der bekannten, gangbaren Namen wieder ein, weil RUDOLPHIS Bezeichnungen älter sind als die letzteren. Was aber eine Benennung zu bedeuten hat und was unter ihr zu verstehen ist, hat lediglich der zu bestimmen, der sie aufgestellt hat, und wenn RUDOLPHI erklärt, seine Benennung *Filaria Cygni* bedeute nur: eine zur Zeit noch unbekannte *Filaria* aus dem Schwan, steht niemandem, auch keinem Zoologenkongreß, das Recht zu, diese Bezeichnung RUDOLPHIS entgegen dessen Willen als Speciesname gelten zu lassen.

Es ist beschlossen worden, den ältesten Namen für eine Tierart gelten zu lassen, unter dem sie in erkennbarer Weise beschrieben ist; diese Species dubiae RUDOLPHIS sind aber gar nicht beschrieben; die modernen Systematiker aber binden sich daran nicht; der RUDOLPHISCHE Name ist älter als die späteren, und darum wird er wieder eingeführt.

Man wird kaum behaupten können, daß ein Autor ein Tier in erkennbarer Weise beschrieben hat, der dessen Kopf für den Schwanz angesehen hat und umgekehrt; das ist der Fall bei LINNÉ, der bei *Trichocephalus dispar* das dünne Kopf- für das Schwanzende hielt,

und die Art *Ascaris trichiura* nannte; später erkannte man das Richtige und nannte das Tier *Trichocephalus*. Da nun der Speciesname *trichiurus* Liu. (1771) älter ist als *dispar* Rudolphi (1801), so ist ersterer Name wieder eingeführt, und ein Tier, das ein haarförmig verdünntes Kopf- und ein verdicktes Schwanzende hat, heißt jetzt *Trichocephalus trichiurus*, Haarkopf, Haarschwanz. Geistloser kann man die Sache wohl kaum behandeln. Die Regel, den ältesten Namen eines Tieres wieder einzuführen, welche jetzt befolgt wird ohne Rücksicht darauf, ob dasselbe unter diesem Namen in erkennbarer oder auch überhaupt mit einem Worte beschrieben ist, ist zu verwerfen, weil sie unausführbar ist.

Verfolgen wir den Namen eines Tieres von dem jetzt gebräuchlichsten bis zu dem ältesten, so kommen wir bald zu einer Bezeichnung, die heute absolut unmöglich ist; man muß also bei dem Suchen nach einem älteren Namen, das ausgeführt wird im Interesse der Stabilität der Nomenklatur, willkürlich Halt machen auf einer Stufe zwischen dem jetzigen Namen und den unmöglichen älteren. *Holostomum variable* Nitzsch (1819) hat früher geheißen *Amphistoma macrocephalum* Rudolphi (1808—1810), *Strigea Abildgaard* (1793), *Fasciola Strigis* Gmelin (1788—1793), *Festucaria Strigis* Schrank (1788), *Planaria teres* Goeze (1782); hier hat man die Wahl, welcher Name jetzt gelten soll; die letzten fünf sind sämtlich älter als der jetzt gebräuchliche. *Schistocephalus dimorphus* Crepl. hat früher *Bothriocephalus*, *Rhytis*, *Taenia*, *Fasciola*, *Hirudo* geheißen; *Gordius aquaticus* Gmelin ist früher in die Genera *Filaria*, *Lumbricus*, *Chaetia*, *Seta*, *Vitulus*, *Amphisbaena* gesetzt; *Echinorhynchus gigas* Goeze hat früher *Taenia hirundinacea* Pallas und *Ascaris lumbricoides* Frisch geheißen; demnach ist es mir zweifellos, daß die Einführung der ältesten Namen, auch wenn die Tiere erkennbar unter ihm beschrieben sind, unmöglich ist.

Die Auffassung der modernen Nomenklatur ist mir erst völlig klar geworden aus einem Schreiben des Herrn C. W. STILES in Washington, mit dem ich über diese Frage korrespondierte.

STILES sagt, er trenne den Namen absolut von der Beschreibung des Tieres; niemand wundere sich darüber, wenn er einem Europäer begegne, der Schwarz heiße, oder einem Neger, der den Namen Weiß trage. Ich glaube, daß denn doch ein Unterschied besteht zwischen den erblichen Familiennamen der Menschen und den willkürlich den Tieren gegebenen.

Auch in der Zoologie finden wir ja wissenschaftliche Namen,

die unerklärbar sind, weil sie aus dem Lateinischen, der Sprache der wissenschaftlichen Nomenklatur, herübergenommen sind; die alten Römer nannten den Bär *Ursus*, den Schwan *Cygnus*, die Schlange *Anguis*, den Frosch *Rana*, und den Lachs *Salmo*. Diese Benennungen sind zu wissenschaftlich zoologischen Gattungsnamen gemacht und die Speciesnamen betonen eine charakteristische Eigenschaft, wie *Ursus maritimus*, *Cygnus musicus*, *Anguis fragilis*, *Rana virens*, *Salmo fontinalis*; die erdrückende Mehrzahl der zoologischen Namen aber ist künstlich geschaffen und bezeichnet eine Eigenschaft des Tieres; eine dritte Gruppe von Benennungen stammt von menschlichen Eigennamen, wobei man oft wenig wählerisch gewesen ist; wenn drei Kleinschmetterlinge *Schönherrella*, *Leuwenhoekella* und *Schiffermüllerella* heißen, so ist das wohl kein Lateinisch mehr. Wenn STILES meint, ein Name brauche gar keinen deskriptiven Charakter zu haben, ein Weißer könne ebenso gut Rot wie Grün und Schwarz heißen, so gebe ich das für die erblichen Familiennamen der Menschen ohne weiteres zu, die wissenschaftlichen Namen der Tiere aber haben, die wenigen aus der lateinischen Sprache herübergenommenen und die nach menschlichen Namen gebildeten ausgenommen, tatsächlich sämtlich einen deskriptiven Charakter; nach STILES könnte man ja beliebige wortähnliche Klänge benutzen, die gar nichts bedeuten, und das wäre immerhin noch besser als ein Name wie *Trichocephalus trichiurus*.

STILES ist ein überzeugter Anhänger des Prioritätsprinzips und sagt, daß die Durchführung desselben sich in Nordamerika nur als nützlich erwiesen habe; das mag sein; für Europa aber ist es unmöglich, da die zoologische Wissenschaft hier mehr als 100 Jahre älter ist; die Wiedereinführung unsrer ältesten zoologischen Namen ist in vielen Fällen eine absolute Unmöglichkeit, und bei der Wahl der älteren, wo es nicht die ältesten sein können, ist der Willkür Tür und Tor geöffnet, die nicht zur Stabilität der Nomenklatur führen kann.

In meiner Arbeit »Die moderne helminthologische Nomenklatur« (Zoolog. Anzeiger XXVI, Nr. 692, 1903) ist S. 228 ein Fehler im Druck zu finden, der den Sinn entstellt; ich kann nicht dafür, da mir die Korrektur nicht zugestellt wurde; ich bemerkte, daß es doch nicht möglich sei, ein Wort im Nominativ *Linnaeus* und im Genitiv *linnaei* zu schreiben; der Setzer muß das auch für nicht richtig gehalten haben, denn er setzt das letztere Wort »*Linnaei*«, wodurch das, was ich ausdrücken wollte, entstellt ist.

STILES schreibt, er huldige dem Prioritäts- und ich dem Autoritäts-Prinzip. Den Unterschied halte ich für nicht richtig formuliert; allerdings ist das Prinzip von STILES das Prioritäts-Prinzip und dasselbe ist nicht durchführbar; darüber kann es eine abweichende Ansicht nicht geben, denn wir können nicht für *Strongylus auricularis* den ältesten Namen dieser Art *Cucullanus Ranae* einführen, ebensowenig *Taenia haeruca* für *Echinorhynchus angustatus* und nicht *Gordius medinensis* für *Dracunculus medinensis* und so weiter in infinitum; und wo es doch geschieht, kommt etwas Sinnloses heraus, wie bei der Wiedereinführung von *Fasciola* für *Distomum*. Man muß bei dem Suchen nach älteren Namen willkürlich in der Mitte der Stufenleiter zwischen dem jüngsten und ältesten stehen bleiben. Mein Prinzip ist nicht das Autoritäts-, sondern das Stabilitätsprinzip; ich frage nicht danach, welcher der Autoren die größere Autorität besitzt, sondern halte es im Interesse der Stabilität in der Nomenklatur für notwendig, Namen, welche seit hundert und mehr Jahren bekannt und angenommen sind, zu erhalten, und glaube, daß die Wiedereinführung von alten Namen aus doktrinären Gründen, unnötig und schädlich ist. Die Stabilität halte ich für das Wichtigste; die Namen sind Bezeichnungs- und Erkennungsmittel, und hat sich eine Benennung durch hundert und mehr Jahre erhalten, so soll man sie nicht durch eine moderne ersetzen, nach deren Bedeutung man erst suchen muß.

### Erklärung der Abbildungen.

Fig. 1—3. *Ascaris osculata*. 1, Kopfende einer jüngeren Larve von rechts; 2, Dorsallippe einer älteren Larve; 3, Seitenfeld der Geschlechtsform.

Fig. 4. Dorsallippe von *Ascaris plagiostomorum*.

Fig. 5. Männliches Schwanzende von *Ascaris quadrata* von der Bauchseite.

Fig. 6—8. *Dilepis trichocephalus*. 6, Scolex; 7, Haken; 8, Querschnitt einer Proglottide, schematisch; *la*, *li*, äußere und innere Längsmuskeln; *cb*, Cirrusbeutel; *v* Vas deferens; *h*, Hoden; *k*, Keimstock; *d*, Dotterstock; *s*, Schalendrüse; *r*, Receptaculum seminis; *g*, Gefäß; *n*, Nerv.

Fig. 9—10. *Zschokkia*. 9, Scolex; 10, Proglottidenquerschnitt, schematisch; *sg*, Sinus genitalis; *va*, Vagina; andere Bezeichnungen wie bei Fig. 8.

Fig. 11—15. *Bothriocephalus macrophallus*. 11—12, Scolex, 11, von der Seite, 12, von der dorsalen oder ventralen Fläche; 13, von der Scheitelfläche; 14, die Geschlechtsöffnungen; *c*, Cirrus; *v*, Vagina; *u*, Uterusmündung; 15, schematischer Proglottidenquerschnitt; *n*, Nerv; *ga*, *gi*, äußere und innere Gefäße; *t*, Transversalmuskel; *c*, Cirrus; *cb*, Cirrusbeutel; *h*, Hoden; *d*, Dotterstock; *k*, Keimstock; *u*, Uterus mit Eiern.

# Zur Kenntnis der Hydrachnidengattungen *Frontipoda*, *Gnaphiscus* und *Oxus*.

Von

**F. Koenike,**

Bremen.

---

Mit Tafel XIV und XV.

---

## Gen. *Frontipoda* Koen.

1835—1841. *Marica*, C. L. KOCH, Nr. 6<sup>1</sup>. Hft. 12, Nr. 5.

1842. *Marica*, id., Nr. 7, S. 25.

1880. *Marica*, C. J. NEUMAN, Nr. 19, S. 72.

1891. *Frontipoda*, F. KOENIKE, Nr. 8.

1895—1896. *Frontipoda*, R. PIERSIG, Nr. 22, S. 54.

1897—1900. *Frontipoda*, id., Nr. 23, S. 241.

1898. *Frontipoda*, F. KOENIKE, Nr. 12, S. 265.

Körper hoch gewölbt, seitlich zusammengedrückt. Rücken mit medianer Längsfurche. Die beiden Augenpaare nahe aneinander gerückt. Maxillarplatte hinten in einen flächig erweiterten Fortsatz auslaufend; Außenrand der Palpen-Insertionsstelle fortsatzartig ausgezogen. Taster kurz, Endglied zweispitzig. Beine am Stirnende übereinander auf Epimeralfortsätzen eingelenkt. Hinterfuß anstatt der Krallen mit einer Schwertborste ausgestattet. Epimeralplatten völlig miteinander verschmolzen und als Panzer den ganzen Körper bis auf eine mediane Rückenfurche einhüllend. Imagines ohne äußeren, scharf ausgeprägten Geschlechtsdimorphismus. Geschlechtshof inmitten des Epimeralpanzers gelegen; sechs in die Körperhaut eingebettete Näpfe durch zwei an der Außenseite beweglich eingelenkte Chitinklappen überdeckt. Am Penisgerüst ein unpaarer Fortsatz sowie ein Paar kurze Seitenäste fehlend; an Stelle der langen Seiten-

---

<sup>1</sup> Die Nummer bezieht sich auf das Literaturverzeichnis am Schlusse dieses Aufsatzes.

äste ein Paar kurze, gekrümmte Chitinhaken. Anus in einer Chitinplatte liegend.

Das Epimeralgebiet der Nymphe in der ventralen Medianlinie gespalten. Das Geschlechtsfeld viernäpfig. Die männliche Nymphe in der seitlich zusammengedrückten Körpergestalt, durch den Besitz einer Rückenfurche, in der Ausdehnung des Epimeralpanzers und in den einander genäherten Augenpaaren dem Imago ähnelnd. Die weibliche Nymphe ohne Rückenfurche, im Körper breiter. Augenpaare weiter voneinander entfernt. Epimeralgebiet minder ausgedehnt.

*Frontipoda musculus* (F. O. Müll.).

(Taf. I, Fig. 1—9.)

1776. *Hydrachna musculus*, O. F. MÜLLER, Nr. 17, S. 191. Nr. 2283.  
 1781. — id., Nr. 18, S. 75. Taf. X, Fig. 5 und 6.  
 1793. *Trombidium musculus*, J. C. FABRICIUS, Nr. 4, Bd. II, S. 402.  
 1805. *Atax musculus*, J. C. FABRICIUS, Nr. 5, S. 368.  
 1835—1841. *Marica musculus*, C. L. KOCH, Nr. 6, Hft. 12, Nr. 5.  
 1842. *Marica musculus*, C. L. KOCH, Nr. 7, S. 25.  
 1880. ? — C. J. NEUMAN, Nr. 19, S. 72—74. Taf. X, Fig. 4.  
 1884. — C. J. NEUMAN, Nr. 20, S. 8.  
 1887. — BARROIS und MONIEZ, Nr. 1, S. 21—22.  
 1892. — R. PIERSIG, Nr. 21, S. 153.  
 1895—1896. *Frontipoda musculus*, R. PIERSIG, Nr. 22, S. 54.  
 1896. — F. KOENIKE, Nr. 11, S. 228.  
 1897—1900. — R. PIERSIG, Nr. 23, S. 242—245. Taf. XXIV, Fig. 62 (Weibchen und weibliche Nymphe).  
 1897. — SIG. THOR, Nr. 28, S. 31.  
 1898. — F. KOENIKE, Nr. 12, S. 266.

Männchen<sup>1</sup>.

Größe: Die Körperlänge mißt bis 0,880 mm, die größte Breite 0,610 mm und die Höhe 0,720 mm.

Färbung: Die Körperfarbe ist meistens ein mehr oder minder sattes Grün, doch trifft man nicht selten auch rote oder braune Individuen an.

Gestalt: In der Bauch- oder Rückenlage zeigt der Körper im Umriss eine schlanke Ellipse, welche hinten durch eine Kerbe unterbrochen ist, die von der am Hinterende des Körpers herablaufenden Rückenfurche hervorgerufen wird (Taf. XIV, Fig. 1). Daß sich die Rückenfurche auf der Bauchseite bis zum Geschlechtshofe fortsetzt,

<sup>1</sup> Der Beschreibung der Art liegt vorzugsweise seeländisches und holsteinisches Material zugrunde.

wie NEUMAN und PIERSIG sagen, kann ich nicht bestätigen. Nach meinem Befunde liegt das Analschild in seiner ganzen Ausdehnung mit dem Epimeralpanzer in derselben Fläche. Bei Stirnstellung ergibt die Kontur gleichfalls eine Ellipse. Die Rückenseite ist auffallend hoch gewölbt, während die Bauchseite in ihrer Längsrichtung fast geradlinig erscheint (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*c*). Seitlich ist der Körper merklich zusammengedrückt.

Haut: Eine weiche Körperhaut tritt nur in verschwindend geringer Ausdehnung zutage, soweit nämlich der sehr umfangreiche Epimeralpanzer den Körper unbedeckt läßt, und das geschieht am Stirnende, im Gebiete der Rückenfurche und auf der Bauchseite vom Geschlechtshofe an nach hinten, wo ein schmaler Streifen zwischen den Epimerenrändern frei bleibt. Zudem liegen in der weichen Oberhaut noch mehrere Chitinstücke; hinter dem Geschlechtshofe befindet sich ein Schild mit einem langen stielartigen Fortsatze am Hinterende. Fig. 1 auf Taf. XIV gibt die Form dieser Panzerplatte genau wieder, während PIERSIG dieselbe unrichtig darstellt (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*a*). NEUMANS bezügliches Bild entspricht schon eher der Wirklichkeit (Nr. 19, Taf. X, Fig. 4*b*), doch fehlt dem Bilde der stielartige Fortsatz. In der Tiefe der Rückenfurche nimmt man noch mehrere Chitingebilde wahr, deren Lagerung der von PIERSIG gebrachten Abbildung entspricht (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*d*), deren Gestalt aber bezüglich des vorderen Gebildes völlig abweicht, denn dasselbe ist nicht einfach wie P. es darstellt, sondern paarig; in jedem Teile befindet sich annähernd in der Mitte eine Haarplatte mit einer feinen Borste. Das mittlere Gebilde ist von mehr als doppelter Länge des vorderen paarigen Chitinteiles und kaum mehr als halb so lang wie das hinterste Chitinstück.

Augen: Die hinten befindlichen Pigmentkörper beider Augenpaare liegen fast unmittelbar aneinander; sie sind schwarz und von mir nicht in roter Färbung beobachtet worden, während NEUMAN solches nicht nur in der Beschreibung angibt, sondern auch bildlich darstellt (Nr. 19, S. 73, Taf. X, Fig. 4*c*). Über jedem Doppelauge liegt ein umfangreicher Drüsenhof mit einer dahinter befindlichen Haarplatte, die eine Borste von ansehnlicher Länge trägt.

Mundteile: Das 0,160 mm lange Maxillarorgan ist durch einen äußerst langen flächenartigen Fortsatz gekennzeichnet, welcher am freien Ende etwas seitlich vortretende Ecken besitzt (Taf. XIV, Fig. 2*p*<sup>2</sup>). Den Mundboden bildet eine vorn sehr schmale Leiste, welche sich nach hinten aufsteigend allmählich verbreitert und an

der Vereinigungsstelle mit der oberen Maxillarwandung von einer langen elliptischen Pharyngealöffnung durchbrochen wird (Taf. XIV, Fig. 2*pö*). Die die Mundrinne überdachende Chitindecke entsendet jederseits einen Chitinbogen, der sich nach auswärts vorbiegt und vor der Pharyngealöffnung an die Mundbodenleisten herantritt. Vorn besitzt der Chitinbogen einen Palpenmuskelzapfen (Taf. XIV, Fig. 2*tx*) und bildet mit der sich etwas überwölbenden Seitenwand des Maxillarorgans die Palpeneinlenkungsgrube, welche hinten offen ist (Taf. XIV, Fig. 2*t*). Der Luftsack hat eine Länge von 0,096 mm und ist am Hinterende auf kurzer Strecke umgebogen; auch das Vorderende weist eine schwache Biegung auf (Taf. XIV, Fig. 5). Das Grundglied der 0,128 mm langen Mandibel hat nur eine unbedeutende Breite (Taf. XIV, Fig. 4*bg*), doch eine ansehnliche Höhe, namentlich am Vorderende der Mandibulargrube (Taf. XIV, Fig. 3*g*), welche letztere sich hinten bis ans Ende erstreckt. Das Vorderglied ist von mäßiger Größe und am Grunde von bedeutender Stärke (Taf. XIV, Fig. 3*k*). Ein Vergleich meines bezüglichen Mandibelbildes (Fig. 3) mit demjenigen NEUMANS (Nr. 19, Taf. X, Fig. 4*g*) ergibt solch auffallende Unterschiede, daß man nur annehmen kann, NEUMANS Figur sei völlig mißlungen.

Palpen: Der Maxillartaster ist kurz und, von der Beugeseite betrachtet, erheblich dünner als die Füße. Bei Seitenansicht erscheint er gedrunken, etwa so wie PERSIG denselben für *Oxus strigatus* darstellt (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61*d*). Das vorletzte Glied ist nicht länger als das zweite, und das Basalsegment erweist sich auf der Beugeseite als außerordentlich kurz, jedenfalls kürzer als PERSIG es darstellt (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*e*). Noch weniger entspricht NEUMANS Palpenbild der Art in bezug auf das Grundglied der Wirklichkeit (Nr. 19, Taf. X, Fig. 4*f*). Das Endglied ist recht dünn und zweispitzig. Auf der Streckseite der Palpe befindet sich ein reicher Borstenbesatz, namentlich am zweiten und dritten Tasterabschnitte (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*e*).

Hüftplatten: Der sehr fein- und dichtporöse Epimeralpanzer umgibt in einer Ausdehnung den Körper, wie das bei keiner andern Hydrachnide beobachtet wurde. Auf der Bauchseite bleibt nur ein geringes Stück am Stirnende frei und ein schmaler Streifen zwischen den Epimeralrändern hinter dem Geschlechtshofe. Der Rücken ist nur im Gebiete der Rückenfurche unbedeckt. Eine merklich geringere Ausdehnung hat der Epimeralpanzer der Art nach NEUMANS Zeichnungen am Hinterende des Körpers (Nr. 19, Taf. X, Fig. 4*a* und 4*b*);

auch ist dessen Längsrand auf dem Rücken völlig abweichend gestaltet, so daß es mir in Anbetracht dieser sowie anderer Abweichungen zweifelhaft erscheint, ob NEUMANS Art in der Tat auf *Hydrachna musculus* O. F. Müll. bezogen werden kann. Bei den Augen und den Rückendrüsen, welche hart am Panzerrande liegen, ist der letztere ausgeschweift, wie PIERSIG das der Tatsache genau entsprechend darstellt (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62d). Von den vorn am Epimeralpanzer befindlichen acht Fortsätzen liegen je vier übereinander, nur der erste und vierte ragen ein wenig vor (Taf. XIV, Fig. 1). NEUMANS betreffende Figur (Nr. 19, Taf. X, Fig. 4b) zeigt in dieser Hinsicht einen beachtenswerten Unterschied, indem vom ersten bis zum vierten Fortsatze ein abgestuftes Zurücktreten stattfindet. Die drei äußeren Fortsätze des Männchens haben an der Spitze je ein klauenartiges, ein wenig nach auswärts gekrümmtes Chitingebilde. Der erste Fortsatz besitzt am freien Ende zwei winzige, blattartig breite Chitingebilde. Zwischen dem ersten und zweiten und zwischen diesem und dem dritten gewahrt man je eine mäßig lange, steife Borste (Taf. XIV, Fig. 1). Die elliptische Genitalbucht liegt inmitten des Epimeralgebiets und ist bis auf einen geringen Abstand der Plattenränder hinter derselben davon eingeschlossen.

Beine: Die fein porösen Gliedmaßen sind kurz und reich mit Borsten bewehrt; an den distalen Gliedenden stehen meist Dolch- und Schwertborsten in kranzartiger Anordnung. Das dünne, 0,208 mm lange Endglied des Hinterbeins ist krallenlos und trägt statt dessen eine Schwertborste, welche annähernd die halbe Gliedlänge erreicht; daneben nimmt man noch zwei gleich lange Dolchborsten wahr.

Geschlechtsorgan: Der Geschlechtshof liegt inmitten des Epimeralgebiets und hat eine Länge von 0,176 mm. Zwei außen beweglich eingelenkte Klappen überdecken es; dieselben sind schmal, schwach sichelförmig gekrümmt, porös, und auf der ganzen Fläche, besonders aber am Innenrande mit zahlreichen Härchen besetzt (Taf. XIV, Fig. 6v). Die sechs an der Innenseite der Klappen in die weiche Körperhaut eingebetteten Geschlechtsnäpfe sind lang und schmal (Taf. XIV, Fig. 1).

Das ungemein lange Penisgerüst (0,336 mm) sah ich in einem Falle bei einem Tiere in toto aus der Genitalöffnung teilweise herausragen. Es zeigt in der Seitenansicht die Gestalt wie sie Fig. 6pg auf Taf. XIV darstellt. Der Bulbus hat eine ansehnliche Größe (Taf. XIV, Fig. 7b), insbesondere eine bedeutende Höhe (Taf. XIV, Fig. 8b). Zur Stütze des Bulbus sitzt diesem ein großer Chitinbogen auf. Der letztere steht

beiderseits mit einem Paar kurzer kräftiger Chitinhaken in Verbindung (Taf. XIV, Fig. 7 $p^1$ ), an Stelle deren innerhalb anderer Gattungen große Äste angetroffen werden. Bezeichneter Chitinhaken zieht sich an der Seite des Bulbus tief herunter und biegt sich in seinem unteren Ende nach vorn um (Taf. XIV, Fig. 8 $p^1$ ). Von jedem der beiden Chitinhaken erstreckt sich nach hinten hin ein gekrümmtes Chitinstück (Taf. XIV, Fig. 7 *ck*).

After: Der Anus befindet sich auf einer langgestreckten, porösen Chitinplatte, die, unmittelbar hinter dem Geschlechtshofe beginnend, vorn eine schildförmige Gestalt aufweist und hinten stielartig ausläuft. Neben dem vorderen Teile der Analplatte erkennt man jederseits zwei Hautdrüsen mit je einem Haare daneben (Taf. XIV, Fig. 1).

### Weibchen.

Das Weibchen unterscheidet sich in seiner äußeren Erscheinung nicht auffallend vom Männchen; es ist nur wenig größer (0,9 bis 1 mm) und besitzt einen verhältnismäßig längeren Geschlechtshof, der bei einem 0,9 mm großen Weibchen eine Länge von 0,324 mm hat. PIERSIGS Fig. 62*a* auf Taf. XXIV weicht in einigen Punkten von meiner Fig. 1 ab; auf die verschiedenartige Gestalt der Analplatte habe ich bereits oben hingewiesen; hier möge noch einer Verschiedenheit in der Beborstung gedacht werden: die hintere seitliche Randborste bei PIERSIGS Bild ist bei dem meinigen weiter nach vorn gerückt, und eine vordere seitliche Randborste, die jenes zeigt, geht diesem ab, doch dürfte P. übersehen haben, daß die letztere in Wirklichkeit zwischen dem zweiten und dritten Epimeralfortsatze steht. Ich bin der Meinung, daß PIERSIGS bezügliche Abbildung in der Tat auf *F. musculus* (O. F. Müll.) zu beziehen ist und zwar gehört dieselbe auf Grund des langen Geschlechtshofes dem Weibchen an.

### Männliche Nympe.

Bei der Beschreibung der männlichen Nympe bin ich auf nur ein Exemplar angewiesen. Die Körperlänge mißt 0,4 mm, die größte Breite — gegen das Hinterende des Körpers — 0,240 mm und die Höhe 0,288 mm.

Die Körpergestalt gleicht bei Rücken- oder Bauchansicht einer langgestreckten Eiform (Taf. XIV, Fig. 9). Das Stirnende ist vom Epimeralgebiete an auffallend zugespitzt, so daß bei Rückenansicht der dritte und vierte Epimeralfortsatz durch die Seitenränder des

Körpers nicht verdeckt werden. Das Hinterende des Körpers zeigt eine geringe Höhe und zwar in der Weise, daß Bauch und Rücken in ihrer Längsrichtung stark gewölbt erscheinen. Dem Rücken fehlt die mediane Längsfurche nicht, doch ist sie wesentlich flacher als beim männlichen Imago. Wie die weibliche Nymphe so besitzt auch die männliche vier Reihen Hautdrüsen auf dem Rücken, doch sind dieselben bei der letzteren bedeutend näher zusammengedrückt.

Die beiden Augenpaare mit ihren schwarzen Pigmentkörpern liegen wie bei den ausgewachsenen Tieren unmittelbar nebeneinander.

Das in der ventralen Medianlinie gespaltene Epimeralgebiet kommt an Ausdehnung dem der adulten Formen annähernd gleich; es bleibt nur ein kleines Stück des ventralen Hinterendes davon unbedeckt. Der Epimeralpanzer umschließt die Körperseiten vollständig und greift auch in ansehnlicher Breite auf den Rücken über, wenn auch im Verhältnisse weniger als es bei den Imagines der Fall ist. In den vorderen Fortsätzen des Epimeralpanzers gleicht die Nymphe den ausgewachsenen Tieren, besonders verweise ich auf die Übereinstimmung in dem gleichfalls vorhandenen kleinen blattförmigen Anhang an der Spitze des ersten Fortsatzes. Die Genitalbucht ist von beträchtlicher Tiefe, doch selbst hinten nur von geringer Breite (Taf. XIV, Fig. 9).

Die Beine sind reich mit Borsten ausgestattet und verhältnismäßig länger als die der adulten Tiere. Die Schwertborste des krallenlosen Hinterfußes verhält sich in bezug auf Länge zum Endgliede wie 7:10.

Das Geschlechtsfeld ist fast kreisrund und besitzt vier Näpfe, von denen das hintere Paar etwas kleiner ausfällt. Eingerahmt wird das Geschlechtsfeld von zwei stark sichelförmigen, sehr schmalen Chitinplatten, auf denen eine Reihe feiner Borsten zu erkennen ist (Taf. XIV, Fig. 9). Der Anus ist dem Geschlechtsfelde stark genähert.

#### Weibliche Nymphe.

Die weibliche Nymphe finden wir bei PIERSIG kenntlich und aufs sorgfältigste bildlich dargestellt (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*f—h*). Der Körper mißt in der Länge 0,450 bis 0,560 mm, in der Breite 0,300 bis 0,370 mm und in der Höhe 0,370 bis 0,460 mm. Die Körpergestalt erscheint bei Rückenansicht gleichfalls eiförmig, doch bei weitem minder schlank als bei der männlichen Nymphe; der Körper ist oberhalb des Epimeralpanzers seitlich nicht zusammen-

gedrückt. Das Stirnende spitzt sich in viel geringerem Maße zu, so daß bei Rückenansicht nichts von den äußeren Epimeralfortsätzen zu erkennen ist (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*g*). Die Bauchseite ist in ihrer Längsrichtung abweichend von der der adulten Form und insbesondere von der der männlichen Nymphe geradlinig (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*h*). Doch ist bezüglich dieser PIERSIGSchen Abbildung zu bemerken, daß der höckerartige Vorsprung in halber Höhe des Hinterendes der normalen Nymphe mangelt, sowie auch das Hinterende an der Bauchseite vorn eckig dargestellt ist; indes vermute ich, daß die besagte Figur eine noch in der Larvenhaut eingehüllte Nymphe repräsentiert. Eine Rückenfurche mangelt der weiblichen Nymphe.

Der Rücken weist vier Reihen Hautdrüsen in der Anordnung auf wie PIERSIGS Fig. 62*g* auf Taf. XXIV es darstellt, doch darf ich nicht unterlassen anzugeben, daß ich das Vorkommen zweier Chitinstreifen, welche PIERSIG in bezeichnetem Bilde auf dem vorderen Teile des Rückens zeichnet, in keinem Falle bestätigen konnte; weibliche wie männliche Nymphe besitzen an deren Stelle ein Paar kleiner Haarplatten. Zwei solcher Haarplatten besitzen beide Nymphenformen auch zwischen Geschlechtshof und Anus (Taf. XIV, Fig. 9); man vermißt dieselben in PIERSIGS Fig. 62*f* auf Taf. XXIV.

Die Augen liegen abweichend von denen der männlichen Nymphe ein beträchtliches Stück voneinander (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*g*): bei 0,560 mm großen Exemplaren 0,064 mm.

Das in der ventralen Medianlinie gespaltene Epimeralgebiet läßt das hintere Drittel der Bauchfläche frei (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*f*) und reicht an den Seiten des Tieres nur bis zu halber Höhe hinauf (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*h*), nicht aber bis auf den Rücken, wie PIERSIGS Fig. 62*g* demonstriert; wohl kann es vorkommen, daß besonders helle Exemplare den Epimeralpanzer durchscheinen lassen. Die Genitalbucht kennzeichnet sich nebst einer bedeutenden Tiefe abweichend durch eine erhebliche Weite (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*f*).

Die Beine sind verhältnismäßig kürzer, als die der männlichen Nymphe. Die Schwertborste des Hinterfußes zeigt das gleiche Längenverhältnis zum Endgliede wie bei der andern Entwicklungsform.

Das Geschlechtsfeld gleicht demjenigen der männlichen Nymphe (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 62*f*). Der Anus liegt merklich weiter vom Geschlechtshofe entfernt als der der männlichen Nymphe.

Gen. *Oxus* Kramer.

- 1835—1841. *Marica*, C. L. KOCH, Nr. 6, Hft. 5, Nr. 23, 24 und Hft. 12, Nr. 6, 8 und 9.  
 1842. *Marica*, C. L. KOCH, Nr. 7, S. 25.  
 1877. *Oxus*, KRAMER, Nr. 14, S. 240—241.  
 1880. *Pseudomarica*, NEUMAN, Nr. 19, S. 70.  
 1895—1896. *Oxus*, PIERSIG, Nr. 22, S. 53—54.  
 1897—1900. *Oxus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 237.  
 1898. *Oxus*, KOENIKE, Nr. 12, S. 269.

Körper minder hoch gewölbt als bei *Frontipoda*. Rücken ohne mediane Längsfurche. Die beiden Augenpaare normal gelagert. Maxillarorgan und Taster nicht von denen der Gattung *Frontipoda* verschieden. Sämtliche Beine am Stirnende übereinander auf Epimeralfortsätzen eingelenkt; Hinterfuß ohne Krallen, statt deren mit Schwertborste. Epimeralplatten zu einem zusammenhängenden Bauchpanzer verschmolzen, niemals auf den Rücken übergreifend. Beide Geschlechter äußerlich nicht wesentlich differenziert. Der sechsnäpfige, mit Chitinklappen ausgestattete Geschlechtshof in einer Ausbuchtung des Hinterrandes der Epimeraldecke gelegen. Penisgerüst keinen einheitlichen Bau aufweisend. After frei in die weiche Körperhaut gebettet.

Nymphe ohne medianen Spalt im Epimeralpanzer. Geschlechtsfeld derselben viernäpfig.

*Oxus strigatus* (O. F. Müll.)

(Taf. XIV, Fig. 10—16).

1776. *Hydrachna strigata*, O. F. MÜLLER, Nr. 17, S. 191. Nr. 2279.  
 1781. — O. F. MÜLLER, Nr. 18, S. 71. Taf. X, Fig. 1 und 2.  
 1792. — M. LISTER, Nr. 16. Nr. 198.  
 1805. *Atax strigatus*, J. C. FABRICIUS, Nr. 5, S. 368.  
 1835—1841.? *Marica oblonga*, C. L. KOCH, Nr. 6. Hft. 12, Nr. 9.  
     ? *Marica confinis*, id. ibid., Hft. 12, Nr. 7.  
     Non *Marica strigata*, id. ibid., Hft. 5, Nr. 23.  
 1880. *Pseudomarica formosa*, NEUMAN, Nr. 19, S. 71.  
 1887. *Marica strigata*, BARROIS und MONIEZ, Nr. 1, S. 22.  
 1894. *Pseudomarica formosa*, PIERSIG, Nr. 25, S. 215.  
 1895. *Frontipoda strigata*, KOENIKE, Nr. 10, S. 5—7, Fig. 16.  
 1897. Non *Oxus strigatus*, SIG. THOR, Nr. 26, S. 31.  
 1897—1900. *Oxus strigatus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 238—240. Taf. XXIV, Fig. 61b und c.  
 1899. *Oxus strigatus*, CRONEBERG, Nr. 3, S. 82. Taf. IV, Fig. 22.  
 1901. *Oxus strigatus*, PIERSIG, Nr. 24, S. 155.

## Weibchen.

Größe: Das größte mir vorliegende Weibchen, welches von dem dänischen Forscher JENSEN in den Fedmosen unweit Bagsvaerd auf Seeland erbeutet wurde, mißt in der Länge 0,800 mm, in der Breite 0,450 mm und in der Höhe 0,400 mm.

Färbung: Die seeländischen Exemplare waren gelbgrün, die Gliedmaßen grün. Blaugrün scheint im übrigen am häufigsten angetroffen zu werden.

Gestalt: Der Körper hat bei Rückenansicht einen lang eiförmigen Umriß. Die Seitenansicht zeigt, daß der Körper zwar in der Mitte am höchsten, jedoch vorn nur um ein geringes niedriger ist, während sich hinter dem Epimeralgebiete eine beträchtlich geringere Höhe ergibt (Taf. XIV, Fig. 11). Die Wölbung des Rückens erweist sich bei JENSENS Fund als kräftiger als ich dieselbe beispielsweise bei einem in Bremens Fauna erbeuteten Weibchen beobachtet habe. Wie wir indes wissen, wird durch die Trächtigkeit der Weibchen eine Veränderlichkeit in der Körpergestalt bedingt.

Augen: Die schwarz pigmentierten Doppelaugen liegen unweit des Stirnendes (Taf. XIV, Fig. 11), bei einem gegenseitigen Abstände von 0,080 mm. Das innere größere Auge hat vorn eine Linse von ansehnlicher Größe; beim kleineren Auge befindet sich eine unbedeutende Linse außen an der hinteren Seite. Bei Rückenansicht erscheint über jedem Augenpaare eine von einem Haare begleitete Hautdrüse, welche indes, wie die Seitenansicht zeigt, wesentlich höher als das Auge liegt (Taf. XIV, Fig. 11).

Mundteile: Das 0,160 mm lange Maxillarorgan steht vorn schwach rüsselartig vor und gleicht in der Gestalt des flächig erweiterten Fortsatzes am Hinterende der Maxillarplatte demjenigen der *Frontipoda musculus* (Taf. XIV, Fig. 2), nur ist derselbe bei der hier zu kennzeichnenden Art merklich kürzer (Nr. 10, Taf. I, Fig. 16). Der Luftsack ist 0,083 mm lang und weist die Form auf wie bei *Frontipoda musculus* (Taf. XIV, Fig. 5), doch ist das hintere umgebogene Ende etwas länger.

Die Mandibel mißt in der Länge 0,175 mm und ihre Klaue 0,073 mm. Die letztere zeigt, von der Seite aus gesehen, einen kräftigen Bau (Taf. XIV, Fig. 12 k), während sie bei Ansicht von der Streckseite nur recht schwach erscheint (Taf. XIV, Fig. 13 k). Die Klauenspitze besitzt an der Beuge- wie Streckseite eine deutliche Zähnelung (Taf. XIV, Fig. 12 k). Das Grundglied hat eine

geringe Breite, doch eine ansehnliche Höhe, namentlich im Bereiche der vorderen Mandibelgrube, welche eine beträchtliche Weite aufweist (Taf. XIV, Fig. 12 g). Am Hinterende besitzt das Grundglied in der Mitte einen ansehnlichen Fortsatz (Taf. XIV, Fig. 12), in welchen sich die Mandibelgrube fortsetzt (Taf. XIV, Fig. 13 g).

Palpen: Der kurze Maxillartaster ist merklich dünner als die Füße in den Grundgliedern. Das vorletzte Segment übertrifft das zweite an Länge, wodurch die ganze Palpe ein schlankes Aussehen erhält (Taf. XIV, Fig. 14). PIERSIGS Palpenbild der Art weicht insofern ab, als es das vierte Glied verhältnismäßig kürzer und den ganzen Taster gedrungener veranschaulicht (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61 d); zudem zeigt dasselbe die Borsten des dritten Palpengliedes in größerer Länge. Das kurze und dünne Endglied erweist sich als zweispitzig. Die Borstenausrüstung ist beim zweiten und dritten Segmente am reichsten (Taf. XIV, Fig. 14).

Hüftplatten: Der sehr fein- und dicht-poröse Epimeralpanzer hat eine Längenausdehnung von 0,592 mm und läßt 0,176 mm der Bauchseite unbedeckt. An den Seiten reicht derselbe bis zu halber Körperhöhe hinauf und ist hinten von kaum geringerer Breite als vorn. Der erste Epimeralfortsatz kennzeichnet die Art dadurch, daß er am Vorderende innen ein kurzes, stumpf endigendes Borstengebilde besitzt und daneben auf der Außenseite einen winzigen, borstenartigen Vorsprung. Die Genitalbucht hat eine Tiefe von 0,092 mm, ist vorn breit gerundet und hier kaum merklich schmaler als hinten (Taf. XIV, Fig. 10).

Beine: Die Gliedmaßen sind sämtlich kürzer als der Körper. Das auffallend verdünnte Endglied des Hinterbeines besitzt am freien Ende außer zwei verschieden langen Dolchborsten eine Schwertborste, welche an Länge dem Gliede mindestens gleichkommt.

Geschlechtshof: Das äußere Genitalorgan hat eine Länge von 0,128 mm und ragt um etwas mehr als  $\frac{1}{4}$  aus der Genitalbucht des Epimeralgebiets hervor. Es ist von einer breit-elliptischen Gestalt und demnach vorn nicht schmaler als hinten (Taf. XIV, Fig. 10). Der dritte Geschlechtsnapf erweist sich als kürzer denn die beiden vorderen, welche eine Länge von je 0,036 mm haben. Die in ihrer ganzen Ausdehnung gleich breiten Geschlechtsklappen sind am Außen- und Innenrande behaart.

After: Der Anus liegt in gerader Linie zwischen den beiden Analdrüsen (Taf. XIV, Fig. 10).

## Männchen.

Die folgenden Angaben beziehen sich auf das von mir bei Neumünster in Holstein erbeutete männliche Individuum (Nr. 11, S. 228).

Größe: Die Körperlänge beträgt 0,640 mm, die Breite 0,400 mm und die Höhe 0,288 mm.

Gestalt: Der Körperumriß weist bei Rückenansicht eine langelliptische Form auf und ist im ganzen etwas minder schlank als der des Weibchens.

Augen: Die beiden Augenpaare zeigen einen größeren gegenseitigen Abstand als beim Weibchen, nämlich 0,112 mm. Unmittelbar hinter den schwarzen Pigmentkörpern befindet sich gleichfalls eine Drüsenöffnung mit beistehender Borste.

Mundteile: Das Maxillarorgan stimmt im Bau mit dem des Weibchens überein; es mißt in der Länge 0,104 mm, wovon 0,024 mm auf den Flächenfortsatz am Hinterende der Maxillarplatte entfallen.

Die nur 0,096 mm lange Mandibel weicht in der Gestalt gleichfalls nicht von der weiblichen ab.

Hüftplatten: Abgesehen von einer verhältnismäßig größeren Längenausdehnung des Epimeralgebiets gleicht dieses in der Gestalt dem weiblichen; es mißt in der Länge 0,528 mm und läßt nur 0,144 mm des ventralen Abdominalendes unbedeckt. Dem ersten Epimeralfortsatze neben der Maxillarbucht mangelt die kurze stumpfe Borste nicht. Ebenso zeigt die 0,080 mm tiefe Genitalbucht am Hinterende des Epimeralpanzers durchaus keine Abweichung.

Beine: Bei den gleichfalls kurzen Beinen dieses Geschlechts verweise ich insbesondere auf die Übereinstimmung in dem Besatze des Hinterfußes am freien Ende, das mit zwei verschieden langen Dolchborsten und einer Schwertborste ausgestattet ist, welche letztere reichlich Gliedlänge besitzt.

Geschlechtshof: Der nur kaum am  $\frac{1}{3}$  aus der Genitalbucht heraus tretende Geschlechtshof ist verhältnismäßig kürzer (0,096 mm) als der weibliche, doch gleicht er diesem vollkommen in der Gestalt. Über den männlichen Charakter des hier gekennzeichneten Individuums gab ein vorhandenes Penisgerüst Aufschluß. Dasselbe hat eine Länge von 0,192 mm. Der chitinöse Teil ist paarig und entsendet jederseits einen kurzen, nicht gekrümmten Seitenast (Taf. XIV, Fig. 15 *p*<sup>1</sup>). An der vorderen Innenecke entsendet jeder der beiden Chitinteile einen ansehnlichen, spitzen Fortsatz (Taf. XIV, Fig. 15 *l*) von ziemlicher Höhe (Taf. XIV, Fig. 16 *l*). Durch das durchscheinende paarige Chitinorgan hindurch bemerkt man jederseits ein schmales bandartiges

Gebilde, das vorn nach einwärts spiralgig umgebogen ist (Taf. XIV, Fig. 15 *sp*). Unweit der Insertionsstelle (Taf. XIV, Fig. 15 *i*) erkennt man auf jeder Seite ein Zähnchen, das als verkümmertes Seitenast zu deuten ist (Taf. XIV, Fig. 15 *p*<sup>2</sup>). Die Seite des Bulbus, welcher der beschriebene paarige Chitinteil aufliegt, ist kräftig gewölbt (Taf. XIV, Fig. 16 *b*), während die Gegenseite sich als flach erweist. Auf dieser befindet sich ein langgestreckter, schmaler Chitinbogen (Taf. XIV, Fig. 16 *s*). Erwähnenswert ist noch eine wulstartige Erhebung etwa in der Mitte der flachen Seite des Bulbus (Taf. XIV, Fig. 16 *w*).

After: Der Anus befindet sich wie beim Weibchen geradlinig zwischen den beiden Analdrüsen.

*Oxus ovalis* (O. F. Müll.)

(Taf. I, Fig. 17—26).

1776. *Hydrachna ovalis*, O. F. MÜLLER, Nr. 17. Nr. 2262.  
 1781. *Hydrachna ovalis*, O. F. MÜLLER, Nr. 18, S. 53. Taf. X, Fig. 3 und 4.  
 1793. *Trombidium ovale*, J. C. FABRICIUS, Nr. 4, S. 401. Nr. 13.  
 1835—1841.? *Marica ovalis*, C. L. KOCH, Nr. 6, Hft. 12, Nr. 8.  
     ? *Marica lepida*, id. *ibid.*, Hft. 5, Nr. 24.  
     ? *Marica virescens*, id. *ibid.*, Hft. 12, Nr. 6 (Nymphen).  
     ? *Marica strigata*, id. *ibid.*, Hft. 5, Nr. 23.  
 1884.? *Pseudomarica strigata*, NEUMAN, Nr. 20, S. 8.  
 1885. Non *Oxus ovalis*, KRENDOWSKY, Nr. 15, S. 100—102. Taf. VIII, Fig. 29.  
 1887. *Marica strigata*, ZACHARIAS, Nr. 29, S. 18.  
 1897. *Oxus strigatus*, SIG. THOR, Nr. 26, S. 31.  
 1897. *Oxus strigatus*, SIG. THOR, Nr. 27, S. 17.  
 1897—1900. *Oxus strigatus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 238—240. Taf. XXIV, Fig. 61 *a*,  
     *c* und *f* (♀ und Nymphen).  
 1898. *Oxus ovalis*, KOENIKE, Nr. 12, S. 271—272.  
 1901. *Oxus ovalis*, PIERSIG, Nr. 24, S. 156, Fig. 37.

Männchen.

Größe: Das größte von mir untersuchte Männchen maß 0,850 mm in der Länge, 0,566 mm in der Breite und 0,531 mm in der Höhe.

Gestalt: Bei Rückenansicht erscheint der Körpermitz lang-eiförmig, doch ist das Stirnende nur um ein geringes schmaler als das Hinterende (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61 *e*). Die Gegenansicht läßt den Körper in seiner Kontur elliptisch erscheinen (Taf. XIV, Fig. 17). In der Seitenlage erweist sich die Bauchseite in ihrer Längsrichtung als geradlinig, während der Rückenlinie eine merkliche Krümmung eigen ist (Taf. XIV, Fig. 18).

Augen: Die beiden Doppelaugen besitzen schwarze Pigmentkörper und liegen bei einem 0,720 mm großen Männchen unweit des

Stirnrandes, nahe am Seitenrande des Körpers und zeigen einen gegenseitigen Abstand von 0,080 mm. Eine große kugelige Linse befindet sich vorn auswärts und die kleine an der Außenseite. Über den Pigmentkörpern bemerkt man je eine Hautdrüse von beträchtlicher Größe.

Mundteile: Das bei einem 0,720 mm großen Männchen 0,160 mm in der Länge messende Maxillarorgan weist keine Unterschiede im Vergleiche mit demjenigen des *Oxus strigatus* auf, insbesondere hebe ich die Übereinstimmung bezüglich der Länge und Gestalt des flächig erweiterten Fortsatzes der Maxillarplatte hervor (Nr. 10, Taf. I, Fig. 16).

Der Luftsack hat annähernd die Gestalt wie derjenige der *Fron-tipoda musculus* (Taf. XIV, Fig. 5), doch ist das umgebogene hintere Ende von mehr als doppelter Länge.

Die Mandibel hat eine Länge von 0,160 mm und ihre Klaue eine solche von 0,072 mm. Diese besitzt, von der Streckseite aus gesehen, einen schwächlichen Bau und gegen die Spitze eine leichte Krümmung (Taf. XIV, Fig. 19 k). Das Grundglied ist merklich schlanker und die Mandibulargrube bei weitem kleiner als bei *O. strigatus* (Taf. XIV, Fig. 12 und 19), wohingegen beide Arten hinsichtlich des fortsatzartigen Vorsprunges am Hinterende des Basalgliedes übereinstimmen.

Palpen: Beim Maxillartaster läßt sich im Vergleiche mit demjenigen des *O. strigatus* kein Unterschied von Belang auffinden; erwähnenswert ist vielleicht der Umstand, daß das vorletzte Palpen-segment, welches das zweite gleichfalls an Länge merklich übertrifft, in der Mitte eine Verdickung aufweist (Taf. XIV, Fig. 21).

Hüftplatten: Der Epimeralpanzer hat bei einem 0,750 mm großen Männchen eine Längenausdehnung von 0,600 mm. Er reicht an der Seite des Körpers nur vorn bis zu halber Höhe hinauf, während er hinten niedriger ist (Taf. XIV, Fig. 18), worin ein Unterschied gegenüber *O. strigatus* gegeben ist (Taf. XIV, Fig. 11). Der erste neben der Maxillarbucht befindliche Epimeralfortsatz hat bei *O. ovalis* außen einen kleinen borstenartigen Vorsprung und innen am Vorderende zwei stiftartige, einwärts gerichtete, aber nicht gekrümmte Borstengebilde (Taf. XIV, Fig. 10). Diesem Merkmale kommt die Bedeutung eines Archarakters zu gegenüber der nächstverwandten Form, bei welcher an gleicher Stelle bekanntlich nur eine kurze Borste steht. Im übrigen läßt sich in den Gestaltsverhältnissen des vorderen Epimeralgebiets kaum ein erwähnenswerter Unterschied der beiden in Betracht kommenden Arten auffinden, doch will ich nicht unterlassen,

darauf hinzuweisen, daß es mir nicht gelungen ist, das bei *O. ovalis* in einiger Entfernung hinter der Maxillarbucht befindliche Borstenpaar bei *O. strigatus* festzustellen (Taf. XIV, Fig. 10 und 17). Die Genitalbucht hat eine Tiefe von 0,080 mm und ist gegenüber derjenigen von *O. strigatus* vorn unterschiedlich ein wenig eckig und hinten weiter (Taf. XIV, Fig. 17).

Beine: Die Beine erreichen sämtlich bei weitem nicht die Länge des Körpers. Das verdünnte Endglied des Hinterbeines ist am freien Ende wie bei *O. strigatus* ausgestattet, nämlich mit zwei ungleich langen Dolchborsten und einer Schwertborste, welche letztere die Länge des Gliedes erreicht.

Geschlechtshof: Das um reichlich  $\frac{1}{3}$  aus der Genitalbucht hervorragende Geschlechtsfeld bei einem 0,720 mm großen Männchen hat eine Länge von 0,096 mm. Es ist hinten merklich breiter als vorn. Die Geschlechtsklappen sind am Innen- und Außenrande behaart. Die in die weiche Körperhaut eingebetteten Geschlechtsnäpfe haben bei geringer Breite eine erhebliche Länge, doch steht darin der letzte hinter den beiden vorhergehenden zurück, welche letztere 0,036 mm lang sind (Taf. XIV, Fig. 17). Das Penisgerüst ist 0,208 mm lang und unterscheidet sich von demjenigen des *O. strigatus* ganz wesentlich. Der weichhäutige, in seinen Dimensionen veränderliche Bulbus (Taf. XIV, Fig. 22 *b* und 23 *b*) ist von einem komplizierten Chitingerüste umgeben, das etwa in der Mitte des ganzen Organs jederseits einen kurzen und kräftigen Seitenast entsendet (Taf. XIV, Fig. 22 *p*<sup>1</sup> und 23 *p*<sup>1</sup>), der bei Seitenansicht des Organs minder stark und gekniet erscheint (Taf. XIV, Fig. 24 *p*<sup>1</sup>). Dieser Seitenast geht von einer schräg an der Seite herablaufenden Chitinleiste aus, welche eine breite Leiste abwärts nach vorn entsendet (Taf. XIV, Fig. 24 *l*), die sich bald zu einer Chitinlinie verschmälert, welche sich mit dem gleichen Gebilde der Gegenseite vereinigt und einen den Bulbus umgreifenden Bogen bildet. Außerdem ist noch ein zweiter Bogen vorhanden (Taf. XIV, Fig. 24 *s*), der bei Ansicht von der Flachseite des Organs aus eine spatelförmige Gestalt zeigt (Taf. XIV, Fig. 22 *s*). Zwischen dem Paare der erwähnten Seitenäste befindet sich median eine wulstartige Erhebung mit einem zapfenartigen Vorsprunge (Taf. XIV, Fig. 24 *w*). Neben demselben bemerkt man jederseits ein Chitingebilde, das bei Ansicht von der Flachseite ziemlich breit erscheint und vorn einen zahnartigen Vorsprung besitzt (Taf. XIV, Fig. 23 *p*<sup>3</sup>); bei Seitenansicht erweist sich dasselbe winkelig (Taf. XIV, Fig. 24 *p*<sup>3</sup>). Das hintere Paar der Seitenäste

tritt deutlicher hervor (Taf. XIV, Fig. 23  $p^2$ ) als bei der Vergleichsart, während das Spiralgebilde der letzteren bei *O. ovalis* ♂ vermisst wird.

After: Der Anus befindet sich vor dem Analdrüsenpaare, wodurch ein Unterscheidungsmerkmal gegenüber *O. strigatus* gegeben ist (Taf. XIV, Fig. 17).

#### Weibchen.

Das größte von mir beobachtete Weibchen maß 1 mm in der Länge, 0,530 mm in der Breite und 0,490 mm in der Höhe.

In der Körpergestalt gleicht das Weibchen dem Männchen, doch ist der Rücken bei jenem minder gewölbt.

Die hinsichtlich der Lage und Gestalt nicht abweichenden Augenpaare zeigen einen gegenseitigen Abstand von 0,128 mm.

Der Epimeralpanzer hat eine verhältnismäßig geringere Längenausdehnung (0,700 mm bei dem 1 mm großen ♀) als beim Männchen. Er stimmt bei beiden Geschlechtern überein bis auf die Genitalbucht, welche beim ♀ eine Länge von 0,128 mm hat, vorn äußerst schmal und scharfeckig und hinten recht breit ist (Taf. XIV, Fig. 25).

Das äußere Genitalorgan hat die ansehnliche Länge von 0,192 mm; seine Breite ist — besonders vorn — nur gering. Die feinporigen Klappen sind an der Innen- und Außenkante behaart. Die Geschlechtsnäpfe zeigen wie die männlichen gleichfalls eine schlanke Form. Das Ei hat eine kugelige Gestalt und einen Durchmesser von 0,177 mm (Taf. XIV, Fig. 25).

Der Anus liegt wie beim Männchen zwischen Geschlechtshof und Analdrüsenpaar (Taf. XIV, Fig. 25).

#### Nymphe.

Ich lernte eine 0,5 mm lange *Oxus*-Nymphe von Seeland kennen, die in allen Einzelheiten einem Bilde entspricht, das PIERSIG veröffentlichte (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61  $f$ ); ich verweise in erster Linie auf das Borstenpaar auf dem Epimeralpanzer hinter der Maxillarbucht und auf die übereinstimmende Lage des Afters, auf Grund welcher Merkmale ich mich hauptsächlich veranlaßt sehe, dieses Entwicklungsstadium der hier gekennzeichneten Art zuzurechnen.

#### *Oxus Koenikei* Sig Thor

(Taf. XV, Fig. 27—31).

1898. *Oxus* n. sp. KOENIKE, Nr. 12, S. 270.

1899. *Oxus Koenikei*, SIG THOR, Nr. 28, S. 34.

1901. *Oxus Koenikei*, PIERSIG, Nr. 24, S. 158.

Die Art lag der Beschreibung in drei Individuen zugrunde. Es ist weder das eine noch das andre Geschlecht bestimmt erkannt worden; es ließ sich kein Penisgerüst auffinden; ich nehme daher an, daß von mir das Weibchen untersucht wurde. Der Mangel an Eiern ließ mich darüber im unklaren. *O. Koenikei* steht *O. tenuisetus* Piersig (Nr. 23, S. 484—485, Taf. XLVII, Fig. 146) am nächsten, und es soll daher in der nachstehenden Beschreibung insbesondere auf diese Form Bezug genommen werden. Eine eingehende Schilderung ist schon um deswillen nötig, weil PIERSIG die Art als unsicher bezeichnete.

#### Weibchen.

Größe: Die Körperlänge mißt 1,080 mm, die größte Breite (in der Mitte des Körpers) 0,760 mm, und die Höhe (unmittelbar vor dem Genitalorgan) 0,800 mm. *O. tenuisetus* weist weit bedeutendere Maße auf.

Färbung: Die Körperfarbe läßt gegenüber den PIERSIGSchen Angaben keinen erwähnenswerten Unterschied erkennen.

Gestalt: Nach PIERSIG ähnelt *O. tenuisetus* im Körperumriß der *Frontipoda musculus*, was bei der vorliegenden Art nicht der Fall ist. Bei Rückenansicht zeigt diese einen lang-elliptischen Umriß mit minder spitzen Körperenden als bei *Frontipoda musculus* (Taf. XV, Fig. 28). Noch auffallendere Unterschiede zeigt die Seitenansicht; das hintere Ende ist dorso-ventral zusammengedrückt, oben wie unten einen flachen Eindruck hinterlassend. Da sich der Körper auf dem Rücken bis über die Mitte hinaus bedeutend hebt, so läßt der soeben erwähnte Rückeneindruck die in Frage kommende Körperfläche buckelig erscheinen (Taf. XV, Fig. 27). In der Stellung des Objekts auf dem Hinterende des Körpers bei starker Neigung nach der Bauchseite erscheint das Stirnende auffallend spitz.

Haut: Die Körperhaut nimmt nach hinten hin allmählich an Stärke zu, am Stirnende 0,009 mm messend, erreicht sie am entgegengesetzten Ende die Dicke von 0,018 mm. Die Oberhaut ist abweichend, in der Längsrichtung des Körpers deutlich weitläufig liniert. Bei Seitenlage des Tieres erscheinen bei Anblick desselben transversal über die Dorsalfäche die Linien als Hautfalten. Die Hinterrandsborsten besitzen nur ein Drittel der Länge derjenigen von *O. tenuisetus*, nämlich 0,064 mm. Das antenniforme Borstenpaar ist ziemlich nahe zusammengedrückt und mäßig lang (Taf. XV, Fig. 28).

Augen: Die schwarz pigmentierten Doppelaugen haben bei Seitenlage des Tieres einen 0,032 mm großen Abstand vom Stirnrande und sind nur 0,112 mm voneinander entfernt (Taf. XV, Fig. 28), also nennenswert weniger als bei PIERSIGS Art (0,272 mm).

Mundteile: Das Maxillarorgan ist 0,224 mm lang und in der mittleren Partie 0,088 mm breit. Der Flächenfortsatz an der Hinterseite der Maxillarplatte ist seitlich etwas weniger ausgebuchtet als bei dem nahe verwandten *O. longisetus* Berl., bei dessen Maxillarorgan die parallelrandige Mittelpartie wesentlich länger ist. Der Flächenfortsatz besitzt übereinstimmend am Hinterende zwei zahnartige Ecken mit dazwischen befindlicher, stark vortretender Rundung (Taf. XV, Fig. 30  $p^2$  und  $s^1$ ); letztere ist etwas, jene stark abwärts gekrümmt (Taf. XV, Fig. 31  $s^1$  u.  $p^2$ ). Durch das Vorhandensein dieser Eckenfortsätze gleicht die Form dem *O. longisetus* und weicht von *O. tenuisetus* ab. Jene Art besitzt am Hinterrande der oberen Wandung zwei kurze Fortsätze, die bei *O. Koenikei* erheblich länger sind (Taf. XV, Fig. 30  $p^1$ ), wohingegen der spitze Fortsatz auf der Außenseite der Palpeninsertionsgrube etwas kürzer ist (Taf. XV, Fig. 30  $p^3$  u. 31  $p^3$ ). Der Seitenrand der Mundrinne zeigt etwa in der Mitte einen bogenförmigen Vorsprung nach innen und oben (Taf. XV, Fig. 30  $s^2$  u. 31  $s^2$ ). Die Tasteninsertionsgruben haben nur eine geringe Größe (Taf. XV, Fig. 30  $t$ ). Die Tastermuskelzapfen sind weiter nach vorn gerückt (Taf. XV, Fig. 30  $tx$ ) als bei *O. longisetus*. Der Pharynx ragt abweichend nicht über den Flächenfortsatz des Organs hinaus und besitzt nur eine geringe Höhe (Taf. XV, Fig. 31  $ph$ ). Die Luftsäcke ragen hinten über das Organ hinaus, bleiben aber beträchtlich hinter der Länge des bezüglichen Gebildes des *O. tenuisetus* zurück; ihre Länge mißt 0,128 mm. Das Hinterende derselben ist kräftig aufwärts gekrümmt, doch nicht rechtwinklig wie bei *O. longisetus*, und unweit des Vorderendes befindet sich auf der Unterseite ein kleiner Vorsprung (Taf. XV, Fig. 31  $ls$ ).

Die Mandibel ist 0,176 mm lang. Soweit die vom Maxillarorgan eingeschlossene Mandibel erkennen läßt<sup>1</sup>, weist sie die gleiche charakteristische Krümmung auf, wie sie derjenigen von *O. longisetus* eigentümlich ist. Auch hat die Mandibelklaue die gleiche bedeutende Länge (Taf. XV, Fig. 31  $k$ ).

Palpen: Der sehr feinporige Maxillartaster ist nur halb so stark wie das Vorderbein am Grunde und gleicht in der Gestalt demjenigen

<sup>1</sup> Es gelang mir nicht, eine Mandibel zu exstirpieren.

des *O. strigatus* (O. F. Müll.). Seine Glieder verhalten sich in der Länge (an der Streckseite gemessen) wie 6:8:7:10:3. Das Endglied erweist sich als zweispitzig. Die Chitinspitze der Streckseite ist merklich kürzer als die der Beugeseite. Die Borstenausstattung zeigt die Eigentümlichkeit, daß am distalen Ende auf der Streckseite des zweiten Tastersegments etwa gliedlange Schwertborsten stehen und zwar unmittelbar nebeneinander, so daß sie einem bei Seitenansicht der Palpe wie eine einzige Borste von ungewöhnlicher Dicke erscheinen.

Hüftplatten: Der Epimeralpanzer ist verhältnismäßig länger als derjenige des *O. tenuisetus*, denn er hat bei weit geringerer Körpergröße der Milbe die gleiche Länge, nämlich 0,720 mm, so daß demnach nur ein Drittel der Bauchfläche unbedeckt bleibt. Bei *O. longisetus* erstreckt sich das Epimeralgebiet noch nennenswert weiter nach hinten. Zudem umfaßt das Epimeralgebiet wie bei BERLESES Art die ganze Breite des Körpers (Taf. XV, Fig. 29), während dasselbe bei PIERSIGS Form der ganzen Länge nach einen mehr oder minder breiten Abstand vom Körperande freiläßt (Nr. 23, Taf. XLVII, Fig. 146a). Seitlich erhebt sich der Epimeralpanzer über die halbe Leibeshöhe hinaus (0,480 mm). Im hinteren Drittel schrägt sich der Seitenrand des Panzers stark ab, infolgedessen derselbe bei Bauchansicht an bezeichneter Stelle den Körperand nicht erreicht (Taf. XV, Fig. 27). Die Genitalbucht ist äußerst weit und von geringer Tiefe (0,080 mm). Vorn besitzt das Epimeralgebiet im Bereiche der Beininsertionsfortsätze einen reichen Haarbesatz; es möge besonders auf den ersten neben der 0,144 mm langen Maxillarbucht befindlichen Fortsatz hingewiesen werden, welcher in Übereinstimmung mit *O. longisetus* und *O. tenuisetus* mit zwei mäßig langen, krummen und kräftigen Borsten besetzt ist (Taf. XV, Fig. 29).

Beine: Die sehr fein- und dichtporigen Gliedmaßen sind in den Grundgliedern von ansehnlicher Dicke und nehmen nach dem distalen Ende hin gleichmäßig an Stärke ab. Das Endglied aller Gliedmaßen, besonders am Hinterbeine, ist recht dünn. Die Beine haben eine mäßige Länge:

1. Bein = 0,640 mm
2. » = 0,800 »
3. » = 0,992 »
4. » = 1,008 »

Die vorstehenden Maße zeigen, daß selbst das Hinterbein die Körperlänge noch nicht ganz erreicht. Die Endborste des krallen-

losen Hinterfußes besitzt wie die des *O. tenuisetus* eine feine Fiederung, erst bei etwa 200maliger Vergrößerung deutlich wahrnehmbar. Ein Unterschied zeigt sich in diesem Merkmale nur insofern, als bei der hier gekennzeichneten Art die Fiederung nur einseitig vorhanden ist, während dieselbe nach P.s. bezüglich der Abbildung (Nr. 23, Taf. XLVII, Fig. 146b) doppelseitig auftritt. Bei annähernd gleichem Längenverhältnisse zwischen Glied und Borste (8:3) sind die Längenmaße bei den in Frage kommenden Arten etwas verschieden: das Endglied 0,256 mm, die Endborste 0,096 mm. Neben der letzteren steht eine kurze ungefederte Dolchborste und etwas vom Gliedende entfernt eine solche von doppelter Länge und mit schwacher Fiederung. Das fünfte Glied der drei letzten Beinpaare ist mit je einem Büschel ungemein langer Schwimmhaare ausgestattet. Im übrigen besteht der im ganzen reiche Haarbesatz in meist geraden Dolch- und Schwertborsten, die an den distalen Gliedenden auf der dem Körper zugewandten Seite gehäuft stehen. Die Schwertborsten des vierten Gliedes fallen teilweise durch ihre besondere Länge auf. Die Fußkrallen des dritten Beinpaars sind äußerst klein, während die der beiden Vorderpaare eine beträchtliche Größe haben, die des Vorderpaars 0,031 mm. Der basale Teil der Kralle ist schwach und fast gerade, die Hauptzinke vollkommen gerade, die Biegung erfolgt unter rechtem Winkel. In der Krümmung befinden sich zwei winzige Nebenzinken, eine auf der Innen- und eine auf der Außenseite.

Geschlechtsorgan: Das äußere Genitalorgan ragt etwas aus der flachen Geschlechtsbucht hervor und ist bei Bauchansicht gemessen 0,144 mm lang, während seine wirkliche Länge 0,160 mm beträgt. Da von der Epimeralbucht des Geschlechtshofes aus das Abdominale des Körpers stark aufsteigt, so liegt das äußere Genitalorgan nicht wagerecht, sondern schräg, wodurch die verschiedenen Maße erklärlich sind. Die Geschlechtsklappen haben bei etwas geöffnetem Zustande eine sichelförmige Gestalt, also einen konkaven Innenrand, während dieser bei geschlossenen Klappen gerade ist. Vorn sind diese ein wenig verbreitert, worin ein Unterschied gegenüber PIERSIGS Art vorliegt. Auch bleibt bei dieser zwischen dem Vorderende des Genitalhofs und dem Epimeralrande ein merklicher Abstand, während bei *O. Koenikei* an bezeichneter Stelle Berührung eintritt. Die Klappen sind auf beiden Längsseiten fein behaart. Die sechs Geschlechtsnäpfe weisen nach Lagerung, Gestalt und Größe im Ver gleiche mit *O. tenuisetus* keine erwähnenswerte Abweichung auf.

After: Die Analöffnung liegt dem Hinterrande des Körpers näher

als dem Geschlechtshofe, auch ist sie genau zwischen die beiden Analdrüsen gerückt (Taf. XV, Fig. 29), während dieselbe sich bei PIERSIG'S Art etwas vor den Drüsen und näher dem Genitalorgan als dem Körperende befindet.

Fundstätte: Bisher wurde die Art nur in Norwegen aufgefunden.

*Oxus longisetus* (Berlese)

(Taf. XV, Fig. 32–40).

1888. *Pseudomarica longisetula*, BERLESE, Nr. 2. Bd. III, Hft. 23, Nr. 10.

1888. *Pseudomarica quadriseta*, id. ibid., Bd. III, Hft. 23, Taf. 10.

1894. *Frontipoda longisetula*, KÖNIKE, Nr. 9, S. 263.

1897–1900. *Oxus longisetus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 240. Taf. XXIV, Fig. 63 (♀) u. S. 486 (♂).

1898. *Oxus longisetus*, KOENIKE, Nr. 12, S. 272 (♂).

1901. *Oxus longisetus*, PIERSIG, Nr. 24, S. 157.

1904. *Oxus longisetus*, KOENIKE, Nr. 13, S. 60–63.

Gelegentlich des Studiums der hier in Betracht kommenden Gattungen ließ mir Herr Dr. MADE auf meine Bitte nochmals sein *Oxus*-Exemplar zugehen, das ich, wie bekannt, auf obige Art bezogen habe. Da ich inzwischen durch den Besitz eines typischen Materials, das ich der Gefälligkeit des Autors der Art verdanke, zu einer besseren Kenntnis der Form gelangt bin, so glaubte ich nunmehr die seinerzeit nur unsicher ausgeführte Bestimmung mit größerer Bestimmtheit vornehmen zu können. Mit größerer Gewißheit vermag ich jetzt das MADE'SCHE Exemplar auf BERLESE'S Art zu beziehen und zwar auf Grund der Übereinstimmung in den Mandibeln (Taf. XV, Fig. 36) und Luftsäcken (Taf. XV, Fig. 37). In MADE'S Exemplar handelt sich's um ein Quetschpräparat, bei dem das Maxillarorgan zerdrückt ist, indes läßt dasselbe das charakteristische Merkmal der Art aufs deutlichste erkennen, nämlich eine jederseits am Hinterende des Flächenfortsatzes der Maxillarplatte zahnartig vorstehende Ecke (Taf. XV, Fig. 35 p<sup>2</sup>).

Unter den mir von Prof. BERLESE zugegangenen Exemplaren erkannte ich beide Geschlechter. Da der italienische Forscher aller Wahrscheinlichkeit nach das Weibchen beschrieb, was ich nicht nur aus der Größenangabe schließe (800  $\mu$ ), sondern auch aus der schlankeren Körperform, welche aus den Figuren 1 und 2 der BERLESE'SCHEN Tafel erhellt. Die nachfolgenden Zeilen enthalten die Beschreibung des Männchens.

Größe: Die Körperlänge beträgt 0,650 mm, die größte Breite 0,480 mm und die größte Höhe 0,480 mm; die beiden letzteren Maße beziehen sich auf die Mitte des Körpers. Das größte mir vorgelegene

Weibchen weist folgende Maße in obiger Reihenfolge auf: 0,900 mm, 0,600 mm und 0,650 mm.

Färbung: Die Körperfarbe eines mir vorliegenden Männchens stimmt mit der Angabe BERLESES überein, doch ist dieselbe merklich lichter als sie in dessen Fig. 1 zum Ausdrucke kommt, besonders sind die Füße wesentlich heller und dabei namentlich nach den freien Enden hin schwach gebräunt.

Gestalt: Die Körpergestalt des Männchens ist im ganzen gedrungener als die des Weibchens. Bei Rückenansicht erscheint die Kontur kurz-elliptisch (Taf. XV, Fig. 32). Vorn ist der Körper sehr hoch, doch nicht am höchsten, wie es BERLESES Fig. 3 zeigt, sondern die stärkste Erhebung befindet sich in der Mitte (Taf. XV, Fig. 33).

Haut: Die Epidermis ist ohne besondere Auszeichnung. Die Lagerung der Hautdrüsen ergibt sich aus den Figuren 32—34 auf Taf. XV. Die am hinteren Körperende auftretenden Haare sind zwar von ansehnlicher Länge, doch nicht so lang, wie sie BERLESE in seiner Fig. 1 darstellt.

Augen: Die großen, vorn belegenen Augenlinsen haben einen gegenseitigen Abstand von 0,109 mm. Über den Pigmentkörpern befindet sich eine Hautdrüse in Begleitung eines feinen Haares (Taf. XV, Fig. 32).

Mundteile: Das 0,152 mm lange Maxillarorgan hat am Hinterende der Maxillarplatte einen langen Flächenfortsatz, der am freien Ende zwei zahnartig ausgezogene Ecken besitzt, zwischen welchen der Fortsatz in kräftiger Rundung vortritt (Taf. XV, Fig. 35 p<sup>2</sup>), durch welches Merkmal die Art an *Oxus Stuhlmanni* Koen. erinnert, bei welcher Form indes die ausgezogenen Ecken fortsatzartig verlängert sind und bei einer kräftig nach innen erfolgenden Krümmung nach oben gerichtet sind, wie die Seitenansicht des Maxillarorgans zeigt (Nr. 10, Taf. I, Fig. 13 p). Der Flächenfortsatz der BERLESESchen Art ist an den Längsseiten schwach ausgerandet und etwas schmaler als die Maxillarplatte. Die beiden hinteren Fortsätze der oberen Maxillarwandung sind kurz und ragen nicht über den Seitenrand des Organs hinaus (Taf. XV, Fig. 35 p<sup>1</sup>). Das hintere Ende des 0,088 mm langen Luftsackes ist rechtwinklig aufwärts gekniet (Taf. XV, Fig. 37); sein Vorderende weist keine Biegung auf. Bei dem 1,2 mm großen Exemplar von *O. Stuhlmanni* hat der 0,144 mm lange Luftsack die gleiche Form, doch ist das umgebogene Stück kürzer.

Die 0,117 mm lange Mandibel kennzeichnet sich durch einige eigenartige Merkmale. Einmal zeigt sie eine auffallende Krümmung.

Dann besitzt das longitudinal am Grundgliede inserierte Klauenglied, das im basalen Teile nur geringfügig verstärkt ist, eine außerordentliche Länge (0,079 mm), die etwa zwei Drittel der Totallänge der Mandibel ausmacht (Taf. XV, Fig. 36 k). Ferner hat die Mandibelgrube nur eine geringe Größe (Taf. XV, Fig. 36 g). Endlich ist das Hinterende des Grundgliedes nur wenig ausgezogen; doch ist dies immerhin der Fall, wie Fig. 36 auf Taf. XV veranschaulicht, mit welcher Beobachtung ich mich im Gegensatze zu BERLESE befinde (Nr. 2, Fig. 6). Zur Aufklärung führe ich an, daß das Mandibelpaar dem Maxillarorgan äußerst fest eingefügt ist, so daß es mir nur bei völliger Zerstörung des Maxillarorgans gelang, die Mandibeln unversehrt zu extirpieren, während ich sonst die genannten Mundteile in einem Zustande erhielt, die mehr oder minder dem bezeichneten BERLESEschen Mandibelbilde entsprachen. Die 0,176 mm lange Mandibel des *O. Stuhlmanni* erinnert auffallend an die der BERLESEschen Art, doch ergeben sich folgende Unterschiede: die Krümmung der Mandibel ist im ganzen schwächer, die Mandibelklaue verhältnismäßig kürzer (0,092 mm), das Hinterende minder hoch und abweichend mit einem erheblich längeren Fortsatze versehen.

Palpe: Dem Maxillartaster sind keine die Art kennzeichnenden Merkmale eigen. Da indes BERLESEs Palpenbild in mehrfacher Hinsicht nicht einwandfrei ist, so glaubte ich, eine bildliche Darstellung der männlichen Palpe, die der weiblichen vollkommen gleicht, beifügen zu müssen (Taf. XV, Fig. 38).

Hüftplatten: Der 0,564 mm lange Epimeralpanzer läßt nur ein kleines Stück der abdominalen Bauchseite frei (Taf. XV, Fig. 34), das beim Weibchen merklich größer ist. An den Seiten des Körpers erhebt sich derselbe etwa bis zu halber Höhe (Taf. XV, Fig. 33) und ist bei Rückenansicht der Milbe nicht sichtbar. Es sei gegenüber dem weiblichen Hüftplattengebiete noch auf den Unterschied aufmerksam gemacht, daß das männliche im hinteren Teile, wie die Seitenansicht des Tieres erkennen läßt, im Verhältnis breiter ist. Die Genitalbucht am Hinterrande des Plattengebiets weist nur eine geringe Tiefe auf und ist hinten ungemein weit (Taf. XV, Fig. 34). In seinem vorderen Teile nimmt man beim Hüftplattengebiete einen reichen Haarbesatz wahr, der in bezug auf den ersten Epimeralfortsatz eine besondere Beachtung verdient, wo er, wie BERLESE es bereits ganz richtig bildlich veranschaulichte (Nr. 2, Fig. 10), aus zwei ziemlich langen krummen Borsten besteht, von denen die eine nach einwärts, die andre nach auswärts gerichtet ist (Taf. XV, Fig. 34).

Beine: Die Beine dürften in BERLESES Figur 1 etwas zu lang geraten sein. Das Hinterbein übertrifft den Körper nicht an Länge. Es scheint als ob die Schwertborste am Ende des letzten Fußes beim Männchen kürzer als beim Weibchen ist, denn während sie hier mehr als  $\frac{1}{3}$  Gliedlänge beträgt, ließ sich dort in mehreren Fällen eine Länge dafür feststellen, die weniger ausmachte.

Geschlechtsorgan: Das Geschlechtsfeld ragt zur Hälfte aus der nicht tiefen Genitalbucht hervor und hat nur eine geringe Länge (0,095 mm). Das weibliche Organ zeigt eine gleiche Lagerung, tritt also nicht wie BERLESES Fig. 2 es darstellt, aus der Genitalbucht hervor und ist 0,144 mm lang. Auf die Ungenauigkeit in der Darstellung der sechs Geschlechtsnäpfe (Nr. 2, Fig. 2 und 4) wurde bereits früher aufmerksam gemacht; diese liegen nicht auf den porösen, nach rückwärts sich etwas verschmälernden Geschlechtsklappen, sondern innenseits derselben in der weichen Körperhaut. Der innere Klappenrand hat einen Besatz feiner Härchen (Taf. XV, Fig. 33); auch hinten am Außenrande bemerkt man wenige etwas längere Borsten (Taf. XV, Fig. 34).

Das Penisgerüst besitzt an der Stelle, wo man sonst den Bulbus zu finden gewohnt ist, ein chitinöses Gebilde von eigentümlich dreieckiger Form. Die nach vorn gekehrte Dreiecksspitze liegt seitlich der Medianlinie des Organs, ist abgerundet und umgebogen (Taf. XV, Fig. 39 b). In den Ecken der Basis schließt sich das Dreieck an das vordere Paar der Seitenäste an; und außerdem hängt es noch in seiner Basis in der Mitte durch einen breiten Fortsatz mit dem hinteren Teile des Organs zusammen. Die Seitenansicht des letzteren lehrt, daß das fragliche Gebilde eine sehr geringe Dicke und eine Flächenkrümmung hat (Taf. XV, Fig. 40). Ob es sich in diesem Teile des Penisgerüsts in der Tat um den Bulbus handelt, läßt sich zurzeit noch nicht entscheiden. Ein zweites Paar Äste ist sehr kurz und dick (Taf. XV, Fig. 39 p<sup>2</sup>). Auf der einen Breitseite findet sich median noch ein langer, dünner und blattartiger Fortsatz (Taf. XV, Fig. 39 p<sup>3</sup>), dessen Basis stielartig ist und sich bis zur Insertionsstelle des Penisgerüsts verfolgen läßt (Taf. XV, Fig. 40 p<sup>3</sup>). Durch diesen Stiel erhält der Processus eine große Beweglichkeit, und in der Tat sieht man das blattartig verbreiterte Ende desselben mitunter in seitlicher Lage über der Öffnung zwischen dem dreieckigen Gebilde und dem Vorderarme. Neben dem Stiele des blattartigen Fortsatzes nimmt man jederseits noch einen Strang wahr, der an dem Insertionsende des Gerüsts beginnt, um vorn in dem hinteren kurzen Seitenarme zu endigen (Taf. XV, Fig. 39).

After: Der winzige Anus befindet sich in der Mitte zwischen dem Geschlechtshofe und dem Hinterrande des Körpers.

Fundstätte: Außer Italien und Deutschland sind noch Böhmen und die Schweiz als Verbreitungsgebiete der Art bekannt geworden.

### Gen. *Gnaphiscus* Koenike.

1898. *Gnaphiscus*, KOENIKE, Nr. 12, S. 267.  
 1899. *Gauriscus*, SIG THOR, Nr. 28, S. 32.  
 1897—1900. *Gnaphiscus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 487.  
 1901. *Gnaphiscus*, PIERSIG, Nr. 24, S. 152.

Im Körperbau wie *Frontipoda*. Rücken mit Längsfurche. Maxillarplatte hinten in einen flächig erweiterten Fortsatz auslaufend; Außenrand der Palpeninsertionsgruben fortsatzartig ausgezogen. Maxillartaster und Füße wie innerhalb der verwandten Gattungen *Frontipoda* und *Oxus*. Geschlechtlich auffallend differenziert: das Männchen im Epimeralpanzer dem *Frontipoda*-Charakter, das Weibchen hingegen, abgesehen von dem Besitz einer Rückenfurche, dem *Oxus*-Charakter entsprechend. Penisgerüst mit paariger Längsleiste; diese auf der Außenseite zwei Fortsätze aufweisend. Analplatte fehlend. Das Epimeralgebiet der Nymphe durch einen Längsspalt in der ventralen Medianlinie wie das der *Frontipoda*-Nymphe in zwei symmetrische Hälften geteilt. Die Nymphe nach Größe und Körpergestalt geschlechtlich differenziert.

Während ich früher der Ansicht war, daß die Gattungen *Oxus* und *Frontipoda* generisch nicht zu trennen seien, so bin ich durch die vorstehend diagnostizierte Gattung vom Gegenteil überzeugt worden. *Frontipoda* zeigt in beiden Geschlechtern übereinstimmend die Eigentümlichkeit im Epimeralpanzer, daß dieser das äußere Genitalorgan bis auf einen schmalen medianen Längsspalt umschließt, wohingegen *Oxus* einen mehr oder minder tiefen glockenförmigen Ausschnitt in der Mitte des hinteren Plattenrandes aufweist, worin Männchen und Weibchen nicht voneinander abweichen. Bei *Gnaphiscus* finden wir nun aber beide gattungsunterscheidenden Charaktere vereinigt, indem das Männchen den *Frontipoda*- und das Weibchen den *Oxus*-Charakter trägt. Einen beachtenswerten Unterschied bietet auch das Penisgerüst, welches bei dem *Gnaphiscus*-Männchen durch den Besitz zweier nebeneinander herlaufender Längsleisten einen völlig abweichenden Bau zeigt (Taf. XV, Fig. 48). Soweit meine Kenntnis dieses Organs innerhalb anderer Hydrachnidengattungen reicht, bietet dasselbe wohl zu beachtende Gattungsmerkmale. Ob dasselbe auch

bezüglich der Gattung *Gnaphiscus* zutreffend ist, kann sich erst dann herausstellen, wenn weitere Arten derselben bekannt werden.

Die Gattung *Gnaphiscus* ist insofern von besonderem Interesse als sie einen weiteren instruktiven Beleg dazu bietet, daß die Hydrachniden-Nymphe einen geschlechtlichen Dimorphismus aufweisen kann, über welches Thema ich mich bereits an andrer Stelle ausführlicher verbreitete (Nr. 12, S. 262—263).

*Gnaphiscus setosus* Koenike

(Taf. XV, Fig. 41—51).

1898. *Gnaphiscus setosus*, KOENIKE, Nr. 12, S. 267—269.

1899. *Gauriscus setosus*, SIG THOR, Nr. 28, S. 32.

1897—1900. *Gnaphiscus setosus*, PIERSIG, Nr. 23, S. 487—489.

1901. *Gnaphiscus setosus*, PIERSIG, Nr. 24, S. 153.

Männchen.

Größe: Das Männchen mittlerer Größe mißt in der Länge 0,600 mm, in der Breite 0,320 mm und in der Höhe 0,400 mm.

Gestalt: Bei Rückenansicht erscheint der Körperumriß einschließlich der Epimeralfortsätze, welche über den Körpertrand ein wenig hinaustreten, unter Abrechnung des auffallend stark ausgezogenen und sich verjüngenden Stirnendes, lang-eiförmig (Taf. XV, Fig. 41). Die Bauchseite erweist sich in der Längsrichtung und zwar in der ganzen Ausdehnung — also auch hinter dem äußeren Genitalorgan — als sehr schwach gewölbt, fast geradlinig. Der Rücken zeigt in gleicher Richtung im ganzen auch nur wenig Wölbung, wenn auch etwas mehr als die Gegenseite. Das hat seinen Grund in der bedeutenden Höhe des senkrecht aufsteigenden und fast geraden Hinterendes des Körpers, welches der größten Höhe in der Mitte des Rumpfes nur um ein geringes nachsteht. Dazu fällt auch das Stirnende nur unerheblich ab. In der Richtung der dorsalen Medianlinie befindet sich eine tiefe Rinne, welche in der Breite dem Abstände der Plattenränder entspricht und die sich bei Rückenansicht als eine dreifache Linie zu erkennen gibt (Taf. XV, Fig. 41). Bei Stirnstellung ist der Körperumriß eine Ellipse, welche durch die dorsale Furche und den vorstehenden Geschlechtshof eine doppelte Unterbrechung erleidet.

Haut: Soweit die Oberhaut vom Epimeralpanzer unbedeckt ist, weist sie keine Guillochierung auf, sondern ist glatt und mit zahlreichen, teilweise recht umfangreichen und sich aufs deutlichste erhebenden Drüsenhöfen ausgestattet; dieselben sind meistens von sehr feinen und kurzen Härchen begleitet; nur am Hinterende des Körpers besitzen sie eine ansehnliche Länge. Über die Gruppierung der

Hautdrüsen geben die Abbildungen 41 und 42 auf Taf. XV genügenden Aufschluß. Das antenniforme Borstenpaar ist lang und kräftig.

Augen: Die beiden bis auf 0,032 mm zusammengedrückten Augenpaare haben je zwei miteinander verschmolzene, schwarzbraune Pigmentkörper. Die vordere Augenlinse ist nur unwesentlich größer als die hintere. Über dem Linsenpaare liegt ein Drüsenhof mit feinem Haare.

Mundteile: Das 0,144 mm lange Maxillarorgan ist durch den flächig erweiterten Fortsatz der Maxillarplatte spezifisch gekennzeichnet. Derselbe besitzt eine geringe Länge und Breite und ist in den Seitenrändern bei weitem mehr ausgebuchtet (Taf. XV, Fig. 44 *p*<sup>2</sup>), als bei *Frontipoda musculus* (O. F. Müll.); letztere Art hat außerdem unterschiedlich schärfer hervortretende Hinterrandsecken an bezeichnetem Maxillarfortsatze. Die hinteren Fortsätze der Maxillarwandung weisen eine geringe Länge auf und ragen unterschiedlich nicht über den Seitenrand hinaus (Taf. XV, Fig. 44 *p*<sup>1</sup>). An der unteren Seite besitzt der in Rede stehende Prozess eine umfangreiche Erweiterung, während die entgegengesetzte Seite einen Muskel-Insertionshöcker trägt (Taf. XV, Fig. 43 *p*<sup>1</sup>). Der hyaline Pharynx ragt nur um ein geringes über den Flächenfortsatz hinaus und zeigt in seinem hinteren Teile eine löffelartige Verbreiterung, doch ist er im ganzen nur von geringer Breite (Taf. XV, Fig. 44 *ph*). Das Paar der Luftsäcke hat eine Länge von 0,080 mm und ist rück- und abwärts gerichtet (Taf. XV, Fig. 43 *ls*). Ihr hinteres Ende ist lang und kräftig nach oben umgebogen. Das Vorderende weist keine Krümmung auf. Das Mandibelpaar, dessen Lagerung sich aus Fig. 43 auf Taf. XV ergibt, hat eine Länge von 0,113 mm. Die Mandibelklaue erreicht beinahe die Hälfte der ganzen Mandibellänge. In der Mitte weist sie eine mäßige Krümmung auf. Mit ihrem ziemlich starken Grundende ist sie transversal vor dem Basalgliede der Mandibel eingelenkt (Taf. XV, Fig. 45 *k*). Das Grundglied fällt durch eine bedeutende Höhe nahe dem Vorderende auf (Taf. XV, Fig. 45 *bg*). Der Innenrand der Mandibelgrube hat etwa in der Mitte einen kleinen Höcker (Taf. XV, Fig. 45 *g* und 46 *g*). Das Hinterende des Basalgliedes schließt breit ab.

Palpen: Der Maxillartaster ist schlank und wesentlich dünner als die Beine, doch zeigt das vorletzte Glied, von der Beugeseite aus gesehen, eine geringe Verdickung. Letztgenanntes Tastersegment übertrifft in der Länge das zweite nicht. Am proximalen Ende dieses Gliedes schiebt sich das distale Ende des Basalsegments auf der Streckseite fortsatzartig vor und trägt daselbst eine kurze krumme

Borste. Dem Haarbesatze der Palpe ist kein Speciescharakter eigen; erwähnenswert sind vielleicht die zahlreichen feinen Härchen auf der Streckseite des vierten Gliedes. Das freie Palpenende hat zwei Spitzen (Taf. XV, Fig. 43).

Hüftplatten: Der sehr fein- und dichtporige Epimeralpanzer hat eine nennenswert geringere Ausdehnung als bei *F. musculus*; es bleibt abweichend nicht nur ein beträchtliches Stück des Hinterendes vom Körper unbedeckt (Taf. XV, Fig. 41 und 42), sondern es lassen auch die beiden Längsränder des Plattenpanzers auf dem Rücken einen merklich größeren Abstand zwischen sich (Taf. XV, Fig. 41). Eigenartig ist auch der Verlauf der Nähte im vorderen Teile des Epimeralgebietes; das erste von der Maxillarbucht abgehende Paar weist etwa gleiche Länge und Form auf wie das der *F. musculus*; dagegen krümmt sich die andre auf der Außenseite der zweiten Epimere befindliche Naht abweichend sehr kräftig nach innen, um sich rundeckig mit der Naht der ersten Platte zu vereinigen. Am Grunde der beiden ersten Epimeralfortsätze, sowie zwischen dem zweiten und dritten steht je eine steife, etwas gekrümmte Borste von Schwimmhaarlänge. Erwähnenswert ist auch noch das Vorhandensein einer kurzen, steifen Borste im hinteren Teile des Epimeralpanzers, welche bei Bauch- oder Rückenansicht des Objekts an den Längsseiten des Körpers erscheint (Taf. XV, Fig. 41 und 42). Eins der Hauptmerkmale der vorliegenden Art bietet der erste Epimeralfortsatz in seiner Borstenausstattung, welche außer zwei langen Borsten, die steif, gekrümmt und nach außen gerichtet sind, noch ein fast blattartig breites Haargebilde aufweist (Taf. XV, Fig. 42), das eine kuhhornartig gewundene Gestalt und eine hautartige Struktur besitzt, infolge deren bei Anwendung zu scharfer Konservierungs-Medien Schrumpfung eintritt. Durch den Besitz dieses unschwer erkennbaren Borstenmerkmals ist *G. setosus*, dessen Benennung auf Grund dieses Artcharakters erfolgte, leicht und sicher zu bestimmen. Die Genitalbucht ist elliptisch und dem *Frontipoda*-Charakter entsprechend bis auf einen geringen Abstand der Längsränder ganz vom Epimeralpanzer umgeben (Taf. XV, Fig. 42).

Beine: Die fein-porösen Gliedmaßen sind kürzer als der Körper; selbst das Hinterbein bleibt einschließlich der Schwertborste noch etwas hinter der Körperlänge zurück. An dem sehr kurzen Vorderbeine besitzt das auffallend dünne sechste Glied am proximalen Ende eine schwach S-förmige Krümmung. Sämtliche Beine sind mit Ausnahme der Endglieder recht kräftig, insbesondere haben die Grund-

gliedert ein verstärktes distales Ende. Die 0,112 mm große Schwertborste besitzt eine schwache Krümmung und eine im Verhältnisse zum letzten Gliede (0,128 mm) ungewöhnliche Länge. Neben der Endborste stehen noch zwei kurze Dolchborsten. Die dünne und mäßig große Fußkralle besitzt einen winzigen, inneren Nebenhaken.

Geschlechtsorgan: Das 0,128 mm lange äußere Genitalorgan hat eine ähnliche Lage wie das der *Frontipoda musculus*. Die schmalen und dichtporigen Klappen überdecken am Innenrande sechs langgestreckte und schmale Näpfe (Taf. XV, Fig. 42).

Das Penisgerüst hat eine Länge von 0,152 mm und läßt bei Seitenansicht eine bemerkenswerte in der Längsrichtung erfolgende Krümmung erkennen. Bei bezeichneter Ansicht weist der Bulbus ein abgerundetes Vorderende auf, während dasselbe, von oben gesehen, annähernd geradlinig und etwas eckig erscheint. In einem zweiten Falle besaß der Bulbus nicht die halbe Breite desjenigen, nach welchem Fig. 48 auf Taf. XV angefertigt wurde. Es ist das ein Analogon zu Befunden, die ich auch innerhalb anderer Gattungen machte; ich nenne beispielsweise *Atax crassipes* (O. F. Müller) ♂, bei welchem ich genannte Erscheinung im Bilde festhielt, das ich bei passender Gelegenheit veröffentlichen werde. Das Anschwellen des Bulbus dürfte zur Copulationszeit stattfinden. Der chitinöse Teil des männlichen Begattungsorgans von *G. setosus* ist wenig entwickelt, so daß man nur mit Mühe sich über dessen Bau Klarheit zu verschaffen vermag. Ein stabartiges Chitinstück auf der Unterseite dient zur Insertion des Penisgerüsts (Taf. XV, Fig. 47 *i*). Vor diesem Teile befindet sich median ein sehr dünnes, schwach geknietes Chitinstück, welches seiner ganzen Länge nach membranös mit dem ganzen Organ verbunden ist (Taf. XV, Fig. 47 *p*<sup>3</sup>). Der Gegenseite liegt ein langes, paariges Chitingebilde auf, das der Krümmung des ganzen Organs entsprechend gleichfalls gebogen ist und vorn scharfspitzig ausläuft (Taf. XV, Fig. 47 *l*). Auf der Außenseite hat jedes der beiden Gebilde zwei schräg seitwärts nach vorn abstehende Fortsätze, von denen der vordere länger und kräftiger ist (Taf. XV, Fig. 48 *p*<sup>1</sup> und *p*<sup>2</sup>).

After: Während bei *F. musculus* die Analöffnung unweit des Geschlechtshofes in einer langgestreckten Chitinplatte liegt, so ist dieselbe bei *G. setosus* ♂ nahe an den Hinterrand des Körpers gerückt und ohne Platte frei in die Körperhaut gebettet. Die Analdrüsenhöfe sind recht umfangreich (Taf. XV, Fig. 42).

## Weibchen.

Größe: Der Körper mißt in der Länge 0,700 mm, in der Breite 0,400 mm und in der Höhe 0,450 mm.

Gestalt: Der Körper ist lang-elliptisch. Das Stirnende ragt auffallend stark vor und verschmälert sich, wenn auch nicht so erheblich wie beim Männchen, und gewinnt bei Rückenansicht ein verändertes Bild dadurch, daß die Epimeralfortsätze nicht über den Stirnrand hinausragen (Taf. XV, Fig. 49). Die Rückenfurche ist sehr viel breiter als die des Männchens, da sie in der Breite gleichfalls dem gegenseitigen Abstände der Plattenränder gleichkommt. Der Rücken weist in seiner Längsrichtung eine ziemlich starke Wölbung auf, während die Bauchseite im Gebiete des Epimeralpanzers nur eine geringe Krümmung zeigt; doch ist die letztgenannte Körperseite im Gebiete des Genitalorgans stark gewölbt (Taf. XV, Fig. 51), wodurch der letzte Geschlechtsnapf, von der Bauchseite aus gesehen, fast kreisrund erscheint (Taf. XV, Fig. 50), obgleich derselbe in Wirklichkeit wie die andern länglichrund ist (Taf. XV, Fig. 51).

Haut: Eine Linienverzierung wie beim Männchen läßt die Epidermis nicht erkennen; die letztere ist vielmehr glatt und mit zahlreichen Drüsenhöfen besetzt, welche meist von kurzen, feinen Haaren begleitet werden. Je ein solcher Drüsenhof liegt über den Augenspaaren (Taf. XV, Fig. 49). Über die Anordnung der Hautdrüsen unterrichten die bezüglichen Abbildungen. Die antenniformen Borsten sind lang und kräftig (Taf. XV, Fig. 49) und auf- und rückwärts gekrümmt (Taf. XV, Fig. 51).

Augen: Die beiden Augenpaare sind 0,080 mm voneinander entfernt und gleichen im übrigen denen des Männchens (Taf. XV, Fig. 49).

Betreffs der Mundteile und des Maxillartasters gleicht das Weibchen dem Männchen vollkommen.

Hüftplatten: Der Epimeralpanzer besitzt auf der Bauchseite die gleiche Flächenausdehnung wie der des Männchens, wohingegen auf dem Rücken des Weibchens nur seitlich ein schmaler Streifen desselben sichtbar ist (Taf. XV, Fig. 49). Die spezifischen Merkmale, welche das männliche Epimeralgebiet durch den Borstenbesatz des Fortsatzes neben der Maxillarbucht, sowie durch die Nähte im vorderen Teile darbietet, vermißt man beim weiblichen nicht (Taf. XV, Fig. 50). In der Form der Genitalbucht weicht das Weibchen hingegen gänzlich vom Männchen ab, indem es in dem Punkte den *Oxus*-Formen gleicht, insofern der Epimeralpanzer den Geschlechtshof nicht umschließt.

Geschlechtsorgan: Der Geschlechtshof ist beinahe zur Hälfte aus der Genitalbucht herausgerückt. Derselbe ist länger als er bei Bauchansicht erscheint, da seine Lage infolge der Gestalt des abdominalen Körperendes nicht wagerecht, sondern schräg ist (Taf. XV, Fig. 51). Seine Länge beträgt, bei Seitenlage der Milbe gemessen, 0,192 mm. Die Geschlechtsöffnung scheint sich bis zu dem dunklen Flecke unter dem Epimeralpanzer zu erstrecken; der fragliche Fleck dürfte durch den Stützkörper der Geschlechtsspalte hervorgerufen werden. Es sind sechs recht lange und schmale Näpfe vorhanden (Taf. XV, Fig. 51), von denen das letzte Paar aus dem oben angeführten Grunde bei Bauchansicht fast kreisrund erscheint (Taf. XV, Fig. 50).

After: Der Anus liegt abweichend unmittelbar hinter der Geschlechtsspalte.

#### Männliche Nymphe.

Die Körperlänge mißt knapp 0,400 mm und die größte Breite — in der Mitte des Körpers — reichlich 0,200 mm.

Die Körpergestalt entspricht bei Bauchansicht etwa dem Bilde, welches PIERSIG von der Nymphe des *Oxus strigatus* veröffentlicht hat (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61 f), doch ist das Stirnende minder breit, wovon man sich zweckmäßig bei Rückenansicht überzeugt, welche dadurch, daß die Epimeralfortsätze über den vorderen Seitenrand hinausragen, im Stirnende sich ähnlich wie das des Männchens präsentiert (Taf. XV, Fig. 41).

Die Oberhaut ist glatt und ohne Auszeichnung.

Das Maxillarorgan besitzt den gleichen Bau wie das der adulten Tiere.

Das Epimeralgebiet ähnelt namentlich hinsichtlich der Form des Hinterrandes einschließlich der kleinen Genitalbucht demjenigen der Nymphe des *Oxus strigatus* (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61 f), doch bleibt bei der hier zu beschreibenden Nymphe hinten ein geringeres Stück der Bauchseite durch den Epimeralpanzer unbedeckt. Bei Rückenansicht präsentiert sich jederseits ein Stück des Epimeralpanzers, das vorn neben den Augen breit beginnend nach hinten zu sich allmählich verschmälert. Im ganzen ist es im Verhältnis nur unerheblich breiter als beim Weibchen (Taf. XV, Fig. 49). In Übereinstimmung mit der Nymphe der *Frontipoda musculus*, jedoch abweichend von der des *Oxus strigatus*, hat die hier in Frage kommende Nymphe ein durch eine mediane Trennungsfurche in zwei symmetrische Hälften geschiedenes Epimeralgebiet. Vorn zeigt dasselbe die gleiche Gestaltung wie

das der adulten Formen, insonderheit mache ich auf das übereinstimmende Vorkommen eines fast blattartig breiten und weichen Haarbildes am ersten Epimeralfortsatze aufmerksam. Neben demselben erkannte ich allerdings abweichend nur eine rigide, krumme Borste. Da mir indes nur wenige Exemplare der Nymphe vorliegen, so besteht die Möglichkeit, daß die zweite verloren gegangen ist, welche Tatsache ich bei Imagines mehrfach beobachtete.

Bezüglich der Beine mache ich vor allem auf das Vorhandensein einer kennzeichnenden ungemein langen Schwertborste am Ende des Hinterbeines aufmerksam, sowie auf das schwach S-förmig gekrümmte sechste Segment des Vorderbeines.

Die Genitalbucht im Epimeralgebiete ist nicht nennenswert größer als bei *Oxus strigatus* (Nr. 23, Taf. XXIV, Fig. 61 f), doch findet das 0,040 mm große Geschlechtsfeld völlig Platz darin. Von den großen Näpfen, vier an der Zahl, treten die hinteren größtenteils über die Klappen hinaus.

Der Abstand des Afters vom Geschlechtsfelde beträgt kaum mehr als die halbe Länge des letzteren.

#### Weibliche Nymphe.

Die Körperlänge beträgt bis 0,500 mm und die Breite reichlich 0,300 mm.

Das Stirnende ist bei weitem weniger spitz als bei der männlichen Nymphe, im Verhältnis noch breiter als das des ausgewachsenen Weibchens (Taf. XV, Fig. 49). Wie bei diesem ragen auch, abweichend von der Vergleichsnymphe, die Epimeralfortsätze nicht über den vorderen Seitenrand des Körpers hinaus.

Der Epimeralpanzer bedeckt nicht mehr als reichlich die vordere Bauchhälfte. Die Rückenansicht dieser Entwicklungsform läßt nichts davon erkennen. In Hinsicht der typischen Merkmale, wie Genitalbucht, Trennungsfurche in der ventralen Medianlinie des Plattenpanzers, Besatz des ersten Epimeralfortsatzes stimmt die weibliche Nymphe mit der männlichen vollständig überein.

Der 0,052 mm lange Geschlechtshof tritt etwa zur Hälfte aus der Genitalbucht des Epimeralgebiets heraus. Die hinteren der vier Genitalnäpfe ragen nicht über die Geschlechtsklappen hinaus.

Der Anus ist mehr als die Länge des Geschlechtsfeldes (0,062 mm) von letzterem entfernt.

In den nicht erwähnten Einzelheiten herrscht zwischen den beiden Nymphen völlige Übereinstimmung.

Fundstätte: Dr. STECK fand die Art in beiden Geschlechtern und den hier gekennzeichneten Jugendformen an einigen Plätzen der Schweiz. Dr. ZACHARIAS sammelte sie im kleinen Koppenteiche in Schlesien und Dr. SIG THOR in Norwegen.

### Literaturverzeichnis.

1. TH. BARROIS, et R. MONIEZ, Catalogue des Hydrachnides recueillies dans le nord de la France avec des notes critiques et la description d'espèces nouvelles. Lille, 1887.
2. A. BERLESE, Acari, Myriopoda et Scorpiones hucusque in Italia reperta. Padova 1882—1904.
3. A. CRONEBERG, Beitrag zur Hydrachnidenfauna der Umgegend von Moskau. Bull. Soc. Impér. des Naturalistes de Moscou. 1899. Nr. 1, S. 67—100. Taf. IV.
4. JOH. CHR. FABRICIUS, Entomologia systematica. Hafniae, 1873. Bd. II. S. 399—406.
5. — Systema antliatorum. Brunsvigae, 1805.
6. C. L. KOCH, Deutschlands Crustaceen, Myriopoden und Arachniden. Regensburg 1835—1841.
7. — Übersicht des Arachnidensystems. Nürnberg 1842. Hft. III. S. 7—39. Taf. I—IV.
8. F. KOENIKE, Nomenklatorische Korrektur innerhalb der Hydrachnidenfamilie. Zool. Anz. 1891. Nr. 354, S. 19—20.
9. — Mitteldutsche Hydrachniden, gesammelt durch Herrn Dr. PH. MADE. Zool. Anz. 1894. Nr. 452, S. 259—264. Mit 1 Fig.
10. — Die Hydrachniden Ostafrikas. Sonderabdr. aus STUHLMANN, Deutsch-Ost-Afrika. Bd. IV. Mit 1 Taf. und 8 Textfig.
11. — Holsteinische Hydrachniden. Forschungsber. Biol. Stat. Plön. 1896. 1 Tafel.
12. — Über Oxus Kram., Frontipoda Koen. und eine neue verwandte Gattung. Zool. Anz. 1898. Nr. 556, S. 262—263 und Nr. 557, S. 265—273.
13. — Hydrachniden aus der nordwestdeutschen Fauna. Abhandl. des naturwissensch. Ver. Bremen. Bd. XVIII. S. 14—68. Taf. I und 34 Textfig.
14. P. KRAMER, Grundzüge zur Systematik der Milben. Wiegmanns Arch. für Naturgesch. 1877. Bd. I. S. 215—247.
15. KRENDOWSKY, M., Les Acariens d'eau douce. Travaux Soc. naturalistes à l'Université Imp. de Charkow, 1885. Bd. XVIII. S. 209—358. Taf. VII und VIII.
16. M. LISTER, Naturgeschichte der Spinnen, nach dessen Handschrift aber zum Druck befördert und mit neuen Zusätzen versehen von J. E. GOEZE. Quedlinburg, 1792.
17. O. F. MÜLLER, Zoologiae Danicae Prodomus. Havniae, 1776.
18. — Hydrachnae quas in Aquis Daniae palustribus. Lipsiae, 1781. Taf. I—XI.
19. C. J. NEUMAN, Om Sveriges Hydrachnider. Kongl. Svensk. Vetensk.-Akadem. Handlingar, 1880. Bd. 17. S. 1—123. Taf. I—XIV.

20. C. J. NEUMAN, Om Hydrachnider anträffada vid Frederiksdal på Seland. Kongl. Vetensk. och Vitterhets Samhället. Göteborg, 1885. Handlingar. Bd. 20. S. 7.
21. R. PIERSIG, Beitrag zur Hydrachnidenkunde. Zool. Anz. 1892. Nr. 389, S. 151—155. Mit 3 Textfig.
22. — Beiträge zur Kenntnis der in Sachsen einheimischen Hydrachnidenformen. Sitzungsber. der naturf. Ges. Leipzig. Jahrg. 1895—1896.
23. — Deutschlands Hydrachniden. Bibliographica zoologica. Stuttgart, 1897 bis 1900. Hft. 22. Mit 51 Taf.
24. — Hydrachnidae. Das Tierreich. 13. Liefg. S. I—XVIII und 1—272. Mit 76 Textfig.
25. — Über Hydrachniden. Zool. Anz., 1894. Nr. 443, S. 107—111 u. Nr. 444. S. 113—118.
26. SIG THOR, Bidrag til kundskaben om Norges Hydrachnider. Arch. for Math. og Naturv. Christiania, 1897. Bd. XIX. S. 1—74. Mit 2 Taf.
27. — ibid. 1897. Bd. XX. S. 1—40. Taf. III. Andet Bidrag til kundskaben om Norges Hydrachnider.
28. — ibid. 1899. Bd. XXI. S. 1—64. Taf. VI—XVII. Norske Hydrachnider.
29. O. ZACHARIAS, Faunistische Studien in westpreußischen Seen. Sonderabdr. aus den Schrift. d. Naturf. Ges. Danzig, 1887. N. F. Bd. VI. Hft. 4.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>b</i> , Bulbus; <i>bg</i> , Basalglied; <i>ch</i> , Chitinstück; <i>g</i> , Mandibelgrube; <i>i</i> , Insertionsende; <i>k</i> , Klauenglied; <i>l</i> , Chitinleiste; <i>ls</i> , Luftsack; <i>mb</i> , Mandibel; <i>mp</i> , Maxillarplatte;	<i>p</i> <sup>1</sup> , <i>p</i> <sup>2</sup> , <i>p</i> <sup>3</sup> , Fortsätze; <i>pg</i> , Penisgerüst; <i>ph</i> , Pharynx; <i>pö</i> , Pharyngealöffnung; <i>s</i> <sup>1</sup> , <i>s</i> <sup>2</sup> , Bogen; <i>t</i> , Tasterinsertionsgrube; <i>tr</i> , Trachee; <i>tz</i> , Palpeninsertionszapfen; <i>v</i> , Genitalklappe; <i>w</i> , Wulst.
--	--

#### Tafel XIV.

*Frontipoda musculus* (O. F. Müll.)<sup>1</sup>.

Fig. 1. Bauchansicht des Männchens. Vergr. 50 : 1.

Fig. 2. Maxillarorgan des Männchens von oben gesehen. Verg. 212 : 1.

Fig. 3. Rechte männliche Mandibel in Seitenansicht. Vergr. 260 : 1.

Fig. 4. Linke männliche Mandibel von der Streckseite aus gesehen. Vergr. 260 : 1.

Fig. 5. Männlicher Luftsack. Vergr. 240 : 1.

Fig. 6. Äußeres Genitalorgan des Männchens mit herausragendem Penisgerüst. Vergr. 110 : 1.

<sup>1</sup> Die Figuren 1—8 wurden nach Material aus den Fedmosen bei Bagsvaerd auf Seeland angefertigt.

Fig. 7. Penisgerüst. Vergr. 125 : 1.

Fig. 8. Dasselbe in Seitenansicht. Vergr. 125 : 1.

Fig. 9. Männliche Nymphe in Bauchansicht, gezeichnet nach einem Exemplare aus dem Plöner See in Holstein. Vergr. 103 : 1.

*Oxus strigatus* (O. F. Müll.)<sup>1</sup>.

Fig. 10. Bauchansicht des Weibchens. Vergr. 46 : 1.

Fig. 11. Seitenansicht des ♀. Vergr. 44 : 1.

Fig. 12. Linke Mandibel des ♀ in Seitenansicht. Vergr. 185 : 1.

Fig. 13. Linke Mandibel des ♀ von der Streckseite aus gesehen. Vergr. 180 : 1.

Fig. 14. Linke Palpe des ♀. Vergr. 180 : 1.

Fig. 15. Penisgerüst. Vergr. 162 : 1.

Fig. 16. Dasselbe in Seitenansicht. Vergr. 162 : 1.

*Oxus ovalis* (O. F. Müll.)<sup>2</sup>.

Fig. 17. Bauchansicht des ♂. Vergr. 54 : 1.

Fig. 18. Seitenansicht des ♂. Vergr. 41 : 1.

Fig. 19. Linke Mandibel des ♂ in Seitenansicht. Vergr. 200 : 1.

Fig. 20. Dieselbe von der Beugeseite aus gesehen. Vergr. 205 : 1.

Fig. 21. Maxillartaster des ♂. Vergr. 205 : 1.

Fig. 22. Penisgerüst. Vergr. 164 : 1.

Fig. 23. Dasselbe von der Gegenseite gesehen. Vergr. 177 : 1.

Fig. 24. Dasselbe in Seitenansicht. Vergr. 164 : 1.

Fig. 25. Bauchansicht des ♀. Vergr. 45 : 1.

Fig. 26. Seitenansicht des ♀. Vergr. 39 : 1.

Tafel XV.

*Oxus Koenikei* Sig Thor.

Fig. 27. Seitenansicht des ♂. Vergr. 33 : 1.

Fig. 28. Rückenansicht des ♂. Vergr. 33 : 1.

Fig. 29. Bauchansicht des ♂. Vergr. 33 : 1.

Fig. 30. Maxillarorgan von oben gesehen. Vergr. 125 : 1.

Fig. 31. Maxillarorgan des ♀. Vergr. 120 : 1.

*Oxus longisetus* (Berl.) ♂<sup>3</sup>.

Fig. 32. Rückenansicht. Vergr. 55 : 1.

Fig. 33. Seitenansicht. Vergr. 55 : 1.

Fig. 34. Bauchansicht. Vergr. 55 : 1.

Fig. 35. Maxillarorgan von oben gesehen. Vergr. 255 : 1.

<sup>1</sup> Die Fig. 10 und 11 wurden nach einem im Besitz von Dr. SEV. JENSEN in Kopenhagen befindlichen ♀ aus den Fedmosen auf Seeland, 13 und 14 nach einem ♀ aus dem Hulsee auf Seeland und 15 und 16 nach einem ♂ von Neumünster gezeichnet.

<sup>2</sup> Die Figuren 22 und 24 wurden nach einem schweizerischen Männchen (Gerzensee unweit Bern), die übrigen nach einem von Dr. SEV. JENSEN im Bagsvaerdsee auf Seeland gesammelten Exemplare gezeichnet.

<sup>3</sup> Fig. 38 wurde nach einem typischen Männchen von Prof. BERLESE angefertigt, die übrigen Abbildungen der Art nach Material aus Dalmazi (Schweiz).

- Fig. 36. Linke Mandibel. Vergr. 255 : 1.  
 Fig. 37. Luftsack. Vergr. 275 : 1.  
 Fig. 38. Maxillartaster. Vergr. 214 : 1.  
 Fig. 39. Penisgerüst. Vergr. 214 : 1.  
 Fig. 40. Penisgerüst in Seitenansicht. Vergr. 214 : 1.

*Gnaphiscus setosus* Koen.

- Fig. 41. Rückenansicht des ♂. Vergr. 56 : 1.  
 Fig. 42. Bauchansicht des ♂. Vergr. 68 : 1.  
 Fig. 43. Maxillarorgan des ♂ mit einer Palpe. Vergr. 200 : 1.  
 Fig. 44. Dasselbe von oben gesehen. Vergr. 250 : 1.  
 Fig. 45. Rechte Mandibel des ♂ in Seitenansicht. Vergr. 290 : 1.  
 Fig. 46. Linke Mandibel des ♂ von der Streckseite aus gesehen. Vergrößerung 290 : 1.  
 Fig. 47. Penisgerüst in Seitenansicht. Vergr. 200 : 1.  
 Fig. 48. Penisgerüst. Vergr. 200 : 1.  
 Fig. 49. Rückenansicht des ♀. Vergr. 50 : 1.  
 Fig. 50. Bauchansicht des ♀. Vergr. 57 : 1.  
 Fig. 51. Seitenansicht des ♀. Vergr. 47 : 1.

# Die Brutpflege von *Rhinoderma darwinii* D. B.

Von

**Dr. Otto Bürger,**

Professor der Zoologie an der Universität Santiago de Chile.

Mit Tafel XVI—XVIII.

## 1. Einleitung.

*Rhinoderma darwinii* ist von DUMÉRIL und BIBRON<sup>1</sup> beschrieben worden und befand sich unter der Ausbeute des »Beagle«, welche von DARWIN gesammelt wurde. DARWIN entdeckte den Nasenfrosch in den dichten und dunklen Wäldern von Valdivia, wo er ungemein häufig war<sup>2</sup>.

Bereits wenige Jahre später wurde unser Batrachier eingehender durch GUICHENOT beschrieben, welcher die Reptilien für die Fauna der Historia de Chile von CL. GAY bearbeitet hat<sup>3</sup>. Es wird erwähnt, daß *Rhinoderma* ein vorzüglicher Springer ist und Laute wie eine Schelle (cascabel) hervorbringe. Außerdem aber finden wir eine besonders wichtige Notiz. GUICHENOT fand bei einem Exemplare im Bauche 14 Junge; er hielt dasselbe für ein Weibchen und somit *Rhinoderma* für einen lebendiggebärenden Frosch.

Erst viel später ist durch MARCOS JIMENEZ DE LA ESPADA<sup>4</sup> festgestellt worden, daß es die Männchen sind, welche die Jungen in ihrem Kehlsack beherbergen. Diese wichtige Arbeit ESPADAS ist mir ebensowenig wie das deutsche Referat derselben von J. W. SPENGLER<sup>5</sup> zugänglich gewesen, indessen habe ich ihren Inhalt

<sup>1</sup> 1841. A. M. C. DUMÉRIL und G. BIBRON, Hist. Nat. Rept. Bd. VIII. S. 659.

<sup>2</sup> 1843. TH. BELL, Reptiles. In: The Zoology of the Voyage of H. M. S. »Beagle«. Part 5. p. 48. tab. 20, Fig. 1 u. 2.

<sup>3</sup> 1848. CL. GAY, Historia Fisica y Politica de Chile. Zoologia. Bd. II. p. 122. tab. 7 (Herpetologia). Fig. 1 u. 1a.

<sup>4</sup> 1872. Anales d. l. Soc. Esp. Hist. Nat. Madrid. Bd. I. p. 139—151.

<sup>5</sup> 1877. J. W. SPENGLER, Die Fortpflanzung von *Rhinoderma darwinii*. In: Diese Zeitschr. XXIX. Bd. S. 495—501.

lückenlos, wie ich glaube, erschließen können dank einer zweiten Arbeit ESPADAS<sup>1</sup> und der Untersuchungen von G. B. HOWES<sup>2</sup>, welche ich studieren konnte. Außerdem ist unser Gegenstand auch von C. K. HOFFMANN<sup>3</sup> hinlänglich berücksichtigt worden in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs, die mir ebenfalls zur Verfügung standen.

Wir verdanken ESPADA eine, wenn auch nicht in allen Teilen korrekte Schilderung des mit Brut gefüllten Kehlsackes. Ferner verschiedene Angaben inwiefern der gewaltig entwickelte Kehlsack die Organisation des Männchen vorübergehend beeinflußt oder dauernd verändert hat und eine Beschreibung der Jungen. Durch G. B. HOWES, dem übrigens nur ein »trächtiges« Männchen zur Verfügung stand, sind jene Angaben weniger ergänzt als berichtigt worden.

Nach den Untersuchungen von ESPADA und HOWES erforderten noch ein besonderes Studium:

- 1) der feinere Bau des Kehlsackes;
- 2) die Beantwortung der Frage, ob der Kehlsack nicht allein Brut- sondern auch Nährorgan ist;
- 3) das Verhalten des Kehlsackes vor und nach der Brutpflege.

Diesen Fragen zu genügen, mit denen sich ESPADA bereits in Vermutungen beschäftigt hat, sollen die nachfolgenden Abschnitte gewidmet sein.

Das mir für diese Arbeit zur Verfügung gestandene Material war ein sehr reiches und bestand aus mehreren Hundert Individuen, so daß ich über 60 erwachsene Männchen untersuchen konnte. Es sind die Tiere während und nach der Brutzeit (Anfang Januar bis Anfang März) und 3 Monate vor derselben (Ende September) gesammelt worden.

Ich danke die Rhinodermen besonders Herrn Prof. R. BONN und Herrn J. SÖHRENS, Direktor des Botanischen Gartens. Beide unterstützten mich ferner durch ihre am Fundort gemachten Beobachtungen. Ich gestatte mir den genannten Herren auch an dieser Stelle meinen verbindlichsten Dank auszusprechen.

Das Material war in Alkohol konserviert, aber diejenigen

<sup>1</sup> 1875. MARCOS JIMENEZ DE LA ESPADA, Batracios. In: Vertebrados del Viaje al Pacifico. p. 128—138.

<sup>2</sup> 1888. B. G. HOWES, Notes on the Gular Broad-pouch of *Rhinoderma darwini*. In: Proc. Zool. Soc. 1888. p. 231—237 nebst Fig. 1—5.

<sup>3</sup> 1873—78. C. K. HOFFMANN, Amphibien. In: BRONNS Classen u. Ordnungen des Tierreichs. Bd. VI. S. 536—537.

*Rhinoderma*-Exemplare, welche ich im September lebend nach Santiago erhielt, wurden von mir untersucht, nachdem sie mit siedendem Wasser zur Erstarrung gebracht waren. Die innere Blutzirkulation litt durch dies Verfahren nicht. Einen Teil dieser Frösche konservierte ich schließlich in einer 1%igen Platinchloridlösung.

*Rhinoderma* läßt sich im allgemeinen mit dem Mikrotom verarbeiten, ohne daß eine Entkalkung nötig wäre.

In der anatomischen Nomenclatur folge ich E. GAUPP<sup>1</sup>, dessen Werk über *Rana* mir zur Orientierung die größten Dienste geleistet hat.

## 2. Vorkommen und Lebensweise.

*Rhinoderma darwinii* bewohnt den regenreichen Süden Chiles, also diejenige Gegend, welche man als die eigentliche Waldregion dieses Landes bezeichnen kann.

Wahrscheinlich bildet der Rio Maule (etwa 35° 30' südl. Breite) die nördliche Grenze der Verbreitung des Nasenfrosches. Als südlichster Fundort gilt zur Zeit die Insel Quehui, welche sich nahe der Ostküste des mittleren Chiloes befindet (etwa 42° 35' südl. Breite). Innerhalb dieses Gürtels, der sich wahrscheinlich mit zunehmender faunistischer Erforschung Südchiles noch nach Süden erweitern wird, bewohnt unser Batrachier die Niederungen und Gebirge und zwar sowohl die Cordillera de los Andes als auch die Cordillera de la Costa. Im Gebirge wurde er bis zu einer Höhe von etlichen 100 m gefunden. Einige Beobachtungen deuten darauf hin, daß der Nasenfrosch nahe der Küste häufiger wird. Das Museo Nacional besitzt Exemplare von Valdivia, aus der Cordillere von Cautin, von Contulmo und den Bergen bei Concepcion.

*Rhinoderma darwinii* bedarf vor allen Dingen zu ihrer Existenz der Feuchtigkeit und zieht sich, trotzdem sie eine immerwährend mit Wasserdampf gesättigte Zone bewohnt, noch in die feuchtesten Teile derselben, nämlich waldige Schluchten zurück. Außerdem aber bedarf sie der Wärme und nur in den sonnigsten Monaten (Dezember bis Anfang März) verläßt sie tagüber andauernd ihre Schlupfwinkel, um sich frei zu bewegen. Wie mir Herr Prof. BONN mitteilte, sieht man sie dann in Gesellschaften auf sumpfigem Terrain in den allerseichtesten Wässern hocken; sie vermeiden aber, daß das Wasser über sie hinwegpült. Indes bereits im März oder in höher

<sup>1</sup> E. GAUPP, A. ECKERTS u. R. WIEDERSHEIMS Anatomie des Frosches. Neu bearbeitet. Braunschweig 1896—1904.

gelegenen Teilen schon Ende Februar, muß man sie meistens in ihren Verstecken unter Steinen und faulenden Baumstämmen aufstöbern, unter die sie sich, die Sonnenseite der Schluchten bevorzugend, verkrochen haben, und welche sie nur an schönen Tagen in den wärmsten Stunden verlassen. Versuche, den Nasenfrosch in Santiago während des Sommers im Terrarium zu halten, schlugen fehl, die Tierchen starben schon nach wenigen Tagen, wohl infolge der überaus trockenen Luft, welche hier um diese Zeit herrscht.

*Rhinoderma darwinii* ist, was Färbung und Zeichnung anbetrifft, außerordentlich variabel. Es gibt an derselben Lokalität graue, braune, gelbliche, rötliche und grüne Individuen, welche diese Farbentöne reiner oder gemischt, heller oder dunkler zeigen. Wenn eine solch bunte Gesellschaft beieinander hockt, so machen sie den Eindruck eines bunten Mosaiks und gleichen auffällig dem vielfarbigem mit Pflanzen durchwachsenen Untergrunde, auf dem sie zu hocken lieben. Herr Prof. BONN schilderte mir dieses Bild und warf die ansprechende Frage auf, ob wir es in diesem Falle etwa mit einer kollektiven Schutzfärbung zu tun haben?

*Rhinoderma darwinii* nährt sich von Insekten, welche sie im Fluge erhascht. Der Darminhalt einiger im Sommer erbeuteter Nasenfrösche bestand aus Dipteren (*Limosina maxima* sp. ined. Germain), Hymenopteren (*Tenthredo coquimbensis* Spin.) und Hemipteren (*Calbodius pallidulus* E. Blanch., *Anthocoris* sp.)<sup>1</sup>.

Mit der Sendung lebender *Rhinoderma*, die ich Ende September erhielt, bekam ich auch noch durch Vermittlung des Herrn Prof. R. BONN einige weitere Beobachtungen über die Lebensweise dieser Tiere, welche Herr Dr. MEYER, der seit Jahren selbsthaft in Contulmo ist, gemacht hat.

Nach ihm bevorzugt *Rhinoderma* im Winter mehr die sonnigen Höhen, anstatt der Täler und Schluchten und begibt sich auf Sträucher und Bäume. Meiner Ansicht nach klettern sie aber nicht auf dieselben, sondern erklimmen sie sprungweise. Ich habe nämlich beobachtet, daß sie an senkrechte Glaswände hinanspringen und sich alsdann vermittels ihrer Zehen und Fingerspitzen ungemein festzuhalten vermögen, aber nicht gesehen, daß sie weiterklettern.

An den Sträuchern und Bäumen sollen sie sich mit den hinteren Extremitäten, den Kopf nach unten, wie Fledermäuse aufhängen.

<sup>1</sup> Die Bestimmung dieser Insekten verdanke ich der Güte des Herrn PHILIBERTO GERMAIN, Jefe de la Seccion Entomologica des Museo Nacional zu Santiago.

Sie piepsen mit einer feinen Stimme ähnlich der von Gänschen oder Enten, die eben dem Ei entschlüpft sind. Die Eingebornen nennen den Frosch *sapo de la montaña* oder *arriero*. Besonders bezeichnend ist der Name *Arriero*, es ist das eine Person, welche mit der *carga* (Last) geht. Wenn man bedenkt, daß der Südamerikaner, wenn er mit seiner Familie reist, diese gern als *carga* bezeichnet, so wird die Bedeutung des Vulgärnamens *arriero* für *Rhinoderma* klar und gibt einen neuen Beweis der vorzüglichen Beobachtungsgabe des Landvolkes.

Die von mir lebend beobachteten *Rhinodermen* waren der Mehrzahl nach gelblichgrün oder graubraun gefärbt. Einige Exemplare indessen waren so grün wie frische Blätter und andre prächtig kupferfarben. Die Farben haben einen matten Metallglanz. Die Zeichnung des Rückens tritt mehr oder minder deutlich hervor, sie verschwindet aber vollständig bei den grünen. Bei den kupferfarbenen waren die scharfen Seitenkanten, welche den Rücken begrenzen, goldig. Die innere Fläche der Unterschenkel ist allgemein gelb gefärbt. Die Kehlgegend und die Außenfläche der Extremitäten besitzt die Farbe des Rückens. Am Bauche befinden sich reine weiße Flecken. Die Innenseiten von Hand und Fuß sind blaugrau, Finger und Zehen außen bräunlich.

Der Nasenanhang wird stets gestreckt getragen und ist schräg aufwärts gerichtet, so etwa wie das Horn beim Einhorn.

### 3. Geschlechtsreife und Brutzeit.

Die Zeit der Geschlechtsreife beginnt bei *Rhinoderma darwini* Ende Dezember und reicht ziemlich tief in den Januar hinein. Die sich anschließende Brutzeit dauert demgemäß von Ende Dezember bis gegen Ende Februar. Die meisten »trächtigen« Männchen findet man von Mitte Januar bis Mitte Februar. Diese Angaben gelten für *Contulmo*, einen kleinen Kolonistenort, welcher am Ostfuß der *Nahuelvuta-Cordillere* kaum 80 m über dem Meere gelegen ist (37° 58' südl. Breite). *Contulmo* besitzt das für Südchile eigentümliche Klima. Der Regen verteilt sich auf das ganze Jahr, im allgemeinen ist aber die Zeit von Dezember bis Ende Februar eine sommerlich sonnige. Im Winter fällt nur ganz ausnahmsweise Schnee, welcher aber schnell wieder fortschmilzt. Der erste Frühjahrsmonat, d. h. der Monat der Obstbaumblüte, ist der September.

Aus diesen wenigen klimatologischen Angaben geht hervor, daß die Zeit der Geschlechtsreife bei *Rhinoderma darwini* außerordentlich

spät eintritt. Und es darf von einer Verspätung geredet werden, wenn wir in Rechnung ziehen, daß die Laichzeit anderer bei *Conotulmo* heimischer Frösche, deren Eier und Junge sich im Freien entwickeln, bereits in den September fällt, wie z. B. bei *Paludicola bibronii* Tsch.

In dem jahreszeitlich wesentlich verspäteten Eintritt der Geschlechtsreife von *Rhinoderma darwinii* sehe ich eine Anpassung, welche durch die ausgedehnte Brutpflege der Männchen hervorgerufen wurde. Wie ich in einem der nachfolgenden Abschnitte beweisen werde, beschränkt sich die Brutpflege nicht darauf, den Eiern und Jungen nur Schutz angedeihen zu lassen, indem das eine Geschlecht sie im Innern seines Körpers heranwachsen läßt, sondern es handelt sich um eine Aufzucht, während welcher (wenigstens in der letzten Entwicklungsperiode) der Brut auch Nahrung gegeben wird. Das geschieht auf Kosten des väterlichen Organismus, welcher dadurch derart mitgenommen wird, daß er am Ende der Brutzeit fast nur noch aus Haut und Knochen besteht. Es bedürfen also diese Männchen einer langen und günstigen Kräftigungsperiode, welche den klimatischen Umständen entsprechend, der Hauptsache nach in die an Insekten reichste Zeit, d. s. die Frühlingsmonate (September bis Dezember), fallen muß.

Ich habe nun noch anzufügen, daß sich auch unter den Ende September gefangenen *Rhinoderma* ein trächtiges Männchen befand. Die Jungen besaßen bereits lange Ruderschwänze. Es gingen mir Ende September 15 erwachsene Exemplare zu, von diesen waren 7 Männchen.

#### 4. Ablage der Eier und ihre Aufnahme in den Kehlsack.

Die Eier werden vom Weibchen von *Rhinoderma darwinii* in wiederholten Malen einzeln oder wahrscheinlicher paarweise abgelegt und zwar in Zwischenräumen, welche bis zu mehreren Tagen umfassen müssen. Nach stattgehabter Befruchtung nimmt sie das Männchen sofort in die Mundhöhle auf und preßt sie abwechselnd in die rechte und linke Öffnung des Kehlsackes. Dieser Vorgang ist bisher nicht beobachtet worden, er kann sich aber nicht anders abspielen, wenn man folgende Tatsachen sprechen läßt.

Die Untersuchung der Ovarien und Eileiter geschlechtsreifer Weibchen lehrt, daß die Eier einzeln reifen. Bei einem mir im Augenblick vorliegenden Weibchen, bei dem die Eileiter schon mächtig geschwollen, aber noch leer sind, enthält ein jedes Ovarium fünf

Eier, von denen man annehmen kann, daß sie in Bälle ausgestoßen worden wären. Alle fünf sind von verschiedener Größe, indem sie sich von einem Durchmesser von 3,5 mm bis zu einem Durchmesser von 2 mm abstufen. Dieselbe Wahrnehmung macht man bei den Eiern, welche man in den Eileitern antrifft. Hier schwankt der Durchmesser der Eier zwischen 5 mm oder 4,5 mm und 3,5 mm. (Die Eier verdicken sich also im Eileiter noch erheblich.)

Außerdem ist der Kehlsack zu Beginn der Geschlechtszeit derartig kurz und eng, daß er anfangs nicht mehr als zwei Eier aufnehmen kann. Noch geringfügiger ist er bei Männchen entwickelt, welche ihrer ersten Brutperiode entgegengehen. Der Kehlsack besteht bei solchen aus einer rechten und linken Tasche, welche nur durch einen sehr schmalen medianen Spalt miteinander kommunizieren, und aus diesem Grunde schließe ich, daß jedenfalls das erste Ei durch die eine Öffnung, das zweite durch die andre des Kehlsackes einschlüpft.

Der Kehlsack dehnt sich — was in den folgenden Abschnitten näher ausgeführt werden wird — unter dem Einfluß der Eier weiter aus, so daß also die ersten Eier gewissermaßen Raum für die nachfolgenden schaffen.

Die geringe Bergungsfähigkeit, welche der Kehlsack anfänglich besitzt, scheidet sofort eine Vorstellung aus, welche das gesellige Leben des Nasenfrosches erzeugen könnte. Ich meine die Vermutung, daß ein Männchen die Eier verschiedener Weibchen sammeln möchte, um sie auszubrüten.

*Rhinoderma darwini* ist ohne Zweifel ein monogam lebendes Tier. Auch die numerische Gleichheit, in der man beide Geschlechter antrifft, weist darauf hin.

Besonders auffallend ist die kolossale Größe der Eier unsres merkwürdigen Frosches. Man bedenke, daß *Paludicola bibronii*, welche nicht allein länger, sondern besonders viel gedrungener ist als *Rhinoderma darwini*, Eier ablegt, welche nur einen Durchmesser von 2—2,5 mm besitzen.

Die Entwicklung solcher relativ riesiger Eier beim Nasenfrosch ist ebenfalls eine Anpassung an die eigentümliche Brutpflege. Die enorme Mitgift von Deutoplasma, welche diese Eier so groß werden läßt, soll den väterlichen Körper nach Möglichkeit von der Ernährung entlasten. Wir werden sehen, daß in der Tat die Ernährung der Brut durch die väterlichen Säfte erst in der letzten Periode der Metamorphose der Larven einsetzt.

### 5. Beschaffenheit des Kehlsackes mit nahezu entwickelter Brut.

In diesem Stadium hat der Kehlsack seine größte Ausdehnung erreicht. Seine Dimensionen hängen indes von der Anzahl der Jungen ab, welche er birgt. Das in Fig. 2, Taf. XVI wiedergegebene Männchen enthielt 14 Junge, bei denen bereits beide Extremitätenpaare entwickelt sind, der Ruderschwanz aber noch vollständig vorhanden ist. Der Kehlsack dieses Männchens ist 20,5 mm lang, 15,5 mm breit und besitzt etwa einen Durchmesser von 8 mm. Die eigentümliche Form des Kehlsackes wird bedingt durch die Widerstände, welche sich seinem Ausdehnungsbestreben entgegenstellen. Am Bauche ist er rundlich geschwollen, am Rücken hingegen besonders durch den Einfluß der Wirbelsäule der Länge nach tief eingebuchtet, so daß er einen nierenförmigen Querschnitt besitzt. Der Kehlsack drängt die Organe der Bauchhöhle nebst der sie bedeckenden Bauchmuskulatur zu einem relativ schmalen (bei unserm Männchen nur 8 mm breiten) medianen Längswulste zusammen, welchen er derart umgreift, daß er die Weichen völlig ausfüllt und sogar noch die Rückenhaut des Tieres berührt (Fig. 5, Taf. XVI). Nach vorn erstreckt sich der Kehlsack, einen besonderen unpaaren Zipfel ausstülpend, bis zum *M. submentalis* (Fig. 9, Taf. XVI), nach hinten bis zur *Spina pelvis posterior*. Schulterzipfel sind nicht vorhanden, wie bereits HOWES nachwies, JIMENEZ DE LA ESPADA widerlegend. Der Kehlsack doppelt sich vorn, indem er sich über eine Linie, welche die vorderen Ränder der beiden Kehlsacköffnungen verbindet, nach vorn hinaus ausdehnt, der dorsalen Fläche des *M. submaxillaris* angeschmiegt, und dieser Teil des Kehlsackes — es ist eine rundliche Ausbuchtung desselben — jenen unpaaren Zipfel überwölbt, der sich, wie eben erwähnt, bis zum *M. submentalis* erstreckt. Der Kehlsack besteht in diesem Stadium aus einer außerordentlich dünnen Membran, durch welche man wie durch einen Schleier die Jungen in allen Einzelheiten deutlich erkennen kann.

Nach JIMENEZ DE LA ESPADA soll der Kehlsack stellenweis vollständig verwachsen sein mit der Innenfläche der Haut und der Außenfläche der Brust- und Bauchmuskeln. Das ist, wie HOWES richtig hervorhebt, nicht der Fall. Der Kehlsack läßt sich ohne irgend welchen Widerstand nach vorn so weit zurückschlagen, daß die Brustmuskeln völlig sichtbar werden. Nirgend existiert eine Verbindung. Desgleichen läßt sich die Bauchdecke des Körpers bis in die Gegend der vorderen Extremitäten ohne weiteres ablösen.

Dagegen findet sich eine innige Verwachsung des Kehlsackes mit der Bauchdecke des Körpers rechts und links von der Medianebene unter dem *M. submaxillaris* und *M. subhyoideus*. Diese Verbindungen hat bereits HOWES gesehen, ihrer mit folgenden Worten gedenkend: »The only fusion with the inner surface of the integument observable in my specimen is a bilaterally symmetrical one set up near the angle of the lower jaw.« Die Verbindungen bestehen jederseits aus einem breiten, aber ungemein dünnen Mesenterium, welches, fast am vorderen Zipfel des Kehlsackes ansetzend, schräg auswärts nach hinten verläuft und zwar bis zur hinteren Grenze des *M. subhyoideus* in seiner ursprünglichen Ausdehnung. Wo der *M. submaxillaris* und *M. subhyoideus* zusammenstoßen besitzt jedes Mesenterium einen Querspalt.

Eine nähere Untersuchung dieses Mesenteriums lehrt, daß dasselbe außer ziemlich vielen (quergestreiften) Muskelfasern ein Blutgefäß und einen Nerven enthält, welche das Mesenterium dem Kehlsack zuführt.

Mehr noch als Rumpfmuskulatur und Eingeweide werden durch den mit Blut gefüllten Kehlsack die subcutanen Lymphsäcke des Rumpfes beeinträchtigt und zwar besonders der *Saccus abdominalis*.

### 6. Rückbildung des Kehlsackes.

Die gewaltige Ausdehnung, welche der Kehlsack am Ende der Brutzeit besitzt, ist nur eine vorübergehende Erscheinung. Mit dem Ausschlüpfen der Jungen, welches allmählich erfolgt, verkleinert sich der Kehlsack ebenfalls allmählich.

Eine auffallende Rückbildung des Kehlsackes zeigt bereits das in Fig. 14, Taf. XVI abgebildete Individuum, bei dem der Kehlsack nur noch zwei Junge enthält. Hier hat sich der Kehlsack bereits verkürzt. Es fehlen außerdem vollständig die dorso-lateralen Ausstülpungen, welche vordem die Weichen ausfüllten und sich bis zur Rückenhaut ausdehnten. Ferner ist der unpaare Zipfel nicht mehr vorhanden, welcher sich fast bis an das Kinn nach vorn erstreckt. Sobald die Jungen sämtlich ausgeschlüpft sind, klappt der Kehlsack zusammen und reicht nur noch etwa bis zur Mitte des Bauches nach hinten (Fig. 8, Taf. XVI). Die Rückbildung schreitet indes noch fort. Er verkürzt sich schließlich bis zu einem zuerst größeren rundlichen, alsdann kleineren oblongen schuppenartigen Gebilde (Fig. 11, 13 und 12, Taf. XVI).

Die Rückbildung des Kehlsackes vollzieht sich ziemlich schnell

und der gesamte Prozeß, welcher mit dem Ausschlüpfen der Jungen einsetzt, muß sich während 4—5 Wochen vollziehen. Diese Ansicht ist sicher aus dem mir vorliegenden Material zu folgern, denn aus den Ende Februar gesammelten Männchen konnte ich jene Serie zusammenstellen, auf welche sich meine Beschreibung gründet.

### 7. Der Kehlsack im Zustande der geringsten Ausbildung beim erwachsenen Männchen.

Häufig wird man bei Männchen, welche den Eindruck erwachsener machen, den Kehlsack vermissen, wenn man ihn nach Abhebung der Bauchdecke sucht. Dagegen wird man seiner ansichtig, wenn man das Männchen in der Medianebene der Länge nach durchschneidet. Man überzeugt sich alsdann, daß der Kehlsack im *M. subhyoideus* steckt und in der Tat nicht mehr am Bauche auffallen kann, da er nicht mehr über den hinteren Rand dieses Muskels (in seiner natürlichen Ausdehnung) hinausragt. Fig. 1 und 2, Taf. XVIII bringen die Zeichnung eines annähernd medianen und eines paramedianen Längsschnittes durch den Kehlsack, welcher auf einer derartigen Entwicklungsstufe sich befindet.

Man wird aus diesen Figuren eine Bestätigung meiner Worte herauslesen, wenn man bedenkt, daß der *M. subhyoideus* sich nur etwa bis zur Mitte des Episternums nach hinten erstreckt, beziehungsweise die *Clavicula* nicht erreicht. Das entspricht der Ausdehnung, welche dieser Muskel beim Weibchen besitzt. Außerdem aber bringen dieselben Figuren eine andre Eigentümlichkeit des geringfügig entwickelten Kehlsackes zur Anschauung, auf welche ich schon im Abschnitt über die Aufnahme der Eier hindeutete. Es ist offenbar, der Kehlsack besteht in diesem Stadium aus zwei seitlichen Taschen, deren jede durch eine ovale Öffnung (*Aditus sacci vocalis*) mit der Mundhöhle kommuniziert. Beide Taschen sind durch einen länglichen, querlaufenden Spalt miteinander verbunden. Die Höhle des Kehlsackes ist also zur Zeit in seinen medianen Bezirken beinahe vollständig unterdrückt.

Ich habe nun die Frage zu beantworten, ob dieser Zustand des Kehlsackes der normale ist, d. h. den Kehlsack im Stadium der äußersten Rückbildung repräsentiert, oder ob wir hier den Kehlsack eines Männchens vor uns haben, welches noch niemals Brut aufgenommen hat.

Ich glaube, daß letzteres der Fall ist, und schließe dieses aus folgenden Gründen.

Diejenigen Männchen, welche Ende September, also mindestens drei Monate vor der Brutzeit gefangen und von mir untersucht wurden, besaßen meistens einen Kehlsack, wie das in Fig. 6, Taf. XVI abgebildete. Nur bei zweien war er wesentlich stärker entwickelt, so wie in Fig. 11, Taf. XVI, aber bei keinem der erwachsenen Männchen befand er sich im M. subhyoideus versteckt.

Außerdem sprechen die histologischen Verhältnisse für meine Auffassung. Es sind nicht solche, wie sie in einem rückgebildeten, sondern in einem jugendlichen Organ obwalten.

### 8. Der rückgebildete und mit Brut gefüllte Kehlsack des lebenden Tieres.

(Blutgefäße und Nerven.)

Bei den frisch z. B. in siedendem Wasser abgetöteten Tieren, bei welchen die Herztätigkeit noch andauert, besitzt der Kehlsack im Stadium der Rückbildung eine gelblichgraue Färbung, vermittels deren er sich sehr auffallend von der Brust- und Bauchmuskulatur abhebt. Auch pflegt er ein wenig aufgebläht zu sein. Außerdem bemerkt man schon mit bloßem Auge Blutgefäßnetze infolge ihrer lebhaft roten Färbung. Bei Lupenvergrößerung überzeugt man sich, daß der Kehlsack an seiner Unter- und Oberseite je zwei Blutgefäßnetze aufweist, welche von den Anheftungspunkten des M. subhyoideus ausgehen und sich in den Kehlsack ausbreiten, ein ungemein feines und dichtes Maschenwerk bildend. Man überzeugt sich ferner, daß oben und unten das rechtsseitige Netzwerk viel stärker entwickelt ist und über die Medianebene nach links hinüberreicht, während das linksseitige Netzwerk nicht bis zur Medianebene sich ausdehnt.

Der Blutkreislauf des Kehlsackes verdankt seinen Ursprung in erster Linie der Verzweigung des R. hyoideus, bekanntlich ein Ast des R. auricularis der Arteria cutanea magna und der Vena hyoidea superficialis, welche aus der V. mandibularis interna, einem Ast der Vena jugularis externa hervorgeht.

Der mit Brut gefüllte Kehlsack ist im Leben schieferfarben und stark durchsichtig. Die Blutgefäße schimmern rot durch. Das Kapillarnetz ist aber weitmaschiger geworden infolge der starken Ausweitung des Kehlsackes.

Man sieht jetzt klarer als beim reduzierten Kehlsack, daß die obere (der Brustmuskulatur anliegende) Wand des Kehlsackes die bei weitem blutreichere ist, und daß die Verzweigungen der oben erwähnten Arterienäste sich rechts und links ungleich verhalten. Während nämlich rechts ein einziger, aber sehr kräftiger Ast des

rechtsseitigen *R. hyoideus* in den Kehlsack eindringt, welcher namentlich nach rechts einige auffallendere Äste abgibt, empfängt der Kehlsack links mehrere, aber bedeutend schwächere Äste des linksseitigen *R. hyoideus*.

Der Kehlsack steht ferner noch mit dem Blutgefäßsystem des Körpers in Verbindung durch Gefäße, die das in Abschnitt 5 erwähnte Mesenterium als Brücke benutzen, welches am vorderen Zipfel des Kehlsackes ansetzt und schräg auswärts nach hinten bis zur ursprünglichen hinteren Grenze des *M. subhyoideus* verläuft. Es sind zweifelsohne Äste des *R. mandibularis internus*, ebenfalls einem Ast der *Arteria cutanea magna* und der *Vena mandibularis interna*, gleichfalls einem Ast der *Vena jugularis externa*.

An dieser Stelle sei noch das Nütigste über die **Nervatur** des Kehlsackes hinzugefügt. Der hauptsächlichste Nervenast, welchen er empfängt, ist jederseits der *R. subhyoideus*, ein Zweig des *R. hyoideus*, welcher vom *R. hyomandibularis* des *Nervus facialis* entspringt. Dieser Nerv folgt in seinem Verlaufe dem Arterienaste, welchen der *R. hyoideus* (Ast des *R. auricularis* der *Arteria cutanea magna*) in den Kehlsack entsendet. Ferner aber tritt durch das Mesenterium, welches sich am vorderen Zipfel des Kehlsackes ausspannt, noch jederseits in den Kehlsack ein Ast des *R. submaxillaris profundus posterior*, der bekanntlich vom *R. musculo-cutaneus* abgeht, einem Endzweige des *R. maxillo-mandibularis*, welcher zu den peripheren Trigeminiästen zählt.

### 9. Der Bau des Kehlsackes.

In der Wand des Kehlsackes unterscheiden wir Epithel, Bindegewebe und Muskelfasern und außerdem Nerven und Blutgefäße.

#### a. Im Zustande mit nahezu entwickelter Brut.

Das Epithel stellt bekanntlich eine Fortsetzung des die Mundhöhle auskleidenden Epithels dar, und ist wie dieses ein geschichtetes. Im übrigen unterscheidet es sich von dem der Mundhöhle durch den Mangel an Flimmern und durch die außerordentliche Abplattung, welche es erfahren hat. Wenn der Kehlsack seine größte Ausdehnung erreicht hat, verhält sich das Epithel im allgemeinen so, wie es Fig. 5, Taf. XVII zeigt. Der geschichtete Bau ist beinahe verloren gegangen. Das Epithel wird, wenn wir von einigen wenigen tiefer gelegenen Kernen absehen, durch eine einzige Schicht sehr stark abgeplatteter Zellen repräsentiert. Die Kerne sind ebenfalls stark ab-

geplattet und haben infolge dessen eine linsenförmige (im Schnitte spindelförmige) Gestalt angenommen.

Übrigens verhält sich das Epithel verschieden. Am stärksten ist es in der Regel dort abgeplattet, wo ihm die Jungen fest anlagen. Wo das nicht der Fall war, ist das Epithel ungleich höher und deutlich geschichtet. Hin und wider trifft man sogar Stellen mit einem Epithel, welches dem der Mundhöhle bis auf den Mangel an Flimmern gleicht. In Fig. 8, Taf. XVII ist ein Schnitt durch eine solche Stelle zur Anschauung gebracht. Dieselbe befand sich an der Bauchwand des Kehlsackes eines Männchens, welches 10 Junge enthielt, deren Schwänze bereits mehr oder minder vollständig reduziert waren. Eine andre Stelle desselben Schnittes ist in Fig. 4, Taf. XVIII abgebildet.

Ein sehr merkwürdiges Verhalten zeigt das Epithel an vielen Orten über den Blutgefäßen. Man trifft nämlich überall im Kehlsack zerstreut auf Stellen, wo wie in Fig. 4, Taf. XVIII das Epithel über den Blutgefäßen unterbrochen zu sein scheint. Jedenfalls werden die Blutgefäße an solchen Stellen nicht von Kernen überdacht, sondern höchstens von einer überaus dünnen Plasmenschicht, die von den Epithelzellen ausgeht, welche eine solche Stelle kreisförmig einschließen.

Die Bedeutung dieser Eigentümlichkeit kann keinem Zweifel unterliegen: wir haben es mit Einrichtungen zu tun, welche die Ernährung der Jungen erleichtern. Ich werde diese Behauptung in einem der folgenden Abschnitte näher begründen.

Der Kehlsack wird außen vom Endothel der Lymphsäcke bekleidet.

Die Muskulatur gehört in der Hauptsache dem *M. subhyoideus* an, welcher den Kehlsack mit Ausnahme des vorderen, zum Kinn strebenden Zipfels umhüllt. Letzterer wird vom *M. submaxillaris* bekleidet. Die Muskulatur besteht folglich aus quergestreiften Fasern.

Wir wollen zunächst die Muskulatur behandeln, welche der Kehlsack dem *M. subhyoideus* verdankt. Dieselbe bildet keine kompakte Schicht, sondern ein Gitter. Die Muskelfasern ordnen sich nämlich in Bändern an, zwischen denen mehr oder minder breite Streifen frei von Muskelfasern bleiben.

Die Muskelfasern besitzen einen sehr charakteristischen Verlauf. Sie strahlen sämtlich von zwei Punkten, der rechten und linken seitlichen Ansatzstelle des *M. subhyoideus* aus, der Medianebene des Tierkörpers entgegen. Dabei krümmen sie sich einwärts, und, indem die von rechts nach links kommenden Muskelfaserstreifen in der

Medianebene zusammenfließen, erzeugen sie bogenförmige Bänder, deren Krümmung nach hinten zu sich verstärkt. Die Muskelfaserbänder besitzen also genau die Anordnung, welche die Platten eines ausgebreiteten Fächers annehmen, den wir stark zusammengekrümmt haben, um eine tiefe Mulde zu erzeugen. Vergegenwärtigt man sich, daß ja der unentwickelte Kehlsack im *M. subhyoideus* derart eingeschlossen ist, daß er sich völlig in demselben verbirgt, und mit seiner Ausdehnung dessen ursprünglich quer und gestreckt verlaufende Fasern nach hinten treibt, so wird man sich ohne weiteres die Art des Verlaufs der Muskelfasern am entwickelten Kehlsacke erklären. Es bleibt noch anzufügen, daß jederseits einige Muskelfaserstreifen der Medianebene fast parallel gerichtet verlaufen und somit die bogenförmig angeordneten kreuzen.

Der vordere Zipfel ist von einer kompakten und ziemlich dicken Muskelschicht umhüllt, deren Fasern quer verlaufen. Sie wird durch eine zum Kinn vorgestülpte Falte des *M. submaxillaris* erzeugt.

Über Blutgefäße und Nerven ist Abschnitt 8 zu vergleichen.

#### b. Im Zustande der Entleerung und der bereits beginnenden Rückbildung.

Ich habe ein Stadium des in Rückbildung begriffenen Kehlsackes im Auge, wie Fig. 8, Taf. XVI und Fig. 1, Taf. XVII zur Anschauung bringen.

Der Kehlsack reicht nach hinten noch etwas über das knorplige Stück des Sternums hinaus; vorn schiebt er sich zwischen *M. submaxillaris* und *M. geniohyoideus* ein. Die Ausstülpung, welche den vorderen Zipfel bildete, ist bereits nicht mehr vorhanden und infolge dessen verläuft der *M. submaxillaris* völlig glatt.

Das Epithel verhält sich in den verschiedenen Abschnitten des Kehlsackes sehr ungleich und weist auch Differenzen auf, wenn wir die dorsale und ventrale Wand des Kehlsackes vergleichen. In dem vorderen, zwischen *M. submaxillaris* und *M. geniohyoideus* eingeschlossenen Abschnitt ist das Epithel niedrig. Während aber die Epithelzellen in demjenigen Teil der Sackwand, welche dem *M. submaxillaris* anliegt, mindestens so hoch als breit oder ein wenig höher als breit sind und die Kerne (abgesehen von der allervordersten Partie der Wand) aufrecht stehen, sind die Epithelzellen der dem *M. geniohyoideus* angeschmiegtten Kehlsackwand wesentlich breiter als hoch und die Kerne liegen. Dort, wo die Falten der Kehlsackwand beginnen, werden die Epithelzellen bedeutend länger, so daß sie

etwa drei- bis viermal höher als breit sind (Fig. 6, Taf. XVII). Diese Veränderung setzt ventral weiter vorn ein (etwa, wo sich das Sternchen in Fig. 1, Taf. XVII befindet), dorsal hingegen an der vorderen Grenze des knorpligen Episternums. Damit prägt sich auch stärker aus, daß das Epithel ein mehrschichtiges ist. Im hintersten Zipfel des Kehlsackes (hinter der Herzgegend) wird das Epithel wiederum allmählich flacher und nimmt jenen Charakter an, welchen es in dem mit Brut gefüllten Kehlsack besitzt (Fig. 5, Taf. XVII).

Die Muskulatur. Dieses Stadium ist sehr geeignet, uns über die Beteiligung des *M. submaxillaris* und *M. subhyoideus* am Aufbau der Kehlsackwandung noch genaueren Aufschluß zu geben. Die Grenze zwischen beiden markiert sich (an Schnitten) wenig deutlich. Sie befindet sich in Fig. 1, Taf. XVII dort, wo die kleine Falte des Kehlsackes sich erhebt (\*). Der vordere Zipfel ist bereits zurückgebildet und mit ihm die Duplikatur des *M. submaxillaris*, welcher nunmehr der unteren Wand des Kehlsackes glatt anliegt. Die dorsale Wand des Kehlsackes schmiegt sich in derselben Gegend eng dem *M. geniohyoideus* an. Dagegen wird der frei in den Bauchlymphsack (*Saccus abdominalis*) sich erstreckende Teil des Kehlsackes allseitig von *M. subhyoideus* bekleidet und dieser verdient in der Tat als der eigentliche Muskel des Kehlsackes bezeichnet zu werden.

Die Verteilung der Muskelfasern ist übrigens auffällig verschieden, je nachdem wir die untere oder obere Wand dieses Kehlsackabschnittes ins Auge fassen, denn an der unteren Wand ist die Muskulatur sehr viel dicker als an der oberen. Nach hinten zu wird die Muskulatur allmählich wesentlich dünner.

Die Muskulatur bildet in diesem Stadium überall eine ziemlich kompakte, zusammenhängende Schicht und dort, wo sie dicker wird, liegen zahlreiche Muskelfasern übereinander.

Zwischen den Muskelfasern macht sich ein Gewebe geltend, welches die Muskelfasern umstrickt, und in dem häufig besonders dünne und lange, stark tingierbare Kerne auffallen. Es ist das Bindegewebe, das sich auch in reichlicher Menge zwischen Muskelschicht und Epithel einschleibt (Fig. 6, Taf. XVII).

#### c. Im Zustande der fortschreitenden und vollendeten Rückbildung.

In den Stadien weit vorangeschrittener Rückbildung des Kehlsackes, von denen Fig. 2, 3 und 4, Taf. XVII, Längsschnitte bringen, bemerken wir, daß der Kehlsack sich faltet. Indessen ist

die Art der Faltenbildung, welche aus Fig. 2, Taf. XVII zu ersehen ist, eine bald vorübergehende Erscheinung. Die hier als Ausstülpungen erscheinenden Falten werden eingezogen, so daß die äußeren Wandungen des Kehlsackes beinahe völlig gestreckt und glatt verlaufen (Fig. 3 und 4, Taf. XVII). Dagegen tritt im Innern des Kehlsackes eine überaus reiche Faltenbildung auf, welche völlig derjenigen des zusammengeschobenen Balges einer Handharmonika gleicht. Die Falten sind also sehr schmal, aber verhältnismäßig hoch. Sie werden durch das Epithel erzeugt und in der Hauptsache vom Epithel selbst ausgefüllt, da dasselbe ja mehrschichtig ist; außerdem durch etwas Bindegewebe. Dagegen nimmt die Muskulatur keinen Anteil an der im Innern des Kehlsackes sich vollziehenden Faltenbildung.

Die Muskelschicht ist sehr viel dicker geworden, die Verteilung der Muskelfasern entspricht unsrer oben gegebenen Schilderung. Das Bindegewebe hat sich noch stärker zwischen dem Muskelmantel und dem Epithel angehäuft.

#### d. Im Zustande der geringsten Ausbildung

(Fig. 1 und 2, Taf. XVIII).

zeigt der Kehlsack überaus deutlich, daß er aus zwei Anlagen hervorgegangen ist. Man kann nämlich zurzeit eine rechte und linke Tasche unterscheiden, welche nur durch einen medianen Querspalt miteinander kommunizieren. Das Epithel ist in dem seitlichen, sackförmigen Abschnitt dicker als in den übrigen Teilen des Kehlsackes und besonders die äußere Schicht desselben ist dort höher, indem ihre Zellen ziemlich lang sind. Das Epithel läßt merkwürdigerweise die Faltenbildung fast ganz vermissen.

Die Verteilung der Muskulatur ist dieselbe wie während der Rückbildung, indessen sind offenbar in dem Muskelmantel, welcher den taschenförmigen hinteren Abschnitt des Kehlsackes umgibt, bedeutend weniger Muskelfasern vorhanden, als in dem zuletzt geschilderten Stadium der Rückbildung.

Besonders auffallend ist ferner die geringe Entwicklung des Bindegewebes.

Ich halte den Kehlsack in diesem Zustande für einen solchen, der fertig entwickelt ist, aber bisher noch nicht als Brutorgan diente. Sobald er diese Funktion übernimmt, wird während der ersten Brutperiode eine wesentliche Vermehrung des gesamten Zellmaterials der Kehlsackwand stattfinden. Nach Ausstoßung der ersten Brut wird sich alsdann der Kehlsack nur so weit rückbilden, wie aus Fig. 6 und 12,

Taf. XVI und Fig. 3 und 4, Taf. XVII zu ersehen ist. Es wird alsdann auch das Epithel sich falten.

Meine Annahme wird durch die vergleichende Untersuchung der histologischen Verhältnisse des sich rückbildenden Kehlsackes gerechtfertigt. Nichts spricht dafür, daß die Rückbildung des Kehlsackes mit einer Verminderung des Epithels, Muskel- oder Bindegewebes der Kehlsackwand abschliesse, was der Fall sein müßte, wollen wir dieses und nicht das in Fig. 6 oder 12, Taf. XVI abgebildete Stadium als äußerstes der Rückbildung betrachten.

#### **10. Wie verhalten sich die Gewebe des Kehlsackes während der Rückbildungs- und Ausdehnungsperiode dieses Brutorgans.**

Nach meinen Beobachtungen findet weder eine Vermehrung noch eine Verminderung der Gewebelemente des Kehlsackes vor oder nach der Brutzeit statt, wenn wir als höchsten Grad der Rückbildung jenes Stadium annehmen, in dem der Kehlsack ein oblonges, schuppenartiges Gebilde vorstellt (Fig. 6 und 12, Taf. XVI).

Der Kehlsack bildet sich zurück, indem sich das Epithel faltet und der Muskel- und Bindegewebsmantel mächtig verdickt. Er vermag sich so gewaltig auszudehnen, weil das Epithel sich nicht allein glättet, sondern die einzelnen Zellen sich strecken, d. h. aus ziemlich langen dünnen Zellprismen (ich habe nur die äußere Schicht des Epithels im Auge) in breite platte Zellkörper umformen. Die Muskulatur reicht am Ende der Brutperiode nicht mehr zur völligen Umhüllung des Kehlsackes aus; sie verwandelte sich aus einem vielschichtigen Fasermantel in ein dünnes Netz.

Die Ausdehnung ist mithin eine ausschließlich mechanische und wird nicht von tiefergehenden histologischen Prozessen begleitet. Die Ursache der Ausdehnung ist der allmählich verstärkte Druck, welchen die Eier und später die Brut ausüben, die Ursache der Rückbildung die Elastizität des Bindegewebes der Kehlsackwand. Die stärkere Abplattung des Epithels über den Capillaren führe ich auf den Druck dieser und den von den Jungen erzeugten Gegen-  
druck zurück.

#### **11. Die Entstehung des Kehlsackes.**

Der Kehlsack entwickelt sich erst in den Jungen, nachdem diese den väterlichen Brutraum verlassen haben. Er geht aus einer paarigen Anlage hervor. Dieselbe besteht aus einer rechts- und linksseitigen Ausstülpung der Mundhöhlenschleimhaut, welche von jenen beiden

Orten ausgeht, wo später die Öffnungen des Kehlsackes sich befinden. Die Ausstülpungen dringen in Form enger, keilförmiger Spalten in den *M. subhyoideus* ein und zerlegen diesen in zwei ungleiche Blätter, von denen das untere das dickere ist und ausschließlich aus Muskelfasern besteht, während das obere nur in seinem hinteren Abschnitt Muskelfasern enthält, weiter vorn hingegen aus Bindegewebe sich zusammensetzt, in dem Blutgefäße geborgen sind (Fig. 3, Taf. XVIII).

Wie bereits in Abschnitt 7 angedeutet wurde, tritt später eine Verschmelzung der paarigen Anlagen ein.

Bei manchen Individuen zeigt der Kehlsack (im Stadium der Rückbildung) in der Mitte seines hinteren Randes eine kleine Einbuchtung, eine Eigentümlichkeit, die meines Erachtens auf den paarigen Ursprung des Kehlsackes hinweist (Fig. 6, Taf. XVI).

## 12. Die Entwicklung und Ernährung der Jungen.

In Abschnitt 4 wurde darauf hingewiesen, daß die Eier des Nasenfrosches unverhältnismäßig groß sind. Dieselben entwickeln sich im Kehlsack, ohne irgend welche Verbindung mit der Wand desselben einzugehen.

Die Entwicklung der Larven weist nichts Besonderes auf. Ihre Gestalt ist dadurch eigentümlich, weil der Kopf-Rumpfabschnitt infolge des außerordentlich großen Eies ebenfalls sehr groß ist; aber auch der Ruderschwanz ist ungemein kräftig entwickelt. Die Jungen verbleiben im Kehlsack bis zur Vollendung ihrer Metamorphose; der Ruderschwanz wird noch innerhalb des Kehlsackes vollständig zurückgebildet.

Die Jungen zeigen bereits innerhalb des Kehlsackes mannigfaltige und lebhaftere Färbungen und die charakteristische Zeichnung der erwachsenen Tiere.

Während die Brut in der ersten Hälfte ihrer Entwicklungsperiode, welche etwa mit dem Erscheinen des vorderen Extremitätenpaares abschließt, keinerlei Beziehung mit der Wand des Kehlsackes eingeht, ändert sich dieses in der zweiten.

In der zweiten Entwicklungsperiode, in welcher der Körper aus der rundlich-eiförmigen in die definitive Form übergeht, die Extremitäten ein beschleunigtes Wachstum erfahren und die Rückbildung des Ruderschwanzes sich abspielt, reicht der Dotter nicht mehr aus. Er ist bis zum Anfang der zweiten Periode mehr oder minder vollständig verbraucht worden. Nunmehr setzt die Ernährung durch die

väterlichen Säfte mittels der Wand des Kehlsackes ein. Wir wissen, daß der Kehlsack ein überaus blutreiches Organ ist.

Während die Jungen bisher ohne erkennbare Ordnung angehäuft waren, überzeugen wir uns jetzt, daß sie sich ausnahmslos derartig drehten, daß ihre Rückenfläche irgend einem Teile der Wand des Kehlsackes anliegt. Die Jungen lagern sich annähernd in zwei Schichten; die Rückenflächen der einen Schicht liegen der dorsalen Wand des Kehlsackes an, die der andern der ventralen. Es sind also die Bauchflächen der Jungen einander zugekehrt (Fig. 4 und 7, Taf. XVI).

In der ersten Entwicklungsperiode sind weder die Eier noch die Larven mit der Kehlsackwand verbunden, in der zweiten hingegen bildet sich eine intime Verbindung zwischen den Larven und der Wand des Kehlsackes heraus. Dieselbe besteht in einer innigen und stark haftenden Verklebung. Zuerst sind es der Ruderschwanz und die hinteren Extremitäten, welche sich so fest an die Kehlsackwand ankleben, daß sie sich gelegentlich, wenn man die Jungen loslösen will, eher von den Jungen als von der Kehlsackwand trennen. Später ist es die Rückenfläche der Jungen, welche mit der Wand des Kehlsackes verklebt oder auch ein Teil der Seitenfläche, indessen, so weit meine Beobachtungen reichen, niemals die Bauchfläche der Kaulquappe.

Die Ernährung ist eine osmotische. Sie wird erleichtert durch die starken Verdünnungen, welche das Epithel des Kehlsackes über den feinsten Verzweigungen der Blutgefäße erfährt (Fig. 4, Taf. XVIII). Nunmehr werden wir verstehen, warum der Kehlsack bei *Rhinoderma darwini* ein solch außerordentlich blutreiches Organ ist.

Die Jungen verlassen den Kehlsack einzeln, denn ihre Entwicklung ist bei den einen vorgeschrittener als bei den andern. Es hat dies seinen Grund darin, daß die Eier in nicht unbedeutenden Zwischenräumen aufgenommen werden. Man beobachtet diese Ungleichheit in der Entwicklung der Jungen von Anfang an und bei jeder Brutgenossenschaft. Es ist natürlich nicht unwahrscheinlich, daß hier auch die Verteilung der Jungen im Kehlsack mitspielt. So glaube ich bemerkt zu haben, daß die Jungen, welche mit der dorsalen Wand des Kehlsackes verschmolzen sind, stets etwas weiter entwickelt waren als die der ventralen Wand anliegenden, was sich durch den größeren Blutreichtum der dorsalen Wand erklären würde.

Die Jungen verlassen den Kehlsack durch seine beiden Zugänge in die Mundhöhle. Diese Öffnungen besitzen eine außerordentliche Ausdehnungsfähigkeit. Bei konservierten Exemplaren lassen sie sich

bequem etwas über 4 mm ausdehnen. Unter meinem Material befand sich ein Männchen, welches ein vollständig entwickeltes Junges zwischen den Kiefern hielt.

Die Zahl einer Brutgenossenschaft ist sehr variabel und hängt von der Größe und folglich wohl vom Alter des Männchens ab. Bei den Männchen von *Contulmo* bewegt sie sich im allgemeinen zwischen 10—14.

Die Jungen verlassen den Kehlsack zweifelsohne hinaus kriechend, d. h. mittels eigener Bewegungen. Es mögen sie dabei wellenförmige Bewegungen der Körperbauchwand, die am lebenden Tiere auffallend sind, unterstützen, indessen wird die Muskulatur des Kehlsackes dabei nicht mithelfen. Dieselbe ist nicht einmal fähig, Eier aus dem Kehlsack zu entfernen, welche — wohl infolge von Nichtbefruchtung — sich nicht entwickelten. Solche Eier verbleiben, hart werdend, im Kehlsack bis zu seiner völligen Reduktion, diese wahrscheinlich verlangsamen.

### 13. Die Haut der Kaulquappen.

Da die Nahrungsaufnahme bei den Jungen von *Rhinoderma* vermittels der Haut erfolgt, ist zu erwarten, daß dieselbe gewisse Eigentümlichkeiten aufweist und dadurch in ihrem Bau von der Haut solcher Amphibienlarven abweicht, welche sich frei im Wasser entwickeln.

Das ist in der Tat der Fall.

Bei den Larven von *Rhinoderma* bleibt die Entwicklung einer Cuticula aus. Auch die ausschlüpfenden Jungen zeigen nicht die leiseste Andeutung derselben. Ferner kommt es nicht zur Ausbildung intercellulärer Verbindungsbrücken und somit gleicht die Epidermis junger Rhinodermen einer Plasmaschicht, in die verschiedene Lagen Kerne eingestreut sind (Fig. 7, Taf. XVII).

Es sind auf diese Weise, meiner Ansicht nach, Bildungen vermieden, welche die absorbierende Tätigkeit der Haut erschweren müßten.

Eine weitere auffällige Erscheinung ist die z. B. mit den Larven von *Rana fusca* verglichen sehr frühzeitige Entwicklung der Hautdrüsen bei den Larven von *Rhinoderma*. Ich sehe auch hierin eine Anpassung und glaube, daß die Haut der jungen Rhinodermen nicht allein als ausschließlich ernährendes, sondern auch exkretorisches Organ so lange funktioniert, als die Jungen im Kehlsack eingeschlossen sind, wo eine rhythmische Entleerung, wie sie die Tätigkeit

des Harnapparates mit sich bringt, entschieden nicht am Platze wäre. Daß die Drüsen in voller Tätigkeit sind, beweisen meine Präparate (Fig. 7, Taf. XVII).

Santiago de Chile, November 1904.

### Erklärung der Tafeln.

Alle Figuren beziehen sich auf *Rhinoderma darwini*.

Es bedeuten:

<i>ad</i> , Eingang in den Kehlsack;	<i>hyogl</i> , M. hyoglossus;
<i>bgf</i> , Blutgefäß;	<i>hyoid</i> , Cart. hyoidea;
<i>bgw</i> , Bindegewebe;	<i>kh</i> , Körperhaut der Kehlgegend;
<i>bh</i> , Bauchhaut des trächtigen Männchens;	<i>ks</i> , Kehlsack;
<i>clav</i> , Clavicula;	<i>ksö</i> , Öffnung des Kehlsackes;
<i>cor</i> , Corium;	<i>ksw</i> , Wand des Kehlsackes;
<i>cor.rad</i> , M. coraco-radialis;	<i>msk</i> , Muskelfasern oder Bündel solcher;
<i>corae</i> , Os coracoideum;	<i>pect</i> ( <i>p.epicor</i> ), M. pectoralis, portio epicoracoidea;
<i>cr</i> , Chromatophoren;	<i>rh</i> , Rückenhaut der Larve;
<i>dr</i> , Drüsen;	<i>ster</i> , Sternum;
<i>ep</i> , Epithel;	<i>submax</i> , M. submaxillaris;
<i>epd</i> , Epidermis;	<i>subhyoid</i> , subhyoideus;
<i>epicorae</i> , Cart. epicoracoidea;	<i>uk</i> , Unterkiefer;
<i>epister</i> , Episternum;	<i>vz</i> , vorderer Zipfel des Kehlsackes;
<i>geniogl</i> , M. genioglossus;	<i>visc</i> , Eingeweide von den Bauchmuskeln umhüllt;
<i>geniohyoid</i> , M. geniohyoideus;	<i>z</i> , Zunge.
<i>h</i> , Herz;	

### Tafel XVI.

Die in fast natürlicher Größe photographierten Männchen wurden, wo nichts anderes angegeben, Januar bis Anfang März bei Contulmo gesammelt.

Fig. 1. Der Kehlsack enthält sechs sehr junge Larven und ist im Begriff sich weiter auszudehnen.

Fig. 2. Der Kehlsack ist mit 14 älteren Larven angefüllt, bei denen bereits beide Extremitätenpaare erschienen sind. Er hat den höchsten Grad seiner Ausdehnung erreicht.

Fig. 3. Ähnlich wie vorher. Die ventrale Kehlsackwand entfernt. Mit 10 älteren Larven.

Fig. 4. Kehlsack mit 13 meistens beinahe fertigen Jungen. Der Ruderschwanz ist bereits zum Teil zurückgebildet. Der Kehlsack ist geöffnet.

Fig. 5. Der seiner ventralen Wand beraubte Kehlsack nach Entfernung der Jungen, welche beinahe fertig entwickelt waren. Man sieht die beiden Öffnungen, durch welche der Kehlsack mit der Mundhöhle in Verbindung steht und überzeugt sich von der Art und Weise wie Bauchmuskulatur und Eingeweide zusammengedrängt sind.

Fig. 6. Der Kehlsack im Zustande stärkster Rückbildung. (September, Contulmo.)

Fig. 7. Der geöffnete Kehlsack nach Entfernung der äußeren Schicht von Kaulquappen. Die der Rückwand des Kehlsackes anliegenden Larven wenden ihre Bäuche dem Beschauer zu.

Fig. 8. Der Kehlsack nach dem Ausschlüpfen aller Jungen. Er ist bereits wesentlich rückgebildet.

Fig. 9. Der Kehlsack enthält fünf zum Teil schon vollständig entwickelte Junge. Man erkennt in diesem Präparat besonders klar den zum Kinn strebenden vorderen Zipfel des Kehlsackes.

Fig. 10. Wie vorher in der Seitenansicht.

Fig. 11—13. Der Kehlsack in drei verschiedenen Zuständen weit vorgeschrittener, bzw. vollendeter Rückbildung. (Präparat der Fig. 11 September, Contulmo).

Fig. 14. Der Kehlsack ist bis auf zwei Junge von der Brut verlassen worden und hat sich bereits wesentlich verkleinert. (Links bemerkt man ein Wattekügelchen, welches den Kehlsack etwas emporheben sollte.)

#### Tafel XVII.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera gezeichnet. Fig. 1—4. Vergr. 16.  
Fig. 5—8. Vergr. ZEISS D. 2.

Fig. 1. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 8, Taf. XVI. Erste Periode der Rückbildung. \* Grenze zwischen *M. submaxillaris* und *subhyoideus*.

Fig. 2. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 13, Taf. XVI. Rückbildung fortgeschritten.

Fig. 3. Annähernd medianer Schnitt durch den Kehlsack der Fig. 12, Taf. XVI. Vollendete Rückbildung.

Fig. 4. Paramedianer Schnitt durch das nämliche Präparat aus der Gegend des einen *Aditus sacci vocalis*.

Fig. 5. Längsschnitt durch die Wand des hinteren Kehlsackendes der Fig. 1, Taf. XVII.

Fig. 6. Querschnitt durch die Wand des mittleren Kehlsackabschnittes der Fig. 1, Taf. XVII.

Fig. 7. Querschnitt durch die Rückenhaut eines beinahe fertig entwickelten Jungen, welches den Kehlsack aber noch nicht verlassen hat.

Fig. 8. Querschnitt aus der Wand eines mit weitentwickelter Brut gefüllten Kehlsackes. Es ist eine Partie abgebildet, die nicht mit den Jungen verklebt war.

#### Tafel XVIII.

Die Figuren sind mit Hilfe der Camera gezeichnet. Fig. 1 und 2. Vergr. 16.  
Fig. 3. Vergr. 40. Fig. 4. WINKEL Obj. 8. Oc. 2. Fig. 5. ZEISS D. 2.

Fig. 1. Medianer Schnitt durch den Kehlsack in seiner geringsten Ausbildung beim erwachsenen Männchen.

Fig. 2. Paramedianer Schnitt durch das nämliche Präparat aus der Gegend des einen *Aditus sacci vocalis*.

Fig. 3. Paramedianer Schnitt aus der Gegend eines *Aditus sacci vocalis* durch ein junges Männchen, welches den Kehlsack seit kurzem verlassen hat.

Fig. 4. Querschnitt durch die Bauchhaut und die ihr anliegende Kehlsackwand eines mit Brut gefüllten Männchens.

Fig. 5. Querschnitt durch die Kehlsackwand und die Rückenhaut einer Larve, welche in ihre letzte Entwicklungsperiode eingetreten ist. Man ersieht die innige Verklebung beider. (Die Larve ist jünger als die der Fig. 7, Taf. XVII.)

# Die Monozootie der Cestoden.

Von

**J. W. Spengel,**

Gießen.

Seit langen Jahren hat mich die Frage beschäftigt, ob die weitverbreitete Ansicht richtig sei, daß ein vielgliedriger Bandwurm einen polymorphen Tierstock darstelle, oder ob nicht vielmehr ein solcher als ein Einzeltier zu betrachten sei. Schon in der zoologischen Sektion der Naturforscherversammlung in Heidelberg im Jahre 1889 habe ich in einem Vortrage meine Meinung in letzterem Sinne zu begründen versucht, damals indessen von einer Veröffentlichung, die ich geplant hatte, Abstand genommen. Einer der Gründe, die mich hierzu bewogen, bestand darin, daß in den Tagen jener Versammlung CLAUS einen Aufsatz<sup>1</sup> publizierte und vor der Sitzung, zu welcher mein Vortrag angekündigt worden war, Separatabdrücke desselben nach Heidelberg sandte, welcher den gleichen Gegenstand behandelte, aber zu einer ganz andern Auffassung gelangte als ich. Umstände persönlicher Natur ließen es mir damals nicht wünschenswert erscheinen, zu den Ergebnissen Stellung zu nehmen, zu denen CLAUS gekommen war, während anderseits eine Darlegung meiner Ansichten ohne Berücksichtigung jener unzulässig gewesen sein würde. So beschloß ich denn, die Erörterung zu vertagen, in der Hoffnung, daß es mir im Laufe der Jahre gelingen werde, die Frage sachlich noch eingehender zu prüfen und meine Ansicht mit neuen und womöglich gewichtigeren Gründen zu stützen.

Wie vollständig sich die Zoologen in bezug auf die Auffassung des Bandwurmkörpers in zwei entgegengesetzte Lager teilen, zeigt ein Blick auf die bekannteren Lehrbücher. Als polyzoisch betrachten die

---

<sup>1</sup> C. CLAUS, Zur morphologischen und phylogenetischen Beurtheilung des Bandwurmkörpers, in: Wien. med. Wochenschr., 1889, Nr. 36 und 37 (zitiert nach dem Separatabdruck, 14 Seiten).

Cestoden mit STEENSTRUP, z. B. P. J. VAN BENEDEN, R. LEUCKART, GEGENBAUR, PERRIER, BOAS, KENNEL, KÜKENTHAL, A. LANG, letzterer auch neuerdings in seiner »Trophocöltheorie«; als monozoisch dagegen CLAUS, wie auch der Bearbeiter der neuen Ausgabe seines Lehrbuches, GROBBEN, ferner HATSCHEK, R. HERTWIG, HALLER, GOETTE, BENHAM, während einige, z. B. PARKER u. HASWELL und M. BRAUN, die Frage offen lassen.

Es sind hauptsächlich zwei Punkte, in denen ich mit CLAUS nicht übereinstimmen kann, nämlich 1) daß man zwar die Individualität des Bandwurms aufrecht erhalten, zugleich aber innerhalb derselben die morphologisch enger begrenzte, untergeordnete Individualitätsstufe der Proglottis anerkennen könne — und 2) daß die Bandwürmer von Distomiden und zwar in der von CLAUS näher ausgeführten Weise abstammen.

Wenn CLAUS in bezug auf den ersten Punkt hinzufügt: »Diese Auffassung ist die einzig zutreffende«, so kann ich mich dem zwar vollkommen anschließen, falls damit die »Individualität« des Bandwurms gemeint ist, denn, sagt CLAUS auch nach meiner Ansicht mit Recht weiter, »der gesamte Bandwurm, nicht etwa die Proglottis, entspricht dem Trematoden und ist von diesem aus durch Vereinfachung der Organisation und Verlust des Darmkanals abzuleiten«. Darum dreht sich eben der ganze Streit zwischen den Vertretern des Monozootismus und des Polyzootismus, daß die letzteren jede Proglottis, die ersteren aber deren Gesamtheit nebst dem dazu gehörigen Scolex einem Trematoden-Individuum entsprechen lassen. Wie kann man aber unter so klaren Umständen den Streit damit schlichten wollen, daß man auch der Proglottis eine »untergeordnete« Individualität zuschreibt, wenn diese eben doch dem Trematoden-Individuum nicht vergleichbar ist! Was ein Trematoden-Individuum ist, unterliegt keinem Zweifel; das aber ist zu entscheiden, ob der gesamte Bandwurm ein solches darstellt, oder sein Scolex und seine sämtlichen Proglottiden je eines. Wenn die letztere Ansicht die richtige ist, so ist die Individualitätsstufe einer Proglottis nur in dem Sinne eine untergeordnete »morphologisch enger begrenzte«, als deren Organisation durch den Verlust des Darmkanals usw. vereinfacht ist, im übrigen kann sie nur derjenigen Stufe gleich sein, welche das Trematoden-Individuum einnimmt. Dagegen stellt nach dieser polyzootischen Auffassung die Bandwurmkette, wenn sie auch als Individuum — im physiologischen Sinne! — betrachtet wird, eine höhere Individualitätsstufe als ein Trematode dar. Will man das Problem überhaupt mit einer Defini-

tion eines Individuums belasten, so darf man den Begriff eines solchen nicht in einem allgemeinen Sinne fassen, sondern nur in dem, das HAECKEL in seiner »Generellen Morphologie« als Individuen 5. und 6. Ordnung bezeichnet. Die Streitfrage ist, ob ein Bandwurm ein Individuum 5. Ordnung, also eine »Person« ist oder ein Individuum 6. Ordnung, ein Stock. Da nun CLAUS nach seiner Darlegung in dem Bandwurm unzweifelhaft ein Individuum 5. Ordnung sieht, so müßte er der Proglottis, wenn derselben eine untergeordnete Individualitätsstufe zukommen soll, den Wert eines Individuums 4. Stufe oder eines Metamers zuschreiben, wie es auch HAECKEL (l. c. Bd. I, S. 353) tut<sup>1</sup>. Nach diesem sind aber solche auch *Caryophyllaeus*, alle Trematoden, Turbellarien usw., die eben CLAUS ausdrücklich als den ganzen Bandwürmern und nicht deren Proglottiden vergleichbar bezeichnet. Wenn man sich aber auf die HAECKELsche Einteilung in Individuen verschiedener Ordnung nicht einlassen will, so muß man sich an den morphologischen Individualitätsbegriff halten, wie er im konkreten Fall, d. h. für einen Plattwurm, zu definieren ist, und die Frage dahin präzisieren, ob nur der gesamte Bandwurm oder auch jede seiner Proglottiden sich diesem fügt.

Für diese Frage, deren Beantwortung uns im folgenden eingehend beschäftigen soll, hat meines Erachtens die nach der phylogenetischen Herleitung der Cestoden nur eine Bedeutung, die in gar keinem Verhältnis steht zu dem Aufwande von Druckerschwärze und Gelehrsamkeit, den CLAUS darauf verwendet hat. Zwar ist wohl nicht viel dagegen einzuwenden, wenn jemand behauptet — was andre vor CLAUS längst getan haben und was wohl die ziemlich allgemein verbreitete Ansicht darstellen dürfte — daß die Cestoden von Trematoden abstammen. Immerhin muß man zugeben, daß es ebensowohl möglich ist, daß beide Gruppen parasitischer Platyzoen einen gemeinsamen Ursprung in einer Turbellarien-Gruppe — es brauchen ja nicht die Acölen zu sein — gehabt haben. CLAUS aber weist den Cestoden eine sehr viel bestimmtere Entstehung an, indem er sie von den Distomeen herleitet, wie auch HAECKEL es in seiner »Syst. Phylogenie« tut. Er begnügt sich aber nicht wie dieser mit einer Andeutung, sondern bemüht sich, die Herleitung genauer durchzuführen, indem er die Cestoden direkt an Cercarien anknüpft, veranlaßt »durch die überraschende Ähnlichkeit in der Formerscheinung, welche zwischen gewissen

<sup>1</sup> In seiner »Systematischen Phylogenie« (1896, Bd. II, S. 256—258) hat H. sich der Auffassung angeschlossen, daß die »Moncestoden« Personen, die »Syncestoden« »Linearstücke« sind.

Cysticercoiden [nämlich den sog. geschwänzten Cysticercoiden oder Cercocysten] und Cercarien besteht und eine unmittelbare Homologisierung beider möglich macht, erhärtet und bestätigt«. Diese Ähnlichkeit war ja auch andern vor CLAUS, z. B. HAMANN (1889, in: Jena. Z. Naturw. Bd. XXIV. S. 1) aufgefallen. Man hätte nun wohl von einem Manne wie CLAUS, der über so umfassende Kenntnisse verfügte, erwarten dürfen, daß er nicht eine »überraschende Ähnlichkeit in der Formerscheinung« für genügend gehalten hätte, um eine »unmittelbare Homologisierung beider« nicht nur möglich zu machen, sondern zu erhärten und zu bestätigen. Hält er es doch sogar für nötig, einen älteren Versuch von GRASSI u. ROVELLI, die Homologie der Cercocyste von *Taenia elliptica* (*Dipylidium cucumerinum*) mit einer Cercarie als unrichtig zurückzuweisen. Tatsächlich aber liegen doch die Dinge für jeden, der unbefangen an diese Objekte herangeht und Morphologe genug ist, um sich nicht durch jede »Ähnlichkeit in der Formerscheinung« irreführen zu lassen, so, daß, abgesehen von dem Schwanzanhang, der beiden gemeinsam ist, die Cercarie ein Trematode, die Cercocyste ein Cestode ist mit allen den Unterschieden, welche diese beiden Tiergruppen voneinander trennen. Ja man kann ohne jedes Bedenken so weit gehen, daß man die Cercarie für eine Distomee, die Cercocyste für eine Täniade mit allen diesen zukommenden Eigenschaften und sie ebenso scharf wie die Erwachsenen voneinander unterscheidenden Merkmalen erklärt. Der Schwanzanhang aber ist ein Larvenorgan, das sich als ein Anpassungsprodukt an die ja in vieler Beziehung ähnliche Lebensweise beider Jugendformen darstellt. Als ob es gar nichts zu bedeuten hätte, daß man auf dem Schwanzanhang der Cercocysten die Haken der *Oncosphaera*, niemals aber solche auf dem Schwanz von Cercarien findet, geht man über diesen fundamentalen Unterschied, durch den sich die Ähnlichkeit der beiderlei Schwanzanhänge auf eine nichtssagende »Ähnlichkeit in der Formerscheinung« reduziert, hinweg, ohne auch nur ein Wort darüber zu verlieren. Wie viele Cercarien kennt man jetzt hinsichtlich ihrer Entwicklung, und noch nie hat man bei einer einzigen auch nur eine Spur der bei einem Cysticercus oder Cysticercoiden nie fehlenden Einstülpung gefunden, an deren Grund die Organe des Scolex entstehen.

CLAUS geht allerdings auf diesen Unterschied ein. »Die Veränderungen,« sagt er, »welche die Trematodenlarve bei ihrem Übergang zur Cestodenlarve erfuhr, betrafen im Anschluß an die Rückbildung des Darmes und der hiermit eingetretenen Vereinfachung der

Organisation auch den vorderen mit Sauggruben und Chitinhäkchen bewaffneten Körperteil, welcher sich frühzeitig in den hinteren einstülpte und von diesem wie von einer schützenden Hülle umschlossen wurde. Das offenbar vorhandene und durch diesen Vorgang einigermaßen befriedigte Schutzbedürfnis dürfte auch den Functionswechsel des Schwanzes bestimmt haben, welcher sich aus einem den Ortswechsel vermittelnden Bewegungsorgan zu einer größeren oder kleineren, den gesamten Scolex in sich aufnehmenden Blase gestaltete, oder auch, und zwar überall da, wo bereits die Invagination in den Scolexleib einen ausreichenden Schutz gewährte, zu einem anscheinend functionslosen Rudimente rückbildete, um schließlich auch ganz hinwegzufallen (*Bothriocephalus*).« In dieser Erörterung wird gar kein Versuch gemacht, zu zeigen, was denn die sich zu Cestodenlarven umwandelnden Trematodenlarven, bei denen, so lange sie Cercarien waren, niemals auch nur die geringste Andeutung einer Einstülpung des Kopfes beobachtet wird, in die Lage gebracht haben sollte, nun plötzlich eines solchen Schutzes für ihren vorderen mit Sauggruben und Chitinhäkchen bewaffneten Körperteil zu bedürfen. Die höchst auffallende Tatsache und der Umstand, der eben dazu Veranlassung geworden ist, den Scolex der Cysticerken als eine an der Blase auftretende Knospe zu betrachten — wobei die Knospungsvorgänge bei *Coenurus* und *Echinococcus* die Auffassung stützen sollten, nicht aber, wie CLAUS meint, »den für die Deutung der gesamten Bandwurmentwicklung maßgebenden Ausgangspunkt« bildeten — ist, daß jeder *Cysticercus*, mag er nun als großblasiger echter *Cysticercus* oder als *Cysticercoid* oder als *Cercocystis* oder auch als *Echinococcus* auftreten, ein Entwicklungsstadium durchläuft, in dem er weder eine Einstülpung noch einen Scolex besitzt, und daß erst nach Bildung einer Einstülpung die Organe des Scolex an deren Grunde entstehen. Nirgends finden wir bei einer Cercarie einen ähnlichen Entwicklungsmodus. Wenn wirklich aus einer solchen einmal eine Cestodenlarve, d. h. eine *Oncosphäre*, geworden sein soll, so muß der Entwicklungsgang zugleich ein total anderer geworden sein. Das einsehen, bedeutet aber, daß wir von der Abstammung der Cestodenlarven von Cercarien auch nicht das Allergeringste wissen. Die Annahme eines Schutzbedürfnisses, das ja wohl vorhanden gewesen sein mag, hilft uns über diese Schwierigkeit absolut nicht hinweg.

Auch die von CLAUS angenommene Beziehung zum Funktionswechsel des Schwanzes kann ich nicht gelten lassen. Daß dieser, wenn die Blase einmal so groß geworden ist wie bei einem typischen

Cysticerus, nicht mehr den Ortswechsel vermitteln kann, ist ja allerdings nicht zu bestreiten, aber damit, daß die Blase so groß wird, daß sie den gesamten Scolex in sich aufnehmen kann, hat doch die Sache gar nichts zu tun, denn groß genug, um dies zu tun, ist die Einstülpung auch bei den kleinsten Cysticeroiden. Endlich berechtigt uns nichts zu der Annahme, daß die Schwanzblase sich bei irgend einer Form zurückgebildet hätte. Die Entwicklung der *Bothriocephalus*-Finne, bei der dies nach CLAUS geschehen sein soll, kennen wir zwar nicht, allein es kann meines Erachtens nicht dem geringsten Zweifel unterliegen, daß dieser »Plerocercus« gegenüber den typischen Cysticerken nur dadurch ausgezeichnet ist, daß sein Hinterende nicht »hydropisch« ist, nicht durch Flüssigkeit zu einer Blase ausgedehnt ist. Der junge Cysticerus pisiformis hat, selbst nachdem die Einstülpung an ihm zustande gekommen ist, ebenfalls einen durchaus soliden Körper von wurmförmiger Gestalt, der erst allmählich durch Flüssigkeitsansammlung blasenartig wird.

Mir scheinen nach allem die Unterschiede zwischen Cysticerken und Cercarien so groß zu sein, daß es einer Herleitung der Cestoden von Distomeen, wenn dieselbe sich nur auf morphologische Beziehungen stützt, an jeder Grundlage gebricht.

Sehen wir, wie es im übrigen um die Begründung der Abstammung der Cestoden von Distomeen steht.

CLAUS glaubt als Grund für diese Annahme die Tatsache anführen zu können, daß »bekanntlich sowohl die Distomeen — und nur diese, nicht die Polystomeen können bei dem Vergleiche in Frage kommen — als auch die Cestoden ihre Jugendstadien in anderen Trägern als in denen der Geschlechtsthier durchlaufen und somit später einen Wirthswechsel zu erfahren haben« (S. 4). Diesem Argument scheint mir nicht die geringste Beweiskraft zuzukommen, denn ein Wirthswechsel kommt ja auch bei andern Parasiten vor, die unzweifelhaft gar keine Verwandtschaft, sei es mit den Trematoden sei es mit den Cestoden, haben, z. B. bei Acanthocephalen, von Protozoen gar nicht zu reden. Diese Erscheinung muß also mehrfach unabhängig voneinander aufgetreten sein und stellt einen der rein biologischen Anpassungscharaktere dar, die zu phylogenetischen Schlußfolgerungen absolut nicht verwendet werden können.

Ferner zieht CLAUS die Knospung bei *Coenurus* und *Echinococcus* und die Proglottidenbildung zur Stütze der angenommenen Verwandtschaft heran, indem er erklärt, »sowohl die Knospung an der Blasenwand der Cysticerken als die Abtrennung von Theilstücken am Band-

wurmkörper finden sich aber schon in der Distomeenentwicklung vorbereitet, jene in dem Sprossungsvermögen gewisser Sporocysten (*Leucochloridium*), diese sowohl in der regelmäßigen Trennung zwischen Cercarienleib und -Schwanz als in den Theilungsvorgängen, welche gewisse Sporocysten (z. B. die von *Cercaria minuta*) und Redien (die der *Cercaria echinata* und *fulvopunctata*) erfahren. Daß auch der in erster Linie als Bewegungsorgan fungirende Schwanzanhang als ein zur Individualisirung befähigtes Theilstück des Körpers aufzufassen ist, ergibt sich aus der überraschenden, schon vor mehreren Decennien von ALEX. PAGENSTECHEER für *Bucephalus* behaupteten und erst neuerdings von ERCOLANI bestätigten Thatsache, daß sich derselbe zu einem bruterzeugenden Theilstücke wie zu einer Sporocyste gestalten kann, ein Verhalten, welches auch den Gegensatz von Schwanzanhang des Cysticercoids und Cysticercusblase zu dem invaginirten Halse oder Leibe des Scolex aufhellt und diesen als einen weiteren Theilabschnitt des Wurmkörpers erscheinen läßt, welcher sich vor Eintritt der Proglottidenbildung vielleicht regelmäßig vom vordersten, den eigentlichen Kopf repräsentirenden Abschnitt abtrennt und morphologisch dem Schwanztheil keineswegs so scharf gegenübersteht«.

Es heißt doch wirklich dem Leser ziemlich viel zumuten, wenn er glauben soll, daß die »Sprossung« des *Leucochloridium*, die doch nichts weiter ist als die Abtrennung eines Körperstückes, vergleichbar sein soll der Knospung zahlreicher Köpfe an der Finnenwand, also einem vegetativen Fortpflanzungsprozeß in dem Sinne von R. HERTWIG und M. HARTMANN. Und ebensowenig leuchtet es ein, daß der Proglottidenbildung, mag man nun die Proglottiden als Individuen oder als Theilstücke des Körpers auffassen, die auf alle Fälle ihren Charakter erst durch den Besitz der Geschlechtsorgane erhalten, das Abwerfen des Schwanzes einer Cercarie oder die Theilungen von Sporocysten und Redien — die doch wohl den Sprossungen von *Leucochloridium* an die Seite zu stellen sind! — verglichen werden. Die Angaben von PAGENSTECHEER und ERCOLANI über das Heranwachsen von Schwanzstücken des *Bucephalus* waren schon 6 Jahre vor dem Erscheinen des CLAUSschen Aufsatzes durch ZIEGLER<sup>1</sup> so gründlich wie möglich widerlegt. Was CLAUS daraus gefolgert hat, fällt damit ebenfalls in sich zusammen.

Außer diesen von CLAUS herangezogenen Tatsachen weiß ich

<sup>1</sup> H. E. ZIEGLER, *Bucephalus* und *Gasterostomum*, in: Diese Zeitschrift Bd. XXXIX, 1883, S. 537.

nur noch ein Argument für die Abstammung der Cestoden von Distomeen anzuführen, und diesem scheint allerdings eine starke Beweiskraft nicht abzusprechen zu sein. Das ist die sehr weitgehende Übereinstimmung, welche der Geschlechtsapparat der Bothriocephaliden und damit auch des diesen verwandten *Caryophyllaeus* mit dem der Distomeen zeigt. Auf der andern Seite aber haben gewisse Polystomeen und selbst Turbellarien einen Geschlechtsapparat, der nicht so weit von diesem abweicht, daß die Herleitung der Cestoden von einer dieser Würmergruppen dadurch unmöglich erscheinen würde. Dagegen will ich bemerken, daß der Geschlechtsapparat gerade der Taeniiden — und zu solchen gehören die von CLAUS mit den Cercarien verglichenen Cercocysten — bekanntlich sehr erheblich von dem der Distomeen abweicht, einerseits in dem Mangel einer Uterusöffnung, anderseits in dem Besitz eines unpaarigen Dotterstocks.

Meines Erachtens steht den aufgeführten, mehr oder weniger fraglichen Übereinstimmungen ein Unterschied zwischen Cestoden und Distomeen gegenüber, der mir sehr schwer ins Gewicht zu fallen scheint, obwohl CLAUS ihn ganz mit Stillschweigen übergeht. Das ist die Tatsache, daß im Gegensatz zu allen Distomeen, die man ja danach auch als die Gruppe der digenetischen Trematoden bezeichnet, die Cestoden monogenetisch sind, d. h., wenn die ja auch von CLAUS vertretene Ansicht richtig ist, daß der ganze Bandwurm und nicht eine Proglottis einem Trematoden entspricht, keinen Generationswechsel besitzen. Kommt ihnen — ich darf wohl ohne Bedenken hier von *Coenurus* und *Echinococcus* absehen — ein solcher zu, so kann es nur in dem Sinne sein, wie ihn die Anhänger des Polyzootismus den Cestoden zuschreiben, also ein Generationswechsel im engeren Sinne, eine Metagenesis, unter keinen Umständen aber eine Heterogenesis, wie sie nach der zwar nicht sicher bewiesenen, aber doch mit guten Gründen jetzt ziemlich allgemein vertretenen Auffassung für die Distomeen angenommen wird.

Unter diesen Umständen aber werden wir im Gegensatz zu CLAUS, der ohne nähere Begründung behauptet, nur die Distomeen, »nicht die Polystomeen können bei dem Vergleich in Frage kommen«, wenn wir die Cestoden von Trematoden herleiten wollen, gerade auf die letzteren, die monogenetischen Trematoden, hingewiesen. Es kann ja gar keine Frage sein: wenn wir etwa den bekanntlich das einzig sichere Unterscheidungsmerkmal zwischen Cestoden und Trematoden bildenden Darmmangel der Cestoden als einen unzweifelhaften Anpassungscharakter nicht als ausreichend für die Trennung der

beiden Ordnungen gelten lassen, sondern die Cestoden mit den Trematoden vereinigen wollten, so müßten wir die Cestoden nicht zu den digenetischen Distomeen, sondern zu den monogenetischen Polystomeen stellen.

Einen Vorzug der Herleitung der Cestoden von Polystomeen dürfen wir wohl darin erblicken, daß wir bei diesen als typische Gebilde Haken antreffen, die geeignet erscheinen können, die den Bandwurm-Embryonen — die danach von M. BRAUN mit dem bezeichnenden Namen der Oncosphären belegt sind — niemals fehlenden Haken zu ihnen in Beziehung zu setzen, während die Distomeen — und ich erblicke darin ein sehr bestimmtes Argument gegen ihre Verwandtschaft mit den Cestoden — typisch hakenlos sind. Die einzigen Gebilde dieser, zu denen man seine Zuflucht nehmen könnte, die aber nur bei gewissen Formen vorkommen, wären die Hautstacheln mancher Distomeen und die Bohrstacheln vieler Cercarien, die aber beide als Ausgangspunkt für die Entwicklung eines Hakenapparates von so charakteristischer Anordnung in drei Paaren bei den echten Oncosphären oder als zehn kranzförmig gruppierte Häkchen bei den Embryonen der Cestodarien (*Amphiline* und *Gyrocotyle*) — die LÜHE<sup>1</sup> unter dem Namen Lycophoren den Oncosphären gegenüberzustellen vorschlägt — kaum in Betracht kommen dürften.

Einen festen Anhaltspunkt aber, um phylogenetische Beziehungen der Cestoden zu Polystomeen zu begründen und den Vorgang der Umwandlung genau festzustellen, haben wir nicht. Es muß durchaus die Möglichkeit offen gelassen werden, daß die Stammeltern der Cestoden überhaupt nicht unter den Trematoden, d. h. in einer bereits zu parasitischer Lebensweise übergegangenen und dadurch in bestimmter Weise modifizierten Plattwurmgruppe, zu suchen sind, sondern daß die Turbellarien, während gewisse von ihnen zu Trematoden geworden sind, einen andern Zweig von Formen von sich haben ausgehen lassen, die von Anfang an einen ganz andern Weg der Entwicklung eingeschlagen haben als jene und auf diesem zu den Cestoden geworden sind.

Wenn wir uns nun aber unsrer Hauptfrage zuwenden wollen, ob die Cestoden Einzeltiere oder Tierstöcke sind, so müssen wir uns vor allem bestreben, festen Boden unter den Füßen zu gewinnen. Den Ausgangspunkt für die Deutung der Cestoden als Einzeltiere bildete für CLAUS wie für fast alle übrigen, die gleich ihm dieser Auf-

<sup>1</sup> M. LÜHE, *Urogonoporus armatus*, ein eigentümlicher Cestode aus *Acanthias*, in: Arch. Parasitol. Bd. V, 1902, S. 236.

fassung sind, *Amphiline*, *Amphiptyches* und *Caryophyllaeus*. Die beiden ersten Gattungen betrachtet CLAUS. als Verbindungsglieder von Trematoden und Cestoden, während ihm *Caryophyllaeus*, der »ungegliederte Bandwurm mit einheitlichem Geschlechtsapparat«, »der ursprüngliche Zustand gewesen ist, von welchem aus sich durch weitere und vollkommenerer Anpassung an die günstigen Ernährungs- und Wachstumsbedingungen im Innern des Darmkanals erst sekundär die gegliederten Bandwürmer mit fortschreitend vollkommenerer Individualisierung ihrer beim Wachstum in der Längsachse sich wiederholenden Theilabschnitte entwickelt haben«.

Was *Amphiline* und *Amphiptyches* (*Gyrocotyle*) anbetrifft, so schließe ich mich vollständig LÜHE an, der auf diese Gattungen den von MONTICELLI eingeführten Namen der Cestodarier beschränkt, zumal nachdem durch ODHNER<sup>1</sup> der Nachweis geführt ist, daß *Urogonoporus armatus* Lühe nur die abgetrennten und zur geschlechtlichen Reife gelangten Proglottiden von *Trilocularia gracilis* Olsson sind, und damit die Vermutung, daß auch die Gattung *Wageneria* Monticelli in gleicher Weise aufzufassen ist, einen an Gewißheit grenzenden Grad von Wahrscheinlichkeit gewonnen hat.

Mit dem genannten Autor bin ich ferner darin vollständig einig, daß *Caryophyllaeus* und mit diesem *Archigetes* — nachdem dieser als ein im Jugendkleide geschlechtsreif gewordener Caryophylläide, ja möglicherweise als ein neotenischer Zustand von *C. mutabilis* erkannt ist —, nahe verwandt mit den Bothriocephaliden ist, so daß beide mit den letzteren in die Familie der Pseudophyllideen eingereiht werden können<sup>2</sup>.

Es fragt sich nun zunächst, wie weit diese beiden Gruppen der Cestodarier einerseits und *Caryophyllaeus* andererseits — von *Archigetes* dürfen wir absehen — geeignet sind, um von ihnen aus Schlüsse auf die Cestoden im allgemeinen zu ziehen. Ich bin der Meinung, daß man sich durchaus hüten muß, sie dazu zu verwenden. Wie CLAUS, erblickt auch MONTICELLI in den Cestodariern eine von den Cestoden getrennte Platodengruppe, und LÜHE schließt sich ihm an<sup>3</sup>. Allerdings geht LÜHE wohl etwas zu weit, wenn er diese Gruppe als »den Cestoden gleichwertige Klasse« glaubt anerkennen zu müssen, denn es ist doch kaum zu bezweifeln, daß die Cestodarier schon in dem

<sup>1</sup> TH. ODHNER, *Urogonoporus armatus* Lühe, 1902, die reifen Proglottiden von *Trilocularia gracilis* Olsson, in: Arch. Parasitol. Bd. VIII, 1904, S. 465.

<sup>2</sup> Siehe LÜHE, *Urogonoporus*, l. c. S. 234.

<sup>3</sup> GROBBEN läßt sie in der von ihm bearbeiteten 7. Auflage des CLAUSschen Lehrbuches (S. 325) einen Tribus Trematodimorpha bilden.

Besitz einer hakentragenden Larve den Cestoden sehr viel näher stehen als den Trematoden, wenn auch die *Lycophora* charakteristisch von der *Oncosphäre* verschieden ist. Man wird es deshalb wohl vorziehen müssen, die Cestodarien eine Unterabteilung der Cestoden bilden zu lassen. Immerhin wird diese aber von den echten Cestoden — und um deren Auffassung handelt es sich im vorliegenden Aufsatz — so scharf zu trennen sein, daß es nicht statthaft erscheint, weil die Cestodarien Einzeltiere sind, darum anzunehmen, daß auch die ursprünglichsten Vertreter der Cestoden es sein müssen.

Mit dem Nachweis der nahen verwandtschaftlichen Beziehungen von *Caryophyllaeus* zu den Bothriocephaliden ergibt sich für ersteren die Möglichkeit, daß der Mangel der Proglottidenbildung bei ihm keine primäre Erscheinung ist, sondern durch sekundäre Beschränkung auf eine einzige Gruppe von Geschlechtsorganen zustande gekommen ist. Da ich nun ganz der Ansicht LÜHES<sup>1</sup> bin, daß sich über diese Möglichkeit zurzeit keine Entscheidung herbeiführen läßt, so halte ich es für notwendig, *Caryophyllaeus* nicht als sicher primitiv ungegliederten Bandwurm bei der Deutung des Bandwurmkörpers zu benutzen, sondern ihn außer Betracht zu lassen. Wir würden also zu dem Ergebnis gelangen, daß — von diesem zweifelhaften Fall abgesehen — die echten Cestoden sämtlich einen aus einem Scolex und mehr oder weniger zahlreichen Proglottiden zusammengesetzten Körper besitzen, daß es, mit andern Worten, primär ungegliederte Formen unter denselben gar nicht gibt.

Für unsere Erörterungen ist es von Wichtigkeit, daß wir zu einer bestimmten Ansicht darüber kommen, welche Cestodenformen als die primitiven und welche als die abgeleiteten anzusehen sind, eine Frage, über welche nach BRAUN (in: BRONN, S. 1373) »die Ansichten der Autoren sich diametral entgegenstehen«. Mir scheint, wer annimmt, daß die Cestoden von Trematoden oder einer Turbellarienform abstammen, aus der diese und die Cestoden entsprungen sind — und eine andre Auffassung wird zurzeit kaum möglich sein —, wird solche Cestoden als primitiv ansehen müssen, die 1) einen mit einer Mündung versehenen Uterus und 2) paarige Dotterstöcke haben. Der Mangel einer Uterusmündung muß unter allen Umständen als ein sekundäres Merkmal angesehen werden. Es ist aber, soweit die bis jetzt vorliegenden Untersuchungen darüber einen Aufschluß geben, eine allgemeine Erscheinung bei den

<sup>1</sup> LÜHE, *Urogonoporus*, l. c. S. 234.

Tetraphyllideen, Cyclophyllideen oder *Taeniidae*, Diphyllideen und Trypanorhynchen. Dahingegen ist für die Pseudophyllideen oder *Bothriocephalidae* der Besitz einer Uterusmündung charakteristisch. In derselben Familie ist ferner die Existenz paariger Dotterstücke typisch. Sie hat diesen Charakter mit manchen Angehörigen der Tetraphyllideen, vielleicht mit deren Mehrzahl, und mit den Trypanorhynchen gemeinsam, während den zwei andern Ordnungen ein, wenn auch oft deutlich aus zwei symmetrischen Hälften gebildeter und wohl in vielen Fällen aus einem paarigen Organ herzuleitender (vgl. BRAUN in: BRONN, S. 1431 ff.), aber als ein einziger erscheinender und meistens median hinter dem Eierstock gelegener Dotterstock (oft Eiweißdrüse genannt) zukommt. Demnach werden wir in den Pseudophyllideen oder Bothriocephaliden (s. str.) die primitivste unter den Cestodenfamilien erblicken dürfen.

Für die somit scharf gekennzeichneten Cestoden müssen wir nun suchen zu entscheiden, ob ihr Körper trotz seiner Zusammensetzung aus Proglottiden ein Einzeltier oder einen Stock darstellt. BRAUN hat in seiner Bearbeitung der Cestoden in BRONNS Klassen und Ordnungen des Tierreichs auf S. 1168—1182 alles, was bis zum Erscheinen seines Buches über die Individualität der Cestoden veröffentlicht worden ist, ausführlich referierend wiedergegeben und ist dabei zu dem Ergebnis gekommen, die tatsächlich festgestellten Erscheinungen seien »so beschaffen, daß man sie in der Tat zwiefach beurteilen kann; es ist dann beinahe mehr Sache des Geschmacks, in dem einen oder andern Sinne zu urteilen<sup>1</sup>.« Ich will versuchen, zu zeigen,

<sup>1</sup> In seinem Handbuch der »Tierischen Parasiten des Menschen« (3. Aufl. S. 173) bekennt übrigens BRAUN sich ziemlich rückhaltlos zur Tierstocklehre, ja sogar zu einem »doppelten Generationswechsel«, indem er auch die Entstehung des Scolex an der Cysticerusblase als die Knospung eines Individuums auffaßt. Zur Stütze dieser Ansicht macht er eine Bemerkung, die mir unzutreffend erscheint. Er schreibt: »Wenn man . . . das Auftreten zahlreicher Köpfehen bei *Coenurus* und *Echinococcus* als Vermehrung auffaßt, so ist wirklich nicht einzusehen, warum die Bildung nur eines Köpfehens etwas andres sein soll; auf die Zahl der Nachkommen kommt es nicht an.« Ich meine, das wäre doch bei andern Tierstöcken, die unzweifelhaft durch Knospung entstehen, z. B. bei Hydroidenstöcken, ebenso, daß zuerst ein Individuum aus dem Ei entsteht — gerade wie der von der Oncosphäre gelieferte erste Scolex eines *Coenurus* — und darauf zahlreiche, die jenem meistens ganz gleichen, durch Knospung, — gerade wie alle übrigen Scoleces des *Coenurus*. Daß man nicht imstande ist, den primären Scolex von den geknospten zu unterscheiden, kann doch nicht beweisen, daß alle durch Knospung entstanden sind. Das ist eben darin begründet, daß bei *Coenurus*, dem darin ja auch die Cysticerken und selbst die Cysticercoide durchaus gleichen, die Entwicklung des Scolex so verzögert ist,

daß in Wirklichkeit nur eine der beiden Auffassungen mit den Tatsachen in Übereinstimmung ist. Ich muß, um diese Ansicht zu begründen, auch auf eine Anzahl von Tatsachen eingehen, die längst bekannt sind und in älteren Erörterungen über die Auffassung des Bandwurmkörpers bereits eine Rolle gespielt haben, ohne aber damals als ausschlaggebend anerkannt worden zu sein.

Ich beginne mit dem Bau des Nervensystems, aus dem hervorgeht, daß er der eines Einzeltieres und nicht eines Tierstockes ist. Wir haben denselben durch eine Anzahl neuerer Untersuchungen, unter denen ich besonders die von NIEMIEC, TOWER und L. COHN nennen will, genau kennen gelernt und wissen daraus, daß die Kette der Proglottiden meistens von zehn Längsnerven durchzogen ist, welche aus je einem lateralen Hauptnerven, je zwei diesen dorsal und ventral anliegenden Begleitnerven und je zwei Nerven der dorsalen und ventralen Fläche bestehen. Diese Nerven vereinigen sich im Scolex unter Bildung eines mehr oder weniger deutlich paarigen Cerebralganglions, von dem nach vorn hin Nerven abgehen, zum Teil durch ringartige Commissuren, die sich anscheinend in den verschiedenen Gruppen der Cestoden verschieden verhalten, untereinander zusammenhängend. Die Einzelheiten haben für uns wenig Wert. Das, was klar aus allen

daß ihre Entstehung den Eindruck einer erst nachträglich an der Blase auftretenden Knospung macht. BRAUN bespricht selbst eingehend an zwei Stellen (in: BRONN, S. 1529 und S. 1578) die vorliegenden Beobachtungen über Fälle von Knospung sowohl bei Cysticerken als auch bei Cysticeroiden. Er findet zwar, daß sie alle teils in diesem, teils in jenem Punkt von dem Coenurus sich unterscheiden, daß aber mit diesem manchmal eine weitgehende Übereinstimmung besteht. Überblickt man sie alle, so findet man darunter alle erdenklichen Übergänge zwischen Formen wie dem *Cysticereus longicollis*, der von BOTT und außerdem von BRAUN selbst untersucht worden ist und der einen ausgebildeten primären Scolex und an dessen Schwanzblase zahlreiche durch Knospung an ihm entstandene kleine Scoleces aufweist, und Formen wie *Coenurus*, *Staphylocystis* usw., wo zahlreiche Scoleces gleichzeitig nebeneinander an der gleichen, vorher scolexlosen Blase auftreten. Daß die Knospen bald als Cysticerken oder Cysticercoide frei werden, bald mit der Blase in Zusammenhang bleiben oder auch nur, wie beim *Coenurus*, größtenteils nur eingestülpte Scolexanlagen sind, bedeutet, wie sich unschwer zeigen läßt, aber hier nicht näher ausgeführt werden kann, keinen wesentlichen Unterschied. Meines Erachtens ergibt sich als die naturgemäß aus diesen Tatsachen herzuleitende Auffassung, daß bei den einköpfigen *Cysticereus*-formen ebensowenig von einer Knospung des Scolex aus der Blase die Rede sein kann wie bei den Bryozoen, bei denen bekanntlich vor noch nicht langer Zeit ebenfalls ein Knospungsvorgang und damit ein Generationswechsel angenommen wurde, indem man aus dem geschlechtlich entstandenen, aber ungeschlechtlich bleibenden Cystid durch Knospung das geschlechtliche Polypid entstehen ließ.

Beobachtung hervorgeht, ist die Existenz von Cerebralganglien im Scolex, denen entsprechende Teile in den Proglottiden nicht vorhanden sind. Die allgemeine Anordnung gleicht durchaus derjenigen der Trematoden, wenn auch im einzelnen Unterschiede sowohl im Scolex wie in den Proglottiden vorhanden sind, welche einer unmittelbaren Zurückführung der Cestoden auf jene Schwierigkeiten bereiten. Das Einzige, was an gewisse Teile des Scolexnervensystems, im besondern an die dort vorhandenen Nervenringe, erinnern könnte, sind die bei gewissen Tänien zuerst durch SCHEIBEL für *T. magna*, dann durch TOWER und COHN für einige andre Arten nachgewiesenen Ringcommissuren, welche die Längsnerven untereinander verbinden. COHN, nach dessen Angabe auf eine Proglottis mehrere Ringcommissuren kommen, während nach SCHEIBEL und nach BARTELS auch bei *Cysticercus fasciolaris* in jeder, und zwar am Hinterende, sich nur eine findet, zeigt in überzeugender Weise, daß wir es hier mit einer nur in der Familie der Täniiden vorkommenden besonderen Anordnung eines in andern, sicher bei den tiefstehenden Bothriocephaliden und *Schistocephalus*, vorhandenen unregelmäßigen Netzwerkes zu tun haben.

Soweit also unsre Kenntnisse vom Nervensystem der Cestoden reichen, finden wir in ihnen nicht das Geringste, was für eine Individualität der Proglottiden spräche. Der auf eine Proglottis entfallende Teil des Nervensystems kann in keinem einzigen Falle darauf Anspruch erheben, für ein vollständiges Nervensystem eines Plattwurms zu gelten, sondern ist und bleibt nichts als ein Bruchstück eines solchen.

Zu diesen Schlußfolgerungen kann man nur unter der Voraussetzung eine andre Stellung einnehmen, daß man mit COHN so weit geht, das Cerebralganglienpaar als solches zu leugnen und dieses wie das gesamte Nervensystem der Proglottiden auf ein ursprünglich vorhandenes unregelmäßiges Netzwerk zurückzuführen, in dem sich, und zwar noch sehr unvollkommen bei den Liguliden, in der oben erwähnten charakteristischen Weise von den Bothriocephaliden an Längsstämme herausgebildet haben, die im Scolex eine Quercommissur und eventuell weitere Ringe usw. liefern. Ich glaube aber, daß COHN mit seiner Auffassung zu weit geht und daß mit dem gleichen Recht sich eine solche auch für die übrigen Platyhelminthen vertreten ließe, bei denen ebenfalls ein reich entwickeltes Nervennetz die vorhandenen Längsfaserzüge verbindet. Es ist für Trematoden wie für Turbellarien bekannt, und Untersuchungen, die besonders auf

diese Verhältnisse gerichtet wären, würden uns ohne Zweifel noch viel Derartiges hier erkennen lassen.

Zu sichreren Resultaten kommen wir, wenn wir die Muskulatur betrachten. Zwar liegt eine ältere Angabe von LEUCKART vor, wonach bei *Taenia saginata* die Längsmuskulatur in Abschnitte von der Länge je einer Proglottis zerfalle, und LEUCKART scheint dies als allgemein gültig anzusehen. Allein nicht nur daß LEUCKART selbst für *Bothriocephalus* und MEYNER für *Taenia mucronata*, SCHEIBEL für *Anoplocephala magna* die ununterbrochene Continuität der Längsmuskulatur angegeben haben, auch BRAUN (in: BRONN, Klass. Ordn., S. 1304) bestätigt dieselbe für »verschiedene Tänien und Bothriocephalen«, desgleichen bestreitet LÜHE (in: Zool. Anz. 1896, Nr. 505) die Existenz einer »segmentalen Gliederung der Längsmuskulatur« für alle von ihm untersuchten Arten, und im besondern muß ich nach eignen Untersuchungen an Sagittalschnitten von *T. saginata*, also an dem von LEUCKART selbst untersuchten Objekt, ferner für *Dibothriocephalus latus*, *Bothridium* usw. die Richtigkeit der Angabe entschieden in Abrede stellen. So weit die Beobachtungen gehen, ist der Körper aller Bandwürmer mit einer einheitlichen, ohne Unterbrechung durch den ganzen Körper sich erstreckenden Längsmuskelschicht ausgestattet.

Etwas anders scheint die Sache mit der Quermuskulatur zu stehen, wenigstens nach den wenigen Untersuchungen, welche diese Frage berücksichtigen. So macht LÜHE (l. c.) die Angabe, daß eine segmentale Anordnung der Quermuskeln deutlich sei, »indem diese an den Grenzen zweier Proglottiden sehr viel spärlicher sei oder ganz fehle«. Er verweist auf Abbildungen von *T. crassicolis*. Wahrscheinlich findet sich ein derartiges Verhalten nur bei Cystotänien. Wenigstens kann ich z. B. bei *Anoplocephala* und *Moniexia*-Arten, von denen ich daraufhin Sagittalschnitte untersucht habe, keine Trennung sehen. Und für Dibothrien, also unzweifelhaft primitivere Cestoden, gibt LÜHE selbst (in: Centralbl. Bakt., Abt. 1, Bd. XXII, 1897, S. 742) an: »Eine segmentale Anordnung der Quermuskulatur in den Proglottiden, wie ich sie früher für die Tänien angegeben habe, habe ich bei Dibothrien niemals beobachtet.« Ich selbst kann dies für *Dibothriocephalus latus* und *Bothridium* bestätigen. Hier und da finden wir die Angabe, daß bei einigen Formen auf den Gliedgrenzen die Quermuskelschichten verstärkt sind. So schreibt LÖNNBERG von *Abothrium rugosum*: »An den Einschnürungen an der Grenze zwischen den Proglottiden strecken sich die transversalen Muskel länger einwärts gegen die Mitte als sonst und die dorsalen und ventralen Par-

tien gehen ineinander über. Hierdurch wird also eine Querwand von Transversalmuskeln zwischen den verschiedenen Proglottiden gebildet und das sogenannte Markparenchym jeder Proglottis wird vollständig auf allen Seiten von Muskeln umgeben.« (Anatomische Studien über skandinavische Cestoden, in: Svensk. Vet.-Akad. Handl. [N. F.] Bd. XXIV, 1890—91, Nr. 6, S. 79.) Ähnlich ist es nach demselben Autor bei *Diplogonoporus balaenopterae*, namentlich in reiferen Gliedern, wo durch Annäherung der beiden Quermuskellagen »ein beinahe ganz vollständiges Diaphragma« entsteht (ibid. Nr. 16, S. 9), und bei einigen andern Bothriocephaliden nach ZSCHOKKE (vgl. BRAUN in: BRONN, S. 1306). Eine nähere Darstellung dieser Zustände fehlt aber ganz und gar, und es ist daher keineswegs ausgeschlossen, daß es sich nicht um segmentale Verstärkungen der Quermuskulatur handelt, sondern nur um eine Wirkung der Geschlechtsorgane, welche innerhalb der Proglottiden die bei dem hier sehr spärlichen zentralen Parenchym sonst einander fast oder ganz berührenden Quermuskeln auseinander drängen.

Tatsächlich ist alles, was in bezug auf die Muskulatur der Cestoden bekannt ist, nicht geeignet, uns in diesen Tieren Ketten von Einzel-Individuen erkennen zu lassen; ja es spricht in der Mehrzahl der Fälle und im besondern bei niederer stehenden Formen selbst das Verhalten der Quermuskulatur nicht einmal für eine segmentweise Wiederholung. Vielmehr erweist sich darin der Cestodenkörper durchaus als ein einzelnes, ungegliedertes Individuum und eine abgetrennte Proglottis in dieser Hinsicht als ein Bruchstück.

In bezug auf die Excretionskanäle — die excretorischen Geißelzellen können unberücksichtigt bleiben — gibt uns die Literatur keinen völlig einwandfreien Aufschluß. Nach der Zusammenstellung, die BRAUN in: BRONN gibt, findet man »überall vier die ganze Proglottidenkette der Länge nach durchziehende Hauptgefäße . . . die zu zweien in den Seitenteilen der Glieder liegen; . . . im Kopfe gehen die Gefäße jeder Seite durch eine dorsoventral verlaufende Schlinge ineinander über, während am Hinterende alle vier Gefäße sich der Mittellinie zuwenden und in eine kleine Excretionsblase . . . einmünden, die, in der Medianebene gelegen, schließlich am Hinterende der letzten Proglottis ausmündet« (S. 1361). So weit stimmt das Excretionsgefäßsystem durchaus mit dem eines Trematoden überein, allenfalls abgesehen von der Einmündung aller vier Längskanäle in die Excretionsblase, die von verschiedenen Autoren angegeben wird, darunter auch von so zuverlässigen Beobachtern wie PINTNER. Ich bin

trotzdem geneigt mit BARTELS (in: Zool. Jahrb., Bd. XVI, Anat. 1902, S. 533), der bei *Moniexia* sp. juv. nur die Hauptgefäße in die Excretionsblase, die Nebengefäße aber blind in deren Nähe endigen sah, anzunehmen, daß, wenigstens prinzipiell, das dorsale oder Nebengefäß als ein rücklaufender Schenkel des ventralen oder Hauptgefäßes anzusehen ist, mit andern Worten, jederseits eigentlich nur ein Gefäß vorhanden ist, das sich in einen von hinten nach vorn und einen von vorn nach hinten ziehenden Abschnitt scheidet, die vorn durch die oben erwähnte Schlinge ineinander übergehen.

Eine von dieser Auffassung aber ganz unabhängige, für die Auffassung der Excretionsgefäße fundamental wichtige Tatsache ist die Ausmündung durch eine am Hinterende des Bandwurms gelegene unpaarige Endblase. Daß eine solche bei manchen Cestoden vorhanden ist, kann nach den bestimmten Angaben mehrerer Autoren kaum bezweifelt werden, wohl ebensowenig aber (vgl. BRAUN in: BRONN, S. 1375—1381), daß sie sehr vielen Cestoden fehlt, und zwar nicht nur solchen Exemplaren, deren ursprüngliches Hinterende mit der primitiven Endproglottis verloren gegangen ist, sondern auch andern, die eine solche sicher besitzen, wie viele Fischcestoden, bei denen keine Abstoßung von Proglottiden erfolgt. Es ist sehr wohl möglich, daß solche Bandwürmer niemals eine Endblase aufzuweisen haben, und ich bin sehr geneigt anzunehmen, daß dies auch bei den Cystotänien der Fall sein wird, da, soweit ich habe feststellen können, schon die Excretionsgefäße des *Cysticercus* nicht durch eine solche ausmünden, sondern vermutlich durch mehrfache Foramina secundaria (vgl. BRAUN in: BRONN, S. 1521—22 u. Anm. 1).

Wichtiger aber noch als der bisweilen vorkommende Besitz einer Endblase, der den Excretionsapparat der Cestoden als einen einheitlichen, dem eines Trematoden-Individuums völlig entsprechenden, am Hinterende des Körpers ausmündenden erscheinen läßt, ist der unzweifelhafte Mangel von Endblasen in den einzelnen Proglottiden, wie sie, wären diese Individuen eines Stockes, zu erwarten wären. Das, was sich proglottisweise wiederholt, sind aber sicher nicht solche Endblasen, sondern Anastomosen zwischen den Längskanälen, in der Mehrzahl der Fälle nur zwischen den Hauptgefäßen. Diese sind bei sehr zahlreichen Cestoden in regelmäßiger »segmentweiser« Wiederholung vorhanden, nicht nur bei Täniiden, wo sie selten fehlen (z. B. bei *Diploposthe* nach JACOBI), sondern auch bei Vertretern niederer Gruppen. BRAUN (in: BRONN, S. 1366) führt eine Anzahl von Gattungen ohne solche auf; dieselben gehören sämtlich zu den

Tetraphyllideen, daß sich aber diese allgemein so verhalten, ist zweifelhaft — daß einzelne Arten der genannten Gattungen Anastomosen aufweisen, macht das sogar unwahrscheinlich. Unter den Pseudophyllideen (*Bothriocephalidae*) sind sicher Formen ohne und mit Anastomosen vorhanden, erstere z. B. durch *Dibothriocephalus latus*, letztere durch *Bothridium* vertreten; *Ligula* und *Schistocephalus* haben keine, *Triaenophorus* weist ganz unregelmäßig verlaufende Anastomosen auf. Die Sonderung des Körpers in Proglottiden scheint demnach sehr häufig die Ausbildung von Anastomosen der Excretionskanäle zur Folge zu haben. Es würde von Interesse sein, zu wissen, wie sich in dieser Beziehung die Cestoden mit ungliedertem Leibe oder mit unregelmäßiger Ausbildung von Proglottiden verhalten; darüber scheint leider kaum etwas bekannt zu sein. Einstweilen kann man wohl nicht mehr sagen, als daß die »segmentweise« Wiederholung der Anastomosen in die gleiche Kategorie fällt wie diejenige der Proglottisbegrenzungen und der Geschlechtsorgane, und sicher kann diese Tatsache für die Beantwortung der Frage nach der Individuennatur der Proglottiden nicht anders in die Wagschale fallen als jene. Auch unsre ungenügende Kenntnis von den Funktionen der Excretionskanäle, die doch wohl außer der Fortschaffung der Harnstoffe noch eine weitere Bedeutung, etwa für die Ernährung haben dürften, weil man ohne eine derartige Annahme gerade die so häufige Existenz der Anastomosen nicht gut verstehen kann, bereitet uns Schwierigkeiten, den Wert dieser Wiederholung klarer zu erkennen.

Ehe wir auf die Geschlechtsorgane eingehen, wollen wir einen Blick werfen auf den »Zweck«, dem ihre Vermehrung bei den Cestoden dient, wofür es zunächst gleichgültig ist, ob dieselbe durch einen Knospungsvorgang zustande kommt, dem zahlreiche mit solchen ausgestattete Individuen ihre Entstehung verdanken, oder durch eine Vervielfältigung der Geschlechtsorgane in einem im übrigen einheitlich bleibenden Individuum. Um die Natur der die Cestoden charakterisierenden Besonderheiten richtig würdigen zu können, müssen wir uns den scharfen Unterschied vergegenwärtigen, der im Vergleich mit den Distomeen besteht. Als Endoparasiten haben diese wie die Cestoden ein Bedürfnis nach einer außerordentlichen Fruchtbarkeit, welche sie in den Stand setzt, den ungeheuren Schwierigkeiten gerecht zu werden, welche mit der Übertragung von Wirt zu Wirt verbunden sind. Von deren Größe werden wir uns am besten eine Vorstellung bilden, wenn wir uns klar machen, wie gering die Zahl der in der Natur vorkommenden Individuen

aller Bandwurmarten im Vergleich mit der ungemainen Zahl ihrer Eier ist. Es gibt wohl wenig Fälle, in denen das Mißverhältnis zwischen diesen beiden Zahlen so gewaltig, die »Vernichtungsziffer«, wie WEISMANN sich ausdrückt, so groß ist. Nehmen wir — wozu wir berechtigt sein dürften — an, daß auch für jede Cestoden-Art eine »Normalziffer« besteht, so müssen wir daraus schließen, daß von all den, man möchte fast sagen, unendlichen Mengen von Eiern, die ein Bandwurm erzeugt, nur ein einziges zum Ziele gelangt, d. h. wieder zu einem Bandwurme wird. Vergleichen wir mit den Zahlen der Eier eines Bandwurmes diejenigen der Eier einer Distomee, selbst einer solchen, die relativ viele Eier erzeugt, so erscheint die Vernichtungsziffer verhältnismäßig sehr gering. Und doch können die Hindernisse, die der Erhaltung der Art bei den oft so ähnlichen und in manchen Fällen sogar höchst ungünstig erscheinenden biologischen Verhältnissen gegenüberstehen, bei den Distomeen nicht viel geringer sein. Daß aber diese bei so viel geringerer Vernichtungsziffer ihre Normalziffer zu bewahren imstande sind, hat darin seinen Grund, daß bei ihnen eine Vermehrung der aus jedem Ei hervorgehenden Tiere, ehe diese wieder zu einer Distomee werden, durch Parthenogenesis eintritt, d. h. daß das aus dem Ei hervorgehende Miracidium nicht direkt — mit oder ohne Metamorphose — zur Distomee wird, sondern zunächst zu einer Sporocyste auswächst, die aus sich erst durch Parthenogenese eine Generation von Redien hervorgehen läßt, welche nunmehr durch einen abermaligen parthenogenetischen Vermehrungsprozeß Cercarien, d. h. junge Distomeen, erzeugen. Um der Vorstellung einen bestimmteren Anhalt zu geben, darf ich vielleicht annehmen, jede Sporocyste bringe 100 Redien und jede von diesen 100 Cercarien hervor: dann werden aus jedem Distomeen-Ei  $100 \times 100 = 10000$  Cercarien. Oder wenn wir es mit einer Art wie *Fasciola hepatica* zu tun haben, wo die Redien zunächst noch eine Generation von Redien liefern — es wird sich wohl unmöglich entscheiden lassen, ob solcher nicht unter Umständen sogar noch mehr einander folgen —, so wird dadurch eine weitere Vermehrung, im Falle unsres Beispiels um abermals 100, also  $10000 \times 100 = 1000000$ , eintreten. Diese gesamte Vermehrung bedeutet aber nichts als die Steigerung der Vernichtungsziffer, wenn die Normalziffer unverändert bleibt. Diese für die Erhaltung der Distomeen-Arten geradezu entscheidende Erscheinung sehen wir demnach erreicht durch eine Vermehrung der Jugendform, deren Modus in diesem Falle Parthenogenesis ist. Das gleiche

Resultat könnte offenbar auch durch eine ungeschlechtliche Vermehrung, Knospung oder Teilung, erzielt werden.

Von einem derartigen Modus der Erhöhung der Vernichtungsziffer finden wir nun im großen und ganzen bei den Cestoden nichts. Es ist ganz klar, daß dies nicht darin seinen Grund haben kann, daß bei diesen eine derartige Vermehrung im Jugendzustande durch Parthenogenesis oder vegetative Fortpflanzung ausgeschlossen wäre, sondern dieselbe unterbleibt nur deswegen, weil eben bei den Cestoden auf eine andre Weise dafür ausreichend gesorgt ist, durch eine Vermehrung der Geschlechtsorgane selbst und damit der von diesen hervorgebrachten Eier.

Daß aber tatsächlich bei den Cestoden Vermehrung im Jugendzustande nicht ausgeschlossen ist, beweisen uns die Fälle, in denen bei solchen vegetative Vermehrung vorkommt. Gut bekannt sind unter diesen nur *Taenia echinococcus* sowie *Taenia coenurus* und *serialis*. Unter diesen zeichnet sich die erstere durch die außerordentliche vegetative Fruchtbarkeit der Jugendform, des Echinococcus, aus. Durch Bildung von Tochterblasen und Brutkapseln wird die Zahl der Scoleces und damit die der neuen Bandwurm-Individuen auf viele Tausende, ja vielleicht an die Million gebracht. In unsre obige Ausdrucksweise übertragen, können wir auch in diesem Falle eine gewaltige Steigerung der Vernichtungsziffer konstatieren. Und wie verhält sich das Geschlechtstier? Nun, wie bekannt, besitzt jedes ausgebildete Individuum von *T. echinococcus* eine einzige reife Proglottis, und deren Uterus birgt eine sehr geringe Zahl von Eiern. Wir wissen zwar nicht, wie viele reife Proglottiden im Laufe des Lebens eine solche Tänie abstoßen kann. Es kann aber keinem Zweifel unterliegen, daß die Vernichtungsziffer bei *T. echinococcus* verhältnismäßig sehr niedrig sein würde, wenn bei dieser Art nicht durch die vegetative Vermehrung der Finne, des Echinococcus, Ersatz dafür geschaffen worden wäre. Wesentlich das Gleiche läßt sich von *T. coenurus* behaupten. Unter den drei nahe verwandten Tänien des Hundes (*T. marginata*, *serrata* und *coenurus*) ist diese Art bei weitem die kleinste, obendrein ist sie wohl auch die seltenste, d. h. ihre Normalziffer nicht sehr hoch. Trotzdem erhält sich die Art dank der vegetativen Vermehrung ihrer Finne, des Coenurus. Im Vergleich mit *T. echinococcus* ist *T. coenurus* eine große Art, indem sie eine beträchtliche Zahl von reifen Proglottiden und in jeder zahlreiche Eier besitzt. Ihre Vernichtungsziffer ist also, nach den Eiern berechnet, ziemlich hoch, und es reicht

eine verhältnismäßig spärliche vegetative Vermehrung der Jugendform aus, um diese auf die volle Höhe zu bringen.

Ich glaube nicht, daß gegen die vorgetragene Beurteilung der Vermehrungsweise der Cestoden und den Vergleich mit der der Distomeen etwas einzuwenden ist. Wir kommen danach zu dem Ergebnis, daß für die Cestoden, soweit diese nicht die Fähigkeit vegetativer Vermehrung im Jugendzustande ausgebildet haben, eine möglichste Steigerung der Zahl ihrer Geschlechtsorgane das einzige Mittel ist, um die erforderliche Vernichtungsziffer zu erreichen.

Gewisse Tatsachen aber veranlassen mich, statt Steigerung der Zahl zunächst einen allgemeineren Ausdruck zu wählen. Das, worauf es ankommt, braucht nicht notwendig eine Zunahme der Zahl zu sein, sondern es kann unter Umständen eine Ausdehnung der Leistungsfähigkeit dem Bedürfnis genügen, und als Mittel dazu bietet sich die Vergrößerung. Diese kann natürlich nur soweit gehen wie die des Körpers, und deshalb finden wir zunächst bei den Cestoden, von allen übrigen Unterschieden abgesehen, im Vergleich mit den Trematoden eine erhebliche Verlängerung des Körpers und zwar seines von den Geschlechtsorganen eingenommenen Teiles.

Ich will nun in erster Linie diejenigen Tatsachen anführen, die uns etwa ohne eine Steigerung der Zahl der Geschlechtsorgane ein dem Längenwachstum entsprechendes Wachstum dieser zeigen könnten. Für sämtliche Teile des zwittrigen Geschlechtsapparats kommt ein solches nun wohl sicher nicht vor, wohl aber für gewisse männliche wie weibliche Bestandteile, nämlich 1) für die Hoden und 2) für die Dotterstöcke. Dabei will ich besonderen Nachdruck darauf legen, daß dies vorkommt — wie weit als Regel, wie weit nur bei einzelnen Arten, läßt sich bei dem Stande unsrer Kenntnisse leider nicht entscheiden — in derjenigen Gruppe, die wir mit gutem Grund als eine tiefstehende ansehen, bei den Bothriocephaliden. Ich will mit den Dotterstöcken beginnen, weil für diese die betreffenden Tatsachen schon ESCHRICHT bekannt waren, nämlich daß diese Organe über die Proglottisgrenzen hinweggehen und daß für das Austreten der Ausführungsgänge aus ihnen diese nicht maßgebend sind. Diese Angabe ist von SOMMER u. LANDOIS für das gleiche Objekt, *Dibothriocephalus latus*, bestätigt worden — eine Tatsache, deren auffallenderweise BRAUN in seinem »BRONN« nicht gedenkt, obwohl er die ältere erwähnt (S. 1436).

KRABBE gibt dieses Verhalten der Dotterstöcke, ihre ununterbrochene Erstreckung durch die ganze Länge des Körpers, für seine

interessante *Diplocotyle* (= *Bothrimonus*) *olriki* an. KIESSLING (Über den Bau von *Schistocephalus* und *Ligula*, in: Arch. Naturg. Jg. 48, Bd. I, 1882, S. 275, 276) beobachtete, daß bei *Schistocephalus* »eine Abgrenzung der Dotterstücke für die einzelnen Glieder nicht wahrzunehmen ist«; ferner daß aus den »Dotterkammern« ein »vielfach verzweigtes Röhrensystem« hervorgeht, »daß sich . . . ununterbrochen im ganzen Thiere fortsetzt«. Daß das gleiche auch für *Ligula* gilt, läßt sich aus seiner Darstellung nicht sicher entnehmen, doch konnte ich es durch eigne Beobachtungen feststellen. Für *Triaenophorus nodulosus* konstatiert LÜHE (Untersuchungen über die Bothriocephaliden mit marginalen Geschlechtöffnungen, in dieser Zeitschrift, LXVIII. Bd., 1900), eine »mantelförmige Ausbreitung« der Dotterstücke, »ohne daß die den verschiedenen aufeinander folgenden Genitalsegmenten zugehörigen Follikel gegeneinander abzugrenzen wären« (S. 69), für *Ancistrocephalus imbricatus*, daß »die Dotterstücke zweier benachbarter Proglottiden nicht getrennt sind« (S. 50), während bei *Fistulicola plicatus* dieselben durch die zwischen den Proglottiden einschneidenden tiefen Ringfurchen »scharf voneinander gesondert« sind (S. 69). Bei *Bothriocephalus claviceps*, dem nicht oder undeutlich gegliederten *Ptychobothrium belones*, bei *Dibothriocephalus dendriticus* und *hians* sowie bei *Abothrium crassum* sind nach Sagittalschnittserien, die Herr Koll. LÜHE die Güte hatte mir zu schicken, die Dotterstücke ununterbrochen durchgehend, wohingegen ich sie bei den Arten *fragile* und *gadi* der letzteren Gattung gliedweise ausgebildet finde.

Endlich will ich erwähnen, daß ARIOLA (Sono i Cestodi polizoici?, in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova, 1902, No. 120, p. 7) von einer *Amphicotyle*, also einer Bothriocephalide aus der Unterfamilie der *Ptychobothriinae*, aus *Centrolophus*, angibt, daß jeder Proglottis non corrisponde un intiero apparecchio della riproduzione, il quale invece occupa uno spazio corrispondente a un gruppo di un numero variabile di essi (3—4); i vitellogeni e i folliculi testicolari, che si trovano sparsi nel parenchima dei varii segmenti di detto gruppo, inviano tutti nel rispettivo unico organo riproduttore i prodotti delle loro glandole.

Bei den meisten Bothriocephaliden haben wir also mit andern Worten nicht so viele Dotterstücke, wie sonst Geschlechtsorgane vorhanden sind, oder gar so viele wie Proglottiden, sondern auf jeder Seite des Körpers einen einzigen. Nur insofern ist eine Zerlegung desselben in zahlreiche Teile eingetreten, als aus jedem viele Gruppen von Ausführungsgängen hervorgehen, die sich mit den

übrigen, in großer Zahl vorhandenen Teilen des Geschlechtsapparates verbinden. Aber wie ESCHRICHT und nach ihm SOMMER u. LANDOIS u. a. festgestellt haben, decken sich diese Teile der Dotterstöcke nicht mit den Proglottiden, soweit solche vorhanden sind, sondern sind davon durchaus unabhängig.

Ganz analog den Dotterstöcken und Dottergängen verhalten sich, wie wir zuerst durch SOMMER u. LANDOIS für *Dibothriocephalus latus* erfahren haben und, wie es die Untersuchungen von KISSLING für *Schistocephalus*, von LÜHE für *Ancistrocephalus imbricatus* bestätigt haben, die Hoden und Vasa efferentia. Für *Bothriocephalus claviceps*, *Ptychobothrium belones*, *Dibothriocephalus dendriticus* und *hians* und alle drei *Abothrium*-Arten, *crassum*, *fragile* und *gadi*, sowie für *Fistulicola plicatus* konnte ich an den LÜHESCHEN Schnittpräparaten wenigstens feststellen, daß die Hodenbläschen auf den Proglottisgrenzen keine Unterbrechung erleiden. Wir finden also bei diesen Bothriocephaliden nicht so viele Hodenpaare wie Geschlechtsapparate oder Proglottiden, sondern ein einziges Hodenpaar, das bei vielfacher Ausbildung der übrigen Teile der Geschlechtsorgane in zahlreiche, den Proglottiden nicht entsprechende Bezirke geteilt ist.

Eines erklärenden Wortes bedarf es vielleicht in bezug auf den Sinn, indem ich die Ausdrücke ein Dotterstock und ein Hoden im obigen gebraucht habe. Ich bezeichne damit und zwar sowohl für die Trematoden als für die Cestoden die Gesamtheit der Dotterstocks- bzw. Hodenfollikel der einen Seite eines Individuums, bzw. im Falle einer streng gliedweisen Wiederholung der Geschlechtsorgane die einer Proglottis. Wenn ich dagegen z. B. einer *Hymenolepis*-Art drei Hoden zuschreibe, so geschieht dies nur im deskriptiven Sinne, indem damit genau genommen drei Hodenfollikel oder -Bläschen gemeint sind.

Was kann nun als die Ursache der Sonderung der Hoden und der Dotterstöcke in zahlreiche Bezirke angesehen werden? Ich glaube, es läßt sich leicht zeigen, daß dies nur die Ausbildung zahlreicher Uteri statt eines einzigen gewesen sein dürfte, und diese Vermehrung der Uteri ist wieder eine Tatsache, deren Zweckmäßigkeit und Notwendigkeit auf der Hand liegt. Das Längenwachstum der Dotterstöcke wie der Hoden muß von vornherein so vor sich gegangen sein, wie es die Wachstumsweise des Cestodenkörpers überhaupt bedingt, d. h. der hinterste Teil muß zuerst fertig und funktionsfähig gewesen sein und erst zuletzt der vorderste. Wenn aber die Produkte des Geschlechtsapparates, die der Uterus aufnahm, in einer

für das Tier vorteilhaften Weise verwendet werden sollten, so genügte nicht mehr eine einzige Ausführungsöffnung des Uterus, sondern dieser mußte auch seinerseits in Bezirke zerfallen, deren jeder seine besondere Öffnung erhielt. So wird zuerst der Uterus in eine große Anzahl von getrennten Uteri zerfallen sein, und diesen mußten die übrigen Geschlechtsorgane mit ihrer Teilung folgen, wenn diese Einrichtung ihren Zweck erfüllen sollte. Es ist nun auf den ersten Blick nicht einzusehen, warum wir niemals ebenso wie einen ununterbrochenen Dotterstock so auch einen einzigen, fortlaufenden, nur von Strecke zu Strecke seinen Eileiter zum Uterus entsendenden Eierstock finden. Meines Wissens ist bis jetzt kein einziger Cestode bekannt, der mit einem solchen versehen wäre, und das könnte gegen die ganze Auffassung zu sprechen scheinen. Ich glaube indessen, daß wir doch Grund haben, in der Beurteilung des Ovariums etwas vorsichtig zu sein.

Durch die Untersuchungen an Turbellarien ist es erwiesen, daß Ovarium und Dotterstock differenzierte Abschnitte eines und desselben Organs sind, indem sich in dem einen deutoplasmalose Eizellen ausgebildet haben, in dem andern deutoplasmahaltige Zellen, welche ihre Entwicklungsfähigkeit eingebüßt haben. Man ist nun wohl im allgemeinen geneigt, in dem Ovarium das ursprüngliche Organ, in dem Dotterstock einen abgelösten rudimentär gewordenen Teil desselben zu erblicken. Nun scheint mir aber, die Tatsache, daß der Dotterstock bei den Turbellarien kaum je seine Paarigkeit aufgegeben hat, während das Ovarium bei vielen der mit einem sog. Keimstock versehenen Rhabdocölen unpaarig ist, gibt uns zu denken. Ich bin der Ansicht, daß sie uns in dem »Keimstock« einen abgetrennten Teil des ursprünglichen Ovariums erblicken läßt, dessen paariger Hauptteil, wenn auch als ein Organ von untergeordneter physiologischer Bedeutung, in den Dotterstöcken fortbesteht. Der »Keimstock« ist, je nach dem Bedarf, in einigen Fällen paarig, in der Mehrzahl aber unpaarig ausgebildet worden. Das letztere ist auch bei den Distomeen die fast ausnahmslose Regel und meines Erachtens auch bei den Cestoden, denn ich kann gegenüber den bestimmten Angaben von PINTNER u. a., die ich, soweit meine eignen Erfahrungen reichen, im besondern für Bothriocephaliden bestätigen kann, die Argumente, die BRAUN (in: BRONN S. 1418—1419) für die paarige Natur des »Keimstockes« der Cestoden beibringt, nicht als stichhaltig anerkennen. Wenn aber ein Ovarium nur, so weit das Bedürfnis reichte, sich von dem als Dotterstock fortbestehenden

Stammteil des Organs abzweigte, so ist es auch zu begreifen, daß bei den niedersten Cestoden in jedem Bezirk des Dotterstockes in Verbindung mit jedem Uterus sich ein »Keimstock« ausgebildet hat und damit der Anfang zu einer Wiederholung der Geschlechtsorgane gemacht ist. Die weitere Konsequenz war, nachdem so für die Füllung jedes Teiluterus mit Eiern und Dotterzellen gesorgt war, die Ausbildung auch je eines Cirrus, insofern dieser immer in unmittelbarer Nachbarschaft der Vagina auftritt — selbst wo, wie in gewissen Bothriocephaliden-Gruppen (z. B. *Amphitretus*) diese auf einer andern Körperseite gelegen sind als die Uterusmündungen —, durch diese aber dem Uterus Sperma zur Befruchtung der in ihm enthaltenen Eizellen nur zugeführt werden kann, wenn in jeden eine Vagina einmündet. Daß die Fähigkeit zur Vermehrung der Cirri innerhalb der Platoden gegeben war, zeigen uns die Beobachtungen von LANG an Polycladen, namentlich für *Anonymus*, und von BERGENDAL für *Cryptocelides* und *Polyposthia*.

Auf diesen unter den gegenwärtig vorliegenden Beobachtungen den Ausgangspunkt für die Beurteilung des Geschlechtsapparates bildenden Zustand folgt nun der Zerfall auch der Dotterstöcke und der Hoden entsprechend der Wiederholung der übrigen Teile, was insofern als eine weitere Vervollkommnung — abgesehen von der übrigen Abgrenzung der Proglottiden — gelten kann, als die Erhaltung der Kontinuität der beiderseitigen Dotterstöcke und Hoden für das Funktionieren der Geschlechtsapparate seine Bedeutung verliert. Auf die weitere Ausbildung derselben innerhalb der übrigen Bandwurmfamilien ist nicht viel Gewicht zu legen. Der Ausfall einer Uterusöffnung bei den Täniiden kann unter allen Umständen nur als eine sekundäre Erscheinung, durch den Verlust der ursprünglichen Mündung hervorgerufen, angesehen werden. Nicht viel Wert möchte ich darauf legen, ob, wie BRAUN (in: BRONN) nachzuweisen sucht, der Dotterstock der Täniiden wirklich ein ursprünglich paariges Organ ist. Manche der von ihm als Zwischenstadien gedeuteten Zustände bei *Callobothrium* usw. mögen so zu beurteilen sein. Ich glaube aber, daß BRAUN entschieden zu weit geht, wenn er bei allen Täniiden einen wesentlich paarigen Dotterstock annimmt. Bei *Moniezia*, *Dipylidium* usw. kann davon unter keinen Umständen die Rede sein — ich komme in einem andern Zusammenhang gleich darauf zurück —, wie mir scheint, in manchen andern Fällen auch nicht; ich will aber hier nicht näher darauf eingehen. Selbst die Hoden, die unzweifelhaft nicht nur bei den Bothriocephaliden usw.,

sondern auch noch bei vielen Täniiden deutlich paarig sind, dürften bei manchen andern sicher nur unpaarig zur Ausbildung kommen; wenigstens spricht die Dreizahl bei *Hymenolepis* und das Verhalten bei *Anoplocephala* usw. durchaus dafür, daß bei solchen kurzgliedrigen Täniiden die Hoden der einen Seite zum Wegfall gekommen sind.

Soweit können wir von den niedersten Cestoden an von dem Gesichtspunkt der Steigerung der Leistungsfähigkeit aus die Geschlechtsorgane gut verfolgen. Wir finden aber diesem Bedürfnis noch in einer andern und zwar sehr ungewöhnlichen Weise genügt, welche meines Erachtens für die Lehre von der Individualität der Proglottiden beträchtliche Schwierigkeiten schafft, während sie uns bei unsrer Betrachtungsweise nur als eine konsequente Weiterführung des bisher verfolgten Prinzips erscheint. Ich meine die Verdopplung der Geschlechtsorgane im Innern einer Proglottis. Es ist zunächst von Wichtigkeit, daß dieselbe sowohl bei den niederen Cestoden, den Bothriocephaliden, als auch bei den höchsten, den Täniiden, vorkommt, ein Zeichen, daß wir es darin mit einer biologischen Anpassungserscheinung, nicht aber mit einer Tatsache von morphologischer Tragweite zu tun haben. Man darf die Duplicität unter keinen Umständen als eine Rückkehr zu ursprünglicher Paarigkeit ansehen, vielmehr kommt sie allgemein dadurch zustande, daß sich in einer Proglottis statt des ursprünglich vorhandenen einen zwittrigen Geschlechtsapparates deren zwei ausbilden. Die Gestaltung des doppelten Apparates ist erheblich verschieden bei Bothriocephaliden und Täniiden. Unter den ersteren zeigen sie uns regelmäßig die Gattungen *Amphitretus* und *Diplogonoporus* Lönnerberg. Verdoppelt sind bei diesen Ovarium, Uterus, Cirrus mit Vas deferens und Vagina, während die Dotterstöcke ihre ursprüngliche Anordnung bewahren, d. h. alle bei den übrigen Bothriocephaliden unpaarigen Teile, wohingegen die paarigen an der Vervielfachung nicht teilnehmen. Sehr lehrreich ist nun die Unsicherheit der Begrenzung von *Diplogonoporus* (= *Krabbea* R. Blanch.). BLANCHARD zählt dazu u. a. *Bothriocephalus variabilis* Krabbe, während LÜHE, der ein von dem Autor der Art selbst an KURIMOTO geschicktes Exemplar untersucht hat, dessen Geschlechtsapparate vollständig mit denen der Gattung *Dibothriocephalus* übereinstimmend, d. h. einfach, gefunden hat. Hätte LÜHE statt dieser ja anscheinend viel zuverlässigeren Nachprüfung eines Originalexemplars die Literatur zu Rate gezogen, so würde er in KRABBES Aufsatz über *Diplocotyle olriki* die Tatsache erwähnt gefunden haben, daß

bei *Bothriocephalus variabilis* Körperstrecken vorkommen — wahrscheinlich gilt dies, wie LÜHES Beobachtungen zeigen, auch von ganzen Tieren —, in denen die Geschlechtsapparate einfach sind, nach denen das Tier also zu *Dibothriocephalus* gehören würde, andre aber, in denen die Geschlechtsapparate in der für die Gattung *Diplogonoporus* charakteristischen Weise verdoppelt sind. Könnte man noch zweifelhaft sein, daß es sich hier nicht um eine Rückkehr zu ursprünglicher Paarigkeit, sondern um eine sekundäre Vervielfachung handelt, so würde man sofort eines Besseren belehrt durch die weitere Beobachtung KRABBE'S, daß in einzelnen Gliedern der zuletzt erwähnten Körperstrecke nicht nur zwei, sondern sogar drei Geschlechtsapparate nebeneinander liegen (Taf. III, Fig. 9). Und die gleiche Tatsache beschreibt KRABBE von *Bothriocephalus fasciatus* (Fig. 8), einer Art, die normalerweise verdoppelte Geschlechtsorgane hat und danach zur Gattung *Diplogonoporus* gestellt wird. Es sei ferner der Tatsache gedacht, daß auch bei *Dibothriocephalus latus*, *Bothridium pythonis* (= *Solenophorus megacephalus*) einzelne Glieder mit verdoppelten Geschlechtsorganen vorkommen. Auf diese Abnormitäten, so wichtig sie für die Auffassung der Duplicität bei den Bothriocephaliden sind, gehe ich nicht näher ein, weil von anderer Seite demnächst eingehende Untersuchungen darüber publiziert werden sollen.

Erheblich anders verhält sich die Verdopplung des Geschlechtsapparates bei den Täniiden, wo sie, wie bekannt, in einer Reihe von Gattungen auftritt, die sonst sehr scharf unterschieden sind (*Moniexia*, *Dipylidium*, *Ctenotaenia*, *Cotugnia*, *Panceria*, *Diploposthe*, *Amabilia* usw.). Von der Verdopplung unberührt bleibt hier immer der Uterus, bei den zwei letzten Gattungen auch die weiblichen Geschlechtsdrüsen, dagegen sind bei den übrigen verdoppelt Ovarium, Dotterstock, Vagina, Cirrus mit Vas deferens und möglicherweise auch der Hoden. Die Entscheidung über letzteren Teil ist deswegen nicht mit Sicherheit zu treffen, weil man nicht feststellen kann, ob die Ausgangsformen dieser mit doppelten Geschlechtsorganen ausgestatteten Gattungen unpaarige oder paarige Hoden besessen haben. Immerhin ist es nicht unwahrscheinlich, daß die Hoden ihren ursprünglichen Charakter bewahrt haben und nur eine Verdopplung der ausführenden Teile eingetreten ist. Für ganz sicher muß ich dies in bezug auf das Ovarium und den Dotterstock halten. Aus eigener Erfahrung kenne ich *Moniexia* und *Dipylidium*, und von diesen kann ich angeben, daß auf jeder Seite des Gliedes zuerst eine kranzförmige Anlage auftritt; der hintere mittlere Teil dieser wird zum Dotterstock,

der größere Rest zum Eierstock. Es erweist sich hier also ganz deutlich noch, daß beide ursprünglich Teile eines und desselben Organs sind. Von einer Paarigkeit dieses Dotterstockes kann ebenso wenig wie von solcher des Ovariums die Rede sein. Was nun den Uterus anbetrifft, so müßte man nach der Darstellung, die STILES u. HASSALL geben, annehmen, daß dieser bei *Moniexia* paarig angelegt sei und es erst nachträglich zu einer Verschmelzung komme. Das beruht indessen auf einer unvollständigen Beobachtung des Uterus durch die amerikanischen Autoren. Derselbe ist vielmehr in jeder Proglottis von Anfang an ein einziger, und zwar ein feines Netzwerk von Kanälen, das überall gleichmäßig ausgebildet ist, sich dann aber von den doppelten, rechts und links gelegenen Ovarien und Dotterstöcken aus zuerst füllt. Dadurch werden die seiflichen Teile natürlich früher sichtbar, und dies hat den Irrtum von STILES u. HASSALL hervorgerufen. Es gibt danach wohl keinen Fall, wo daran gezweifelt werden kann, daß bei Täniiden der Uterus unpaarig bleibt.

Nach alledem komme ich zu dem Ergebnis, daß es sich bei den Cestoden um Einrichtungen handelt, die einer außerordentlichen Erhöhung der Vernichtungsziffer dienen. Ihren Ausgangspunkt bildet ein starkes Längswachstum, das gegen das Kopfende zu gerichtet ist und hier so lange fortgeht, wie das Leben des Tieres dauert. LANG äußert an verschiedenen Stellen (Lehrbuch der vergleichenden Anatomie; neuerdings in der »Trophocöltheorie«) die Ansicht, es ließe sich für die Bandwürmer in ausgezeichneter Weise eine vorbereitende Regeneration der bei der Proglottidenabstoßung verloren gehenden Körperteile erkennen. Ich glaube, daß zu einer solchen Annahme, wie wir sie nur in Fällen von vegetativer Vermehrung durch Querteilungen, z. B. bei *Microstomum* und bei der Strobilabildung der Acalephen, antreffen, bei den Cestoden gar kein Grund vorliegt. Das Längswachstum hat vielmehr zuerst eine Bildung von hintereinander gelegenen Bezirken und in Zusammenhang damit eine streckenweise Unterbrechung des Uterus und wieder im Anschluß daran eine Vielfachung der Ovarien und der Copulationsvorrichtungen (Cirrus mit Vas deferens und Vagina) zur Folge. Darauf folgt dann weiter eine Zerlegung des ganzen, die Länge des Körpers durchziehenden Geschlechtsapparates in zahlreiche einzelne, ganz voneinander getrennte Geschlechtsapparate, und daß sich schließlich auch diese in einem von Anfang an gesonderten Auftreten der Anlagen zeigt, ist nur eine

natürliche Folgeerscheinung, die der Annahme einer Regeneration nicht zu ihrer Erklärung bedarf.

Wir kommen zuletzt zu der Frage, welches Verhältnis zwischen der Bildung der Proglottiden und zahlreicher Geschlechtsorgane besteht. Gewisse Beobachtungen könnten uns zu der Ansicht führen, daß die Proglottidenbildung derjenigen der vielfachen Geschlechtsorgane folge, eine Anpassung des Körpers an diese und an die Abstoßung wäre. Das ist ja die Auffassung, die immer von denen vertreten worden ist, die der Ansicht sind, daß das Vorkommen von Cestoden mit ungegliedertem Körper und gegliederten Geschlechtsorganen, wie z. B. *Ligula* (s. unten), ein Hauptargument für die Individualität des Bandwurmkörpers sei. Hier sei noch keine Proglottidenbildung aufgetreten, obgleich bereits eine Vervielfältigung der Geschlechtsapparate erfolgt sei. Dadurch nun, daß sich zwischen je zwei Geschlechtsapparaten, von denen die hintersten zur Abstoßung bestimmt seien, Furchen ausbildeten, entstehe auch die Gliederung des Körpers. Nun wissen wir aber durch die Untersuchungen von LÜHE (Die Gliederung von *Ligula*, in: Centralbl. Bakter. Bd. XXIII, 1898, Abt. 1, S. 280), daß die Annahme, *Ligula* sei ungegliedert, unrichtig ist. Dieser weist vielmehr nach, daß *Ligula* im geschlechtlichen Zustand, wie sie sich in ihren definitiven Wirten (Wasservögeln) findet, immer einen Körper besitzt, dessen vorderer Abschnitt deutlich und sehr charakteristisch gegliedert ist, während der hintere Abschnitt nur eine unregelmäßige Querringelung aufweist. LÜHE ist allerdings der Meinung, daß die von ihm beobachteten Glieder keine Proglottiden seien, weil sie in ganz offener Weise der Wiederholung der Geschlechtsapparate nicht entsprechen. Das aber, was er uns über die Anordnung der Längsmuskulatur und ihre Beziehungen zu den Hinterrändern der vorhandenen Glieder mitteilt, entspricht so vollkommen dem, was wir durch ihn selbst von den echten Proglottiden anderer Cestoden wissen, daß sein Widerspruch gegen die Deutung der *Ligula*-Glieder als Proglottiden sich nur aus dem Bestehen der vorgefaßten Meinung erklären läßt, daß jeder Proglottis ein Geschlechtsapparat entsprechen müsse. Ich muß dies durchaus für einen Irrtum halten. Es gibt ja unzweifelhaft ungegliederte Cestoden mit gegliedertem Geschlechtsapparat. Ich erinnere nur an *Bothrimonus olriki* (Krabbe). Ferner aber geht aus den Beobachtungen von BARTELS hervor, daß bei *T. crassicollis* Proglottiden mit vollkommen charakteristisch ausgebildeter Längsmuskulatur vorhanden sind — bei dem durch seinen langen gegliederten Körper in so auf-

fallender Weise ausgezeichneten *Cysticercus fasciolaris* —, ehe sich auch nur eine Spur von Geschlechtsorganen findet. Und BARTELS hat den sichern Nachweis geführt, daß diese Proglottiden des *Cysticercus* nicht, wie LEUCKART behauptete, bei der Umwandlung in den fertigen Bandwurm zugrunde gehen und durch neue, Geschlechtsorgane enthaltende, ersetzt werden, sondern daß die letzteren in den vorhandenen Proglottiden entstehen. Es kann also in diesem Falle nicht die Rede davon sein, daß die Proglottiden, die vielmehr schon früher da sind, durch die Bildung der Geschlechtsorgane hervorgehoben werden.

Ich komme durch diese Tatsachen zu dem Schluß, daß Proglottidenbildung und Gliederung des Geschlechtsapparates zwei ursprünglich voneinander unabhängige Dinge sind<sup>1</sup>, die erst bei den höheren Cestoden — und hier ist ein gewisser Zusammenhang mit der Abstoßung der reifen Proglottiden nicht unwahrscheinlich — zusammenfallen. Das hat allerdings zur Voraussetzung, daß die Proglottiden noch eine andre Funktion haben, als die Geschlechtsorgane zu beherbergen und eventuell bei der Ablösung eine Rolle zu spielen. Ich glaube auch, es kann gar keinem Zweifel unterliegen, daß dies der Fall ist, nämlich daß die freien hinteren Proglottidenränder einer lokomotorischen Aufgabe dienen<sup>2</sup>. Obwohl der Bandwurm durch den Scolex an der Darmwand angeheftet ist, darf man ihn doch nicht als ein unbewegliches Tier ansehen. Nicht nur, daß seine Längs- und Quermuskeln sich kontrahieren und dadurch allerlei Gestalt- und Größenveränderungen des Tieres herbeiführen, auch ihre mit einer besonderen Muskulatur ausgestatteten, frei über die Körperoberfläche hinausragenden Hinterabschnitte — und ihre Existenz macht im wesentlichen eine Proglottis aus — sind in beständiger Bewegung, und ihnen fällt wohl sicher die Aufgabe zu, den Speisebrei, in dem der Bandwurm lebt und von dem er zehrt, fortzutreiben und dadurch immer neue Teile desselben mit der resorbierenden Oberfläche des Parasiten in Berührung zu bringen. Diesem Zweck kann selbst eine unvollständige Proglottidenbildung wie bei *Ligula* und gewissen Bothriocephaliden, für die eine solche angegeben wird, genügen. Daß wir gerade bei gewissen der niedersten Cesto-

<sup>1</sup> Die gleiche Ansicht vertritt auch ARIOLA in seinem Aufsatz: Sono i Cestodi polizoici, in: Boll. Mus. Zool. Anat. comp. Genova, 1902. No. 120. Er vermutet, daß die Hinterränder der Proglottiden, die er nicht unzutreffend als kleine Hernien charakterisiert, vorzugsweise eine nutritorische Funktion haben.

<sup>2</sup> Vgl. vorige Anmerkung.

den solche unvollständige und unregelmäßige, d. h. den Grenzen der Geschlechtsorgane nicht entsprechende Proglottidenbildung, bisweilen sogar mit einer Gliederung, die reicher ist als die des Geschlechtsapparates (s. KRABBE, 1873), antreffen, scheint mir nur aus dem Gesichtspunkte verständlich zu sein, daß wir es hier erst mit der Entstehung der lokomotorischen Proglottiden zu tun haben, die noch außer jedem Zusammenhang mit der Anordnung des Geschlechtsapparates stehen. Andererseits soll nicht verkannt werden, daß wiederum die Ablösung der Proglottiden und die Tätigkeit, die deren Muskulatur bei der freien Lokomotion ausübt, zurückgewirkt haben kann auf die Ausbildung des Bewegungsapparates der Proglottiden. Es ist ja lange bekannt, daß die Beweglichkeit und die Lebensdauer der abgelösten Proglottiden eine sehr beträchtliche sein kann. Hat man doch nicht nur freie Proglottiden außerhalb ihres Wirtes frei im Wasser lebend gefunden, sondern die sichere, oftmals bestätigte und nie bestrittene Beobachtung gemacht, daß bei gewissen Cestoden (*Callibothrien* usw.) die Proglottiden erst nach ihrer Ablösung ihre volle Entwicklung und geschlechtliche Reife erlangen<sup>1</sup>, so daß man von einigen solchen Proglottiden den zu ihnen gehörigen gegliederten Bandwurm erst nach vieler Mühe (*Triloculina-Urogonoporus*) oder bis jetzt noch gar nicht (*Wageneria*) hat auffinden können. Diese Beobachtung bildet bis in die neueste Zeit den Hauptstützpunkt für die Lehre von der Individualität der Proglottis, weil es angeblich nicht denkbar sein soll, daß ein Stück eines Tieres nach seiner Abtrennung vom Körper in solchem Grade fortleben und sich weiterentwickeln könne, wie man es hier beobachtet. Meines Erachtens sind alle übrigen Argumente für die Stocknatur des Bandwurms hinfällig. Ist dieses eine ausreichend, um diese Lehre trotz aller ihr entgegenstehenden Bedenken und trotz des befriedigenden Verständnisses, zu dem wir bei der entgegengesetzten Auffassung gelangen, aufrecht erhalten zu müssen? Ich kann das nicht einsehen. An vollständig analogen Tatsachen, auf die man sich berufen könnte, fehlt es allerdings im übrigen Tierreich, so weit ich sehe. Es wird nicht als ausreichend erachtet werden, sich auf die Comatuliden zu berufen, die sich im

<sup>1</sup> Sowohl der von ARIOLA zitierte Satz von DELAGE, Le proglottis se détache parce qu'il est une partie morte ou mourante (aus: Rev. sc. [4] Bd. V. S. 647), als auch die Behauptung ARIOLAS (l. c., S. 6, Anm. 2), es stehe in Widerspruch mit den Tatsachen, wenn von PERRIER geschrieben werde, abgestoßene Proglottiden peuvent encore se nourrir et grandissent même parfois d'une façon considérable, sind unzweifelhaft unzutreffend.

Pentacrinus-Stadium, während sie noch ganz klein, unvollkommen entwickelt und von geschlechtlicher Reife weit entfernt sind, von ihrem Stiel ablösen, weil man es vorziehen wird, in diesem Falle von der Abstoßung, nicht des Körpers vom Stiel, sondern des unnötig gewordenen Stiels vom Körper zu reden. Am weitesten dürfte noch die Analogie gewisser Fälle von Epitokie bei den Chätopoden gehen. Dem Hinweis auf die Gattung *Autolytus* steht die Tatsache entgegen, daß das geschlechtsreife Individuum seine Entstehung einem Prozeß verdankt, der mit der Abstoßung einer Proglottis gerade nach meiner Auffassung der Cestodenorganisation nicht zu vergleichen ist, nämlich einer Querteilung mit darauf folgender Regeneration. Anders scheint die Sache bei *Eunice viridis* zu stehen, wo der epitoke »Palolowurm« keine Regeneration zu erfahren scheint. Unsre Kenntnis von der Lebensgeschichte dieses Tieres ist aber trotz aller Aufklärungen, die uns die neuere Zeit darüber gebracht hat, noch zu unvollständig, daß wir darüber zu einer sicheren Ansicht kommen könnten. Soweit sie reicht, stehen aber die Tatsachen nicht mit der Annahme in Widerspruch, daß der Palolowurm der die reifen Geschlechtsorgane enthaltende Hinterabschnitt einer *Eunice* ist, der unabhängig von dem Kopf und geschlechtslosen Vorderkörper ein selbständiges Dasein fortführt, vergleichbar der geschlechtsreifen Proglottis eines Callibothriiden.

Zugegeben aber, daß auch diese Analogien unvollständig sind, kann ich doch das Verhalten der freien Proglottiden der Hai- und Fisch-Cestoden nicht als einen ausreichenden Grund betrachten, um den Proglottiden den Charakter eines Individuums zuzuschreiben. Es unterliegt ja gar keinem Zweifel, daß den Proglottiden der Cestoden überhaupt die Fähigkeit zukommt, sich unabhängig von dem Fortbestehen des Kopfes zu erhalten, fortzuleben und weiter zu entwickeln. Ich brauche mich dafür nur auf die zahlreichen Beobachtungen über scolexlose Bandwürmer und solche mit einem der merkwürdigen als *Pseudoscolex* bezeichneten Ersatzgebilde am vorderen Körperende zu berufen. Alle Kenner von Cestoden und im besondern die Beobachter dieser *Pseudoscolec*es sind darin einig, daß wir es in diesen nicht mit einem Scolex zu tun haben, sondern mit einem von einem solchen sehr verschiedenen, meist ganz anders gearteten Produkt einer auffallend regen Wucherungsfähigkeit einer bald geringeren, bald größeren Zahl von Proglottiden, die in manchen Fällen eintritt, wenn der Scolex verloren gegangen ist, nach einigen Beobachtungen von WOLFFHÜGEL (Beitrag zur Kenntnis der Vogel-

helminthen. Phil. Diss. Basel, 1900) aber dies nicht immer zur Voraussetzung hat: er bildet (Taf. I, Fig. 3—10 und 16) zwei Pseudoscoleces von *Fimbriaria fasciolaris* mit einem wohl ausgebildeten, normalen Scolex ab.

Ist die von mir vertretene Ansicht von der Natur des Geschlechtsapparates bei den Bothriocephaliden richtig, so wird, wie beiläufig bemerkt sein mag, auch die Vorstellung von dessen Reduktion zu der einfachen, gänzlich ungegliederten Form wie bei *Caryophyllaeus* auch keine erheblichen Schwierigkeiten machen. Wenn die ganze Mannigfaltigkeit derselben in letzter Linie auf das Längswachstum zurückgeführt wird, so ergibt sich ein Zustand wie bei *Caryophyllaeus* durch eine bloße Beschränkung auf ein so gering bleibendes Maß, daß damit auch die Teilung in mehrere hintereinander gelegene und zeitlich nacheinander funktionierende Abschnitte ausgefallen ist.

Zum Schluß möchte ich noch einer Erscheinung allgemeinerer Natur gedenken, die mir aber für die Frage nach der Monozootie oder Polyozootie der Bandwürmer von hoher Bedeutung zu sein scheint. Nach allen unsern Erfahrungen kommt sämtlichen Metazoen, welche sich auf vegetativem Wege, sei es durch Knospung, sei es durch Teilung, vermehren und durch unvollständige Trennung Stücke bilden, ein sehr hochgradiges Regenerationsvermögen zu. Ich brauche nur die Hydrozoen, die Turbellarien, die Anneliden zu nennen und daran zu erinnern, daß man ja die eine Tatsache vielfach mit der andern in ursächlichen Zusammenhang zu setzen versucht hat, was natürlich zur Voraussetzung hat, daß das Zusammentreffen beider eine sehr weite Verbreitung hat, ich glaube sogar sagen zu dürfen, keine Ausnahme erleidet, abgesehen vielleicht von den Thaliaceen, deren vegetative Vermehrung ja auch tatsächlich als eine eigenartige Erscheinung angesehen worden ist (BROOKS). Bei den Vorgängen der Regeneration spielt eine besondere Rolle die nicht mit Unrecht mit einem eignen Namen belegte Erscheinung der Formregulation.

Nun müssen wir feststellen, daß bei den Cestoden weder Formregulation noch Regeneration je zu beobachten ist, sondern weiter nichts als ein Wachstum der vorhandenen Teile. Man liest zwar häufig genug, daß ein nach einer Abtreibung der Proglottidenkette im Darm zurückgebliebener Scolex imstande sei, die ganze Kette zu regenerieren. Eine nähere Betrachtung lehrt uns indessen, daß in dem Sinne, in welchem wir das Wort Regeneration sonst gebrauchen, hier von einer solchen nicht die Rede sein kann.

Es kann sich in solchen Fällen nur um eine Fortsetzung des mit der Bildung neuer Proglottiden verbundenen Wachstums des auf den Scolex unmittelbar folgenden Körperabschnittes handeln. Wäre der Bandwurm nicht abgetrieben worden, so würden seine Proglottiden trotzdem nacheinander abgestoßen worden sein, und nach einiger Zeit würden die gleichen nachgewachsenen Proglottiden den Körper des Tieres gebildet haben, welche vermeintlich durch Regeneration erzeugt sein sollten. Wir haben nicht einmal einen Grund anzunehmen, daß der Wachstumsprozeß durch den Eingriff der Abtreibung beschleunigt worden ist. Solange der Scolex im Darm seine geeigneten Lebensbedingungen findet, bilden sich eben in seiner Verlängerung fortgesetzt die neuen Proglottiden, welche bei den bekannten Täniiden des Menschen als lange Ketten in Zusammenhang bleiben, in andern Fällen, z. B. bei der kleinen *Taenia echinococcus*, sich einzeln auflösen, sobald sie »reif« sind.

Von diesem fälschlich als Regeneration bezeichneten fortgesetzten Wachstum abgesehen, kommt aber den Cestoden das Vermögen zu solcher nicht zu. Man kennt von den Bandwürmern zahlreiche verletzte Exemplare, und es läßt sich nicht ein einziger Fall nachweisen, in welchem solche Verletzungen anders als durch eine bloße Verheilung, Vernarbung der Wunden repariert worden wären; niemals beobachtet man eine Regeneration der beschädigten Teile. Ich weise z. B. auf die oft beschriebenen »gefensterten« Bandwürmer hin, deren Entstehung — soweit es sich nicht um einen Ausfall der Geschlechtsorgane handelt — nicht anders zu erklären ist als durch die Annahme einer wohl oftmals auf früherer Entwicklungsstufe der Proglottiden eingetretenen Durchbrechung ihres Körpers. Nichts weist darauf hin, daß jemals auch nur die getrennten Ränder wieder miteinander verwachsen könnten, und ebensowenig, daß die durch die Verletzung zerrissenen und unvollständig gewordenen Organe, z. B. die Geschlechtsorgane, sich wieder ergänzten; sie können wachsen, ja erheblich größer werden, aber sie bleiben so unvollständig, wie sie es durch die Verletzung geworden sind.

Dasselbe zeigt sich bei der Einreißung der hinteren Proglottiden, die eine Gabelung der Kette zur Folge hat. Einen solchen Fall hat z. B. LÖNNBERG von *Diplogonoporus balaenopterae* (in: Svensk. Vet.-Akad. Handl. Bd. XXIV. 1891—92, Nr. 16, S. 5) eingehend beschrieben. Die Gattung ist durch den Besitz doppelter Geschlechtsorgane in jeder Proglottis ausgezeichnet. Die beiden 70 und 90 cm langen Äste der Gabel sind verschieden breit; die Verletzung ist also

nicht in der Mitte eingetreten, so die beiden Geschlechtsorgane jedes Gliedes voneinander trennend, sondern weiter nach einer Seite und hat so die Geschlechtsorgane dieser zerrissen. Dem entspricht auch das Verhalten dieser Organe in den beiden Schenkeln vollständig. Der schmälere und kurze Schenkel endigt mit einer sterilen Partie von 10 cm Länge. In der voraufgehenden Strecke von 33 cm Länge »kann man die von Eiern erfüllten Uteri als eine Reihe schwarzer Flecken sehen. Diese Fleckenreihe liegt aber nicht in der Mitte des Strobilarandes, sondern dem . . . ursprünglich medianen desselben sehr viel näher. Die Geschlechtsöffnungen haben eine völlig entsprechende Lage und sind also auch sie zu einer Seite geschoben, manchmal so weit, daß sie randständig werden. Dies ist der Fall bei den vordersten von den eiertragenden Proglottiden, wo sie am medianen freien Rande gelegen sind«. Die Proglottiden des längeren und breiteren Schenkels »besitzen bald zwei Gruppen von Geschlechtsorganen, bald nur eine. . . Finden sich zwei . . ., so liegen sie doch nicht wie in einer normalen Strobila von je ihrem Körperande gleich entfernt, sondern der medianen Kante sehr viel näher. Die medianen Organgruppen sind auch schwächer entwickelt. . . Es sind auch die medianen Geschlechtsorgane, die aufhören und fehlen in solchen Strecken, wo man nur eine Reihe von Geschlechtsorganen trifft. Da ist auch die Strobila bedeutend schmaler«. Aus diesen Befunden geht ganz klar hervor, daß die beiden Schenkel ihre Entstehung nicht zwei Knospen verdanken, welche von dem letzten normalen Gliede ausgegangen sind, sondern daß wir die Folgen einer Verletzung, nämlich einer unsymmetrischen Zerreiung in der Längsrichtung, vor uns haben, die möglicherweise ursprünglich eine »Fenestration« dargestellt hat, wie sie LÖNNBERG an einer andern Stelle desselben Individuums vorfand, bis die hinter ihr gelegenen Glieder abgestoen worden sind.

Auf eine derartige Fensterbildung möchte ich auch den von FR. AHLBORN in: Verh. naturw. Ver. Hamburg (3) Bd. I. 1894 S. 37—43 beschriebenen Fall eines »verzweigten Bandwurms (*Taenia saginata*)« zurückführen, und vermutlich liegt es ebenso mit den nicht genau geschilderten Beobachtungen von MONIEZ und LEUCKART (siehe LEUCKART, Die Parasiten, 2. Aufl. Bd. I. S. 573).

Eine bei gewissen Cestoden besonders häufig vorkommende Form der Verletzung scheint der Verlust des Scolex zu sein. Es ist nicht zu bezweifeln, daß die Fähigkeit der Regeneration dieses Körperteils, so wichtig er auch für das Leben des Bandwurms ist, diesem niemals

zukommt. Was ein so kopflos gewordener Bandwurm sich unter Umständen neu bilden kann, ist ein neuer Haftapparat, aber dieser ist niemals von der Organisation eines Scolex, sondern erscheint als der vorhin bereits erwähnte Pseudoscolex, ein Gebilde von der mannigfaltigsten Gestalt und Ausdehnung, an dessen Bildung mehr oder weniger zahlreiche Proglottiden beteiligt sind. Ich verweise hinsichtlich der Einzelheiten auf BRAUNS die Ergebnisse zu den verschiedenen Beobachtungen zusammenfassenden Bericht (in: BRONN, S. 1184—1190) und auf den später erschienenen »Beitrag zur Kenntnis der Vogelhelminthen« von WOLFFHÜGEL (Phil. Dissertation Basel 1890), wo der Pseudoscolex von *Fimbriaria fasciolaris* eingehend behandelt ist.

Was die Ursache des bei gewissen Cestoden so außerordentlich häufigen, ihn als eine möglicherweise normal eintretende Erscheinung charakterisierenden Verlustes des Scolex ist — dem sich vielleicht bei der von BOAS als *Triplotaenia mirabilis* beschriebenen *Anoplocephala* (in: Zool. Jahrb. Bd. XVII, Syst.) die Zerreißung und das Auswachsen in zwei lange Schenkel anschließt — wissen wir nicht. Tatsache aber ist, daß in allen diesen Fällen das in den Bereich der Knospungszone fallende Bildungsmaterial durch die Verletzung sozusagen ein für allemal in Unordnung gerät, zwar sich weiter entwickelt und die Teile bildet, für die es bestimmt ist, aber nicht in normaler Weise, weil eben den Bandwürmern das allen zur Knospung befähigten Tieren eigne Vermögen der Formregulation völlig abgeht.

Es liegt nicht in meiner Absicht, das Thema hier vollständig zu erschöpfen und alle Tatsachen zu behandeln, welche aus diesem Gesichtspunkte ihre Erklärung finden. Namentlich will ich auf die möglicherweise aus sogenannten inneren Ursachen eintretenden, d. h. nicht durch Verletzungen hervorgerufenen Störungen in der Entwicklung nicht näher eingehen, aus denen sich wohl die so verbreiteten Anomalien in der Bildung der Proglottiden und ihrer Teile erklären, sondern will nähere Mitteilungen einer andern, sich voraussichtlich bald bietenden Gelegenheit vorbehalten. Es sei nur erwähnt, daß sich auch in diesen Dingen der vollständige Mangel des Formregulations-Vermögens kund tut: Anomalien, welche einmal in der Nachwachszone hinter dem Scolex aufgetreten sind, bestehen bis ans Ende der Kette fort, ohne daß der Bandwurm je die Möglichkeit hätte sie auszugleichen, obwohl die Anfangs kleinen Teile bis zu voller Größe heranwachsen.

---

# Die Oligochäten Deutsch-Ostafrikas.

Von

**W. Michaelsen**

(Hamburg).

---

Mit Tafel XIX—XX und 1 Figur im Text.

---

Die vorliegende, Herrn Geheimrat Prof. E. EHLERS gewidmete Abhandlung schließt sich eng an meine 1903 veröffentlichte Arbeit über die Oligochäten Nordost-Afrikas<sup>1</sup> an. Wie in dieser die Oligochäten Schoas, der Gallaländer und angrenzender kleiner Gebiete zusammengestellt und auf ihre faunistischen Beziehungen geprüft worden sind, so sollen hier die Oligochäten Deutsch-Ostafrikas einer zusammenfassenden Behandlung unterzogen werden. Während jene ältere Abhandlung fast ausschließlich mit neuem Material zu tun hatte — es waren vor ihrem Erscheinen nur 2, nach ihrem Erscheinen 47 Arten aus dem betreffenden Gebiet bekannt —, ist bei der folgenden tiergeographischen Studie ein umfangreiches älteres Material zu berücksichtigen, das zu verschiedenen Zeiten meist von Herrn Geheimrat Dr. F. STUHLMANN gesammelt und von mir in verschiedenen Schriften (siehe das Literaturverzeichnis) veröffentlicht worden ist. Einem von mir geäußerten Wunsche entsprechend, haben neuerdings auch andre Herren, die Herren Dr. A. BORGERT, Dr. EICHELBAUM, Bezirksamtman EWERBECK und WÖLKE, sowie Prof. Dr. ZIMMERMANN, in Deutsch-Ostafrika Oligochäten gesammelt. Ich sage diesen Herren, sowie Herrn Geheimrat STUHLMANN, der meinen Wunsch in weiterem Kreise bekannt gemacht hat, auch an dieser Stelle herzlichen Dank. Außer diesem jetzt dem Hamburger Naturhistorischen Museum gehörenden Material konnte ich jüngst auch einzelne

---

<sup>1</sup> W. MICHAELSEN, Die Oligochäten Nordost-Afrikas, nach den Ausbeuten der Herren OSKAR NEUMANN und CARLO Freiherr VON ERLANGER; in: Zool. Jahrb., Syst. XVIII. Bd. 1903.

deutsch-ostafrikanische Oligochäten des Berliner Museums für Naturkunde untersuchen (im beschreibenden Teil durch die Notiz »Mus. Berlin« neben der Fundnotiz gekennzeichnet). Diese Oligochäten wurden gesammelt von den Herren Dr. FÜLLEBORN, HÖSEMANN, Dr. A. KANDT, KUMMER und Missionar STOLZ.

### Übersicht über die Oligochäten Deutsch-Ostafrikas.

Durch diese neueren Untersuchungen steigt die Zahl der von Deutsch-Ostafrika gekannten Oligochätenarten auf 60. Wenngleich unsre Kenntnis von dieser Spezialfauna hiermit bei weitem nicht als abgeschlossen angesehen werden darf, so können wir uns doch schon ein Urteil über den Charakter derselben und über ihre Beziehungen zu den Oligochätenfaunen anderer Gebiete bilden.

Ich stelle zunächst eine Liste dieser deutsch-ostafrikanischen Oligochäten zusammen und füge daran eine Kolumne mit den Fundorten innerhalb des engeren Gebiets, sowie eine zweite Kolumne mit den etwaigen Fundorten außerhalb Deutsch-Ostafrikas. Wie in meiner Abhandlung über die geographische Verbreitung der Oligochäten<sup>1</sup>, so markiere ich auch hier den Charakter der Vorkommnisse durch die Druckform. Limnische Vorkommnisse sind durch »Kursivdruck«, endemische terrestrische Vorkommnisse durch »geraden Fettdruck«, die Vorkommnisse peregriner terricoler Formen durch »einfachen geraden Druck«, diejenigen mutmaßlich euryhaliner Formen durch »gesperrten Druck« gekennzeichnet. Die neuen Fundortsangaben sind mit einem Sternchen \* versehen.

#### Fam. Aeolosomatidae

Gen. *Aeolosoma* Ehrbg.

<i>Ae. variegatum</i> Vejd.	<i>Sansibar</i> *	Europa.
<i>Ae. Hemprichi</i> Ehrbg.	<i>Sansibar</i> *	Nubien (Dongola), Europa, Nordamerika.

#### Fam. Naididae

Gen. *Naidium* O. Schm.

<i>N. luteum</i> O. Schm.	<i>Sansibar</i> *	Europa.
---------------------------	-------------------	---------

Gen. *Nais* Müll.

<i>N. clinguis</i> Müll., Oerst.	<i>Sansibar</i> *	Europa, Nordamerika, Südamerika.
<i>N. paraguayensis</i> Michlson	<i>Sansibar</i> *	Paraguay.

<sup>1</sup> W. MICHAELSEN, Die geographische Verbreitung der Oligochaeten. Berlin 1903.

- Gen. *Dero* Ok. (s. s.)
- D. digitata* (Müll.)      *Sansibar*\*, *Bagamoyo*\*      Europa.
- Gen. *Aulophorus* Schm. (em.)
- Au. furcatus* (Ok.)      *Sansibar*\*      Europa, Westindien,  
Nordamerika.
- Au. palustris* n. sp.
- Au. Stuhlmanni* (Stieren).      *Sansibar*\*, *Bagamoyo*\*  
*Südbucht des Victoria-*  
*Nyansa*
- Gen. *Pristina* Ehrbg.
- P. longiseta* Ehrbg.      *Sansibar*      Europa, Nordamerika,  
Südamerika.
- P. aequisetata* Bourne      *Sansibar*\*      Europa, Südamerika,  
Sunda-Inseln.
- Fam. Enchytraeidae**
- Gen. *Fridericia* Michlsln
- F. sp.* (? *bisetosa* [Levins.])      *Sansibar*\*      (Europa, ?St. Helena,  
? St. Paul.)
- Fam. Megascolecidae**
- Subfam. Megascolecinae**
- Gen. *Perionyx* E. Perr.
- P. sansibaricus* Michlsln      *Sansibar*
- Gen. *Megascolex* R. Templ.
- M. mauritii* (Kinb.)      *Sansibar*      China, Birma, Borneo,  
Singapore, Sumatra,  
Nias, Christmas-  
Insel, Vorderindien,  
Ceylon, Minikoy,  
Seychellen, Mauri-  
tius, N.W.-Mada-  
gaskar.
- Subfam. Trigasterinae.**
- Gen. *Dichogaster* Bedd.
- D. affinis* (Michlsln)      Danda am Kingani.      Mosambique, Obergui-  
nea, Haiti, Kolum-  
bien.
- D. Austeni* (Bedd.)      Banja in Wanga\*      Süd-Njassaland (Blan-  
tyre).
- D. Bolawi* (Michlsln)      Amani in Ost-Usambara\*,  
Dar-es-Salaam      Gallaländer, Vorder-  
indien, Madagaskar,  
Oberguinea, Argen-  
tinien, Paraguay, Ve-  
nezuela, Westindien,  
Mexiko, Niederkali-  
formien, [Deutsch-  
land].
- D. itoliensis* (Michlsln) *typica*      Itoli und Bukoba am  
Victoria-Nyansa,

<i>var. coerulea</i> (Michlson)	<b>Kawende am Tanganika.</b>
<i>D. kafuruensis</i> (Michlson)	<b>Karagwe und Usinja.</b>
<i>D. modesta</i> Michlson	Mtschinga in Wanga* Kaffa in N.O.-Afrika.
<i>D. parva</i> (Michlson)	Amani in Ost-Usambara* Uganda, Gallaländer.
<i>D. Stuhlmanni</i> (Michlson)	Ujiji am Tanganika*, Wiedehafen am Njassa*. Mosambique
<i>D. wangaensis</i> n. sp.	<b>Mtschinga in Wanga*.</b>

## Subfam. Ocneroдрilinae

Gen. *Pygmaeodrilus* Michlson

<i>P. affinis</i> Michlson	<i>Bukoba am Victoria-Nyansa.</i>
<i>P. bukobensis</i> Michlson	<i>Bukoba am Victoria-Nyansa</i>

Gen. *Gordiodrilus* Bedd.

<i>G. zanzibaricus</i> Bedd.	<i>Sansibar.</i>
------------------------------	------------------

## Subfam. Eudrilinae

Gen. *Platydrilus* Michlson

<i>P. armatissimus</i> n. sp.	<b>Amani in Ost-Usambara*</b>
<i>P. Borgerti</i> n. sp.	<b>Amani in Ost-Usambara*</b>
<i>P. callichaeus</i> Michlson	<b>Mbusini am Rukajurd</b>
<i>P. lewaënsis</i> Michlson	<b>Lewa</b>
<i>P. megachaeta</i> Michlson	<b>Bach Msangasi in Ost-Unguru</b>
<i>P. Zimmermanni</i> n. sp.	<b>Gebiet der Küstenflüsse (Amani?)*.</b>

Gen. *Megachactina* Michlson

<i>M. alba</i> (Michlson)	<b>Mbusini am Rukajurd</b>
<i>M. tenuis</i> (Michlson)	<b>Korogwe</b>

Gen. *Reithrodrilus* Michlson

<i>R. minutus</i> Michlson	<b>Bach Msangasi im Ost-Unguru</b>
----------------------------	------------------------------------

Gen. *Eudriloides* Michlson

<i>E. Ewerbecki</i> n. sp.	<b>Mtschinga in Wanga*</b>
<i>E. gypsatus</i> Michlson	<b>Sansibar, Useranu.</b>
<i>E. kinganiensis</i> Michlson	<b>Danda am Kingani</b>
<i>E. lindiensis</i> n. sp.	<b>Lindi in Wanga*.</b>
<i>E. platychaetus</i> n. sp.	<b>Amani in Ost-Usambara*.</b>
<i>E. titanotus</i> Michlson	<b>Sansibar</b>
<i>E. Wölkei</i> n. sp.	<b>Mamba, Mkusa-Tal und Sakarani in West-Usambara</b>

Gen. *Notykus* Michlson

<i>N. Eminii</i> Michlson	<b>Mrogoro, Longa-Bach.</b>
---------------------------	-----------------------------

- Gen. nov. *Borgertia*  
*B. papillifera* n. sp. Amani in Ost-Usambara\*.  
 Gen. *Stuhlmannia* Michlson  
*S. variabilis* Michlson *typica* Sansibar, Korogwe, Kihengo, Magila, Bukoba, Ugaruta\*, Momba\*.  
 var. *patelligera* Michlson Kitangule in Karagwe.  
 Gen. *Metadrilus* Michlson  
*M. rukajurdi* Michlson Mbusini am Rukajurd, Mangwalla am Bach Hanaha, Mrogoro, Longa-Bach.  
 Gen. *Pareudrilus* Bedd.  
*P. njassaensis* n. sp. Langenburg, Njassa\*.  
 Gen. *Polytoreutus* Michlson  
*P. Arningi* Michlson Uhehe-Gebiet.  
*P. coeruleus* Michlson *typica* Makakalla-Tal in Ost-Unguru.  
 var. *affinis* Michlson Korogwe am Rufu.  
 var. *korogweensis* Michlson Korogwe am Rufu, Tanga\*.  
 var. *mhondaensis* Michlson Bad Mhonda.  
*P. Ehlersi* n. sp. f. *typica* Wugiri u. Mkusa-Tal in West-Usambara\*.  
 var. *monoxygga* Msimni-Tal u. Sakarani in West-Usambara\*.  
 var. *dixyga* Mamba in West-Usambara\*.  
*P. Eichelbaumi* n. sp. Amani, Ost-Usambara\*.  
*P. Fülleborni* n. sp. Langenburg, Njassa\*.  
*P. magilensis* Bedd. Magila.  
*P. Stierlingi* Michlson Kuirenga im Tal des Ruaha  
*P. usambariensis* n. sp. Amani in Ost-Usambara\*, Nguelo\*.  
*P. usindjaensis* Michlson Bach Tschangaera, Bukoba, Mtagata und Amranda in Karagwe und Usinja.  
*P. violaceus* Bedd. *typica* Mrogoro, Mtschinga British-Ostafrika.  
 var. *variabilis* Michlson Mtschinga und Banja in Wanga\*, Dar-es-Salaam.  
**Fam. Glossoseolecidae**  
**Subfam. Criodrilineae**  
 Gen. *Alma* Grube  
*A. Emini* (Michlson) Victoria-Nyansa bei Bukoba.

A. <i>Stuhlmanni</i> (Michlson)	<i>Victoria-Nyansa bei Bukoba und Entebbe*.</i>	<i>Albert-Nyansa bei Kasenye.</i>
A. sp.	<i>Wembere Steppe.</i>	

**Subfam. Microchaetinae**Gen. *Glyphidrilus* Horst

G. <i>Stuhlmanni</i> Michlson	<i>Kingani bei Danda.</i>
-------------------------------	---------------------------

Gen. *Callidrilus* Michlson

C. <i>dandaniensis</i> Michlson	<i>Kingani bei Danda, Kwou-Fluß*.</i>
---------------------------------	---------------------------------------

Wie ich zur Genüge dargelegt habe, ist die Art der Ausbreitung und folglich auch der geographischen Verbreitung der verschiedenen Oligochätengruppen in hohem Grade vom biologischen Charakter der Tiere abhängig. Um die Charakterzüge der geographischen Verbreitung klar zur Anschauung zu bringen, müssen wir demnach zunächst eine Sonderung nach den biologischen Charakteren der Vorkommnisse vornehmen.

**Limnische Formen.**

Betrachten wir zuerst die »limnischen Formen«, deren Vorkommnisse in der obigen Liste durch »Kursivdruck« ausgezeichnet sind, so sehen wir, daß dieselben drei verschiedenen Gruppen angehören. Die im allgemeinen limnischen phyletisch alten Oligochäten, die früher zur Unterordnung der »Limicolen« zusammengefaßt wurden, sind durch einzelne oder mehrere Arten der Familie *Aeolosomatidae* und *Naididae* vertreten. Die weltweite Verbreitung der hierher gehörenden Gattungen, ja sogar einzelner Arten dieser Gattungen, bietet keinen Anhalt für besondere geographische Untersuchungen. Auffallend ist der Reichtum an Kiemennapf-Naiden (Gattung *Dero* und *Aulophorus*), und zumal auch das Vorkommen besonderer Arten in diesem Gebiet. Das reiche STUHLMANNSCHE Material, welches ich leider noch nicht vollständig durcharbeiten konnte, verspricht noch weitere Arten dieser Gruppe zu liefern, wie eine oberflächliche Durchsicht ergab. An diese limnischen Oligochäten schließt sich auch der »in der Wasserleitung« gefundene Enchyträide, *Fridericia* sp. (? *bisetosa* (Levins.)), an, wenngleich die Gattung *Fridericia* im allgemeinen nicht limnisch, sondern terrestrisch ist. *Fridericia bisetosa* (Levins.) ist ein Kosmopolit, wahrscheinlich durch Verschleppung. Der »limnische« Aufenthaltsort dieses Objekts ist wohl nur ein zufälliger und zeitweiliger.

Die Familie der Megascoleciden weist drei limnische Arten der

Unterfamilie *Oenerodrilinae* in Deutsch-Ostafrika auf, zwei *Pygmaeodrilus*-Arten und eine *Gordiodrilus*-Art. Diese beiden Gattungen sind auf das tropische Afrika beschränkt; während jedoch *Gordiodrilus*, außerdem nur im westlichen Afrika (Oberguinea) in endemischen Vorkommnissen nachgewiesen, eine westöstliche Verbreitung quer über das ganze tropische Afrika aufweist, geht der Verbreitungsstrich von *Pygmaeodrilus* im wesentlichen nord-südlich, vom Gebiet des Wabbi und des Stephaniesees in Nordostafrika in einem gegen Westen konvexen Bogen über Uganda und das westliche Deutsch-Ostafrika bis nach Mosambique (Quilimane) nach Süden. Die dritte Gruppe limnischer Oligochäten unsres Gebiets gehört der Familie *Glossoscolocidae* an, und zwar die Gattung *Alma* (durch zwei Arten vertreten) der Unterfamilie *Criodrilinae*, die Gattungen *Glyphidrilus* und *Callidrilus* (durch je eine Art vertreten) der Unterfamilie *Microchaetinae*. Die Gebiete dieser beiden Unterfamilien scheinen aneinander zu stoßen ohne sich auch nur in geringem Maße zu überdecken. Die Grenze zwischen ihnen geht durch Deutsch-Ostafrika hindurch. Die Microchätinen *Callidrilus* und *Glyphidrilus* finden sich im Gebiet der zum Indischen Ozean fließenden Küstenflüsse<sup>1</sup>, und dem entspricht auch ihre weitere Verbreitung. *Callidrilus* findet sich außerdem im Mündungsgebiet des Sambesi, *Glyphidrilus* in mehreren Arten jenseits des Indischen Ozeans, auf Sumatra, Java, Flores, Borneo und Celebes, sowie auf der Malayischen Halbinsel und in Birma. Die Criodrilinen-Gattung *Alma* nimmt, so weit bekannt, nur den westlichen Teil unseres Gebiets ein (Victoria-Nyansa und Tümpel in der Wembere-Steppe, Wasserscheide zwischen den zum Indischen Ozean und den zum Victoria-Nyansa fließenden Strömen). Ihr Gebiet erstreckt sich von hier aus sowohl nach Norden, über Uganda, die Galla-Länder und Agypten nilabwärts bis an das Mittelmeer, wie auch nach Westen über das Kongogebiet bis Oberguinea (Lagos) am Atlantischen Ozean.

### Terrestrische Verschleppungsformen.

Die terrestrischen Oligochäten bilden die Hauptmasse der deutsch-ostafrikanischen Oligochäten. Zur Beurteilung des faunistischen Charakters derselben bedarf es zunächst wieder einer kritischen

<sup>1</sup> Ich muß hier allerdings bemerken, daß ich den geographischen Ort des »Kwonflusses« nicht habe ausfindig machen können; da das betreffende Objekt aber kürzlich von Herrn Geheimrat STUHLMANN gesammelt wurde, so ist die Zugehörigkeit dieses Flusses zu dem bezeichneten Gebiet kaum zweifelhaft.

Durchmusterung. Nur wirklich endemische Vorkommnisse können für diesen Charakter in Betracht gezogen werden, nicht die peregrinen, selbst wenn die peregrine Natur nur in geringerem Maße hervortritt.

Auffallend ist in erster Linie die geringe Zahl offener Verschleppungsformen. Abgesehen von dem in Sansibar, nicht auf dem Festlande gefundenen weiter unten zu besprechenden *Megascolex mauritii* finden sich in unserm Gebiet nur zwei nachweislich verschleppbare und infolge von Verschleppung weltweit verbreitete Formen, *Dichogaster affinis* und *D. Bolawi*, noch dazu Arten, die einem typisch tropisch-afrikanischen Formenkreise angehören, deren ursprüngliche Heimat mutmaßlich das tropische Afrika ist, die also vielleicht gar nicht durch Einschleppung übersee hierher gelangt sind, sondern vielleicht durch direkte Einwanderung aus der möglicherweise ganz nahe gelegenen ursprünglichen Heimat. (Daß Deutsch-Ostafrika nicht etwa selbst ihre ursprüngliche Heimat ist, geht aus andern, unten zu erörternden Verhältnissen hervor.) Von all jenen typischen Verschleppungsformen der Tropen, den verschiedenen *Pheretima*-Arten, wie *Ph. hawayana* (Rosa) und *Ph. heterochaeta* (Michlsn), aus dem indo-malayischen Gebiet, *Pontoscolex corethrurus* (Fr. Müll.) von Südamerika und *Eudrilus Eugeniae* (Kinb.) vom tropischen Westafrika ist im tropischen Ostafrika bisher keine Spur gefunden worden, ebensowenig von den Verschleppungsformen der gemäßigteren Gebiete, den Lumbriciden, wie *Helodrilus caliginosus* (Sav.) und *Eisenia foetida* (Sav.), die in andern Kontinenten tief in die Tropenregion eingedrungen sind (z. B. nach Kolumbien, Peru, Bolivien und Südbrasilien). Es ist kaum anzunehmen, daß das tropische Ostafrika immun gegen die Infizierung mit Einschleppungsformen sei, daß die ortsangesessenen Terricolen kräftig genug seien, um jede dauernde Ansiedelung etwaiger Eingeschleppter zu verhindern. Gegen eine derartige Annahme spräche schon der Umstand, daß die hier vorherrschende Terricolengruppe, die Eudrilinen, selbst ein so geringes Kontingent zu den Verschleppungsformen stellt, nämlich nur eine einzige Art, den oben erwähnten westafrikanischen *Eudrilus Eugeniae*. Man könnte daran denken, daß die kompakte Gestalt des afrikanischen Kontinents die Einschleppung erschwerte; aber Südamerika hat eine ähnliche kompakte Gestalt und ist doch bis weit ins Innere von eingeschleppten Terricolen besetzt (*Pheretima hawayana* von Manaos am Mittellauf des Amazonenstromes, Lumbriciden von Bogota in Kolumbien und von Bolivien). Die Ursache liegt meiner

Ansicht nach darin, daß das tropische Afrika bis in die jüngste Zeit der modernen Kultur mit ihrem regen Handelsverkehr verschlossen blieb; haben wir doch in dem nur mit dieser modernen Kultur verbundenen landwirtschaftlichen und gärtnerischen Verkehr den Hauptförderer der Verschleppung zu sehen.

### Terrestrische Weitwanderer.

Etwas größer als die Zahl der offenbar verschleppten ist die Zahl jener pereregrinen Formen, die speziell als Weitwanderer bezeichnet wurden, Formen, die wohl über ein größeres Gebiet verbreitet sind, bei denen aber der Einfluß des Menschen nicht ersichtlich, da sie keine der unüberwindlichen Verbreitungsschranken, Meer oder Wüste, übersprungen haben. Ihr Gebiet schließt sich kontinuierlich an das Urgebiet ihrer Gattung an, ein Teil desselben gehört sogar diesem Urgebiet an. Für die Feststellung dieses Urgebiets können diese Weitwanderer aber nicht in Frage kommen, wie ein Beispiel erläutern mag. Die Gattung *Stuhlmannia* ist verbreitet über das Küstengebiet Deutsch- und Britisch-Ostafrikas und über das Innengebiet dieser Länder vom Gebiet des Victoria-Nyansa über Uganda bis Kaffa im Gebiet des abflußlosen Rudolfsees. Aber nicht dieses ganze Gebiet ist als Urgebiet von *Stuhlmannia* anzusehen, denn im ganzen Küstengebiet kommt nur eine einzige weit verbreitete Form vor, nämlich *S. variabilis* Michlsn. forma *typica*. Diese Form ist vermutlich als Weitwanderer (ob selbständig oder mit Hilfe des Menschen, ist nicht zu eruieren) aus dem Innengebiet, in dem sie ebenfalls angetroffen wurde, in das Küstengebiet eingewandert. Als Urgebiet der Gattung *Stuhlmannia* können wir nur das Innengebiet ansehen, in dem sich offenbare endemische Formen dieser Gattung mit geringer Verbreitung vorfinden.

Als Weitwanderer sind von Eudrilinen außer der oben erwähnten Form nur *Polytoreutus violaceus* Bedd. und vielleicht die Gattung *Pareudrilus* anzusehen, falls nämlich — wie ich vermute — die angeblich verschiedenen Arten dieser Gattung tatsächlich einer einzigen Art angehören.

Weitwanderer sind ferner die meisten deutsch-ostafrikanischen *Dichogaster*-Arten, und zwar vornehmlich diejenigen vom Küstengebiet, nämlich *D. Austeni* (Bedd.), *D. modesta* Michlsn, *D. parva* (Michlsn) und *D. Stuhlmanni* (Michlsn). Vielleicht auch *D. wangaensis* n. sp. (siehe unten!).

### Mutmaßlich euryhaline Inselformen.

Der einzige zweifellos übersee in das deutsch-ostafrikanische Gebiet gelangte Oligochäte ist *Megascolex mauritii* (Kinb.) auf Sansibar. *M. mauritii* ist keine der circummundan verbreiteten tropischen Verschleppungsformen und zeigt auch nicht die sprunghafte Verbreitung, wie die Verschleppung durch den modernen Handelsverkehr sie schafft. Diese Art ist anscheinend fast kontinuierlich über das Gebiet des Indischen Ozeans und das Indomalayische Gebiet verbreitet, also von ihrer mutmaßlichen Urheimat (Ceylon?) nach allen Richtungen übersee. Es ist also sehr fraglich, ob bei dieser Form tatsächlich eine Verschleppung durch den Menschen vorliegt. Ihre Verbreitung macht mehr den Eindruck, als handle es sich um eine euryhaline, ohne Zutun des Menschen übersee verschlagene Form. Für diese Auffassung spricht vor allem die Vorliebe dieser Art für insulare Örtlichkeiten, zumal ihr Vorkommen auf der kulturentlegenen Koralleninsel Minikoy. Daß bisher keinerlei Angaben über die fragliche euryhaline Natur von *M. mauritii* gemacht worden sind, würde nicht durchaus gegen diese Anschauung sprechen. Derartige biologische Notizen gehören leider zu den Seltenheiten; auch sind manche derartige euryhaline, hospitierend litorale Oligochäten vielfach aus rein terrestrischen Örtlichkeiten gemeldet worden, bis verhältnismäßig spät ein Fund in einer litoralen Örtlichkeit ihre euryhaline Natur verriet. Ich erinnere nur an *Microscolex dubius* (Fletch.), *M. phosphoreus* (Ant. Dug.) und *M. kerguelarum* (Grube), Formen, die lange Zeit für rein terricol gehalten werden mußten, und deren eigenartige Verbreitung erst durch den später erbrachten Nachweis ihrer euryhalinen Natur eine Erklärung fand.

Vielleicht darf die gleiche Erklärung für den zweiten Megascolecinen von Sansibar, *Perionyx sansibaricus* Michlson, Anwendung finden. Die Verbreitung der Gattung *Perionyx* tritt ganz aus dem Rahmen der Verbreitung der niederen Megascolecinen-Gattungen heraus und weicht in auffallender Weise von der der nächst verwandten Gattung, *Diporochoeta* (sicher endemisch nur im östlichen Australien, fraglich in Vorderindien), ab. Die Gattung *Perionyx* ist durch anscheinend endemische Formen vertreten in Birma, Ceylon, Vorderindien und Sansibar; peregrine und zweifelhafte Formen sind außerdem noch bekannt von den Philippinen, den Molukken, den Sunda-inseln, von Cochinchina und Siam, sowie von Madagaskar. Diese Gattung hat also annähernd die gleiche Verbreitung wie der mut-

maßlich euryhaline *Megascolex mauritii*. Wie bei dieser Art, so fehlt aber auch bei den Formen der Gattung *Perionyx* jegliche Angabe über etwaige Vorkommnisse in litoralen Örtlichkeiten. Es handelt sich also auch hier bis jetzt nur um eine Vermutung, eine Vermutung, die allerdings nicht jeglicher tatsächlichen Grundlage entbehrt: Innerhalb der Familie der Megascoleciden kennen wir, abgesehen von *Perionyx*, zwei große Gruppen, die durch ihre euryhaline Natur von ihren Verwandten, die rein terricol sind, sich unterscheiden. Das ist die Gattung *Pontodrilus*, zunächststehend der terricolen Gattung *Plutellus*, und eine Gruppe von Arten der Gattung *Microscolex*, die sich um *M. georgianus* (Michlson) gruppiert [*M. georgianus* Michlson, *M. kerguelarum* (Grube), *M. dubius* (Fletch.), *M. phosphoreus* (Ant. Dug.) und andre]. Nun unterscheidet sich morphologisch die litorale Gattung *Pontodrilus* lediglich durch die Zurückbildung des Muskelmagens von der terricolen Gattung *Plutellus*, und ebenso ist jene Gruppe euryhaliner *Microscolex*-Arten durch Zurückbildung des Muskelmagens charakterisiert, während die terricolen *Microscolex*-Arten einen wohl ausgebildeten Muskelmagen besitzen. In beiden Fällen entspricht auch die geographische Verbreitung durchaus dem biologischen Charakter (litorale bzw. euryhaline Formen auf weit isolierten ozeanischen Inseln, z. B. *Pontodrilus* auf kleinen Koralleninseln, euryhaline *Microscolex*-Arten auf den kleinen Inseln des subantarktischen Meeres). Es liegt nahe, auf einen Zusammenhang zwischen diesem morphologischen und dem biologischen Charakter (bzw. der besonderen geographischen Verbreitung) zu schließen. Auffallenderweise unterscheidet sich nun auch *Perionyx* von der terricolen Gattung *Diporochaeta* morphologisch nur durch die Zurückbildung des Muskelmagens. Sollte das nichts als ein zufälliges Zusammentreffen sein? Es erscheint mir jedenfalls angebracht, bei weiteren Versuchen zur Erklärung der auffallenden Verbreitung der Gattung *Perionyx* diese Verhältnisse im Auge zu behalten.

### Endemische Terricolen.

Nach Aussonderung der limnischen und mutmaßlich euryhalinen Formen, sowie der peregrinen Terricolen (Verschleppungsformen und Weitwanderer) verbleiben in der obigen Liste nur endemische Terricolen, deren Fundorte durch »geraden Fettdruck« gekennzeichnet sind. Sie gehören sämtlich den Charakterformen des »tropisch-afrikanischen Terricolengebietes«, der Unterfamilie *Eudrilinae* und der Gattung *Dichogaster* der Unterfamilie *Trigastrinae* an.

Betrachten wir zunächst die Vorkommnisse der Gattung *Dichogaster* und vergleichen wir die prozentuale Häufigkeit derselben mit der in dem nahe liegenden nordostafrikanischen Gebiet (Gallaländer, Schoa, Kaffa usw.)<sup>1</sup>, so fällt sofort ein deutliches Zurücktreten dieser Gattung zugunsten der Eudrilinen in die Augen. Lassen wir die peregrinen Arten unberücksichtigt, so bleiben nur *D. itoliensis* und *D. kafuruensis* im Westen unsres Gebiets und *D. wangaensis* im Küstengebiet übrig, und auch von diesen ist vielleicht noch ein Teil als nicht endemisch, als in geringem Maße peregrin zu erachten. *D. itoliensis* kommt, allerdings in etwas verschiedenen, aber doch nahe verwandten Formen (f. *typica* und var. *coerulea*) am Victoria-Nyansa und am Tanganika vor, nimmt also als Art ein sehr weites Gebiet ein. *D. wangaensis* ist der *D. Austeni* Bedd. sehr nahe verwandt, so nahe, daß die Frage berechtigt erscheint, ob sie nicht etwa nur eine Varietät dieser Art ist. *D. Austeni* ist aber peregrin, einerseits in der Nachbarschaft des Fundortes von *D. wangaensis*, in Wanga, gefunden, andernteils in Süd-Njassaland. Wie *D. Austeni*, so mag auch *D. wangaensis* als »Weitwanderer« in verhältnismäßig junger Periode in das Küstengebiet Deutsch-Ostafrika eingewandert sein. Bis jetzt haben sich wenigstens alle andern *Dichogaster*-Arten des tropisch ostafrikanischen Küstengebiets südlich vom Äquator, die nach den ersten vereinzeltten Funden für endemisch gehalten werden mußten, als peregrin herausgestellt (*D. Stuhlmanni* Michlsn vom Mündungsgebiet des Sambesi kommt nach den neu untersuchten Ausbeuten auch am Njassa und am Tanganika vor, ist also peregrin). *D. wangaensis* würde als endemische Art ganz isoliert dastehen. Sehen wir demnach von dieser nur fraglicherweise im Küstengebiet endemischen Art ab, so bleibt nur der westliche Teil Deutsch-Ostafrikas als Urgebiet der Gattung *Dichogaster*, und dieser Teil schließt sich auch eng an das weitere bekannte Gebiet dieser Gattung (Uganda, Kaffa und Gallaländer mit vielen endemischen Arten) an. Die Urgebiete der beiden Terricolengruppen, die das »tropisch-afrikanische Terricolengebiet« charakterisieren, der Eudrilinen- und der Trigastriengattung *Dichogaster*, sind also hier im Osten ebensowenig kongruent wie im Westen. Während *Dichogaster* an der Westseite des Kontinents bis Senegambien reicht (viele endemische Arten in Liberia, portugiesisch Westafrika und Senegambien), erstreckt sich

<sup>1</sup> Vgl.: W. MICHAELSEN, Die Oligochäten Nordost-Afrikas usw.; in: Zool. Jahrb. Syst. Bd. XVIII.

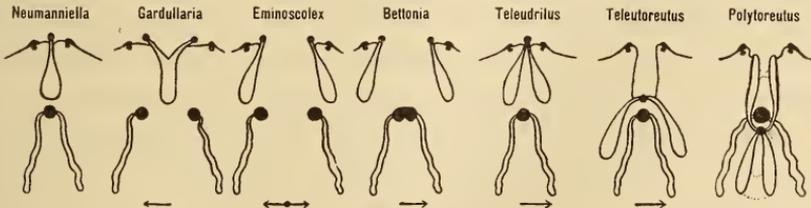
hier das Urgebiet der Eudrilinen nur bis an die Goldküste. Im Osten dagegen geht das Urgebiet von *Dichogaster* nur nördlich vom Äquator bis in den Bereich der Küstenflüsse (endemische Arten im Quellgebiet des Wabbi), südlich vom Äquator jedoch nur bis in das Gebiet der großen Binnenseen, während die Eudrilinen in großer Artenzahl und in mehreren nur hier vorkommenden Gattungen das ganze Gebiet der zum Indischen Ozean abfließenden Ströme einnehmen, südwärts bis zum Mündungsgebiet des Sambesi (*Nemertodrilus griseus* Michlson und *Eudriloides parvus* Michlson), wenn nicht bis Natal (*E. durbanensis* Bedd. in Natal endemisch?).

Die Unterfamilie *Eudrilinae* ist in Deutsch-Ostafrika ganz entschieden vorherrschend, im Gebiet der Küstenflüsse (abgesehen von der fraglichen *Dichogaster wangaensis*) allein herrschend. (Ich erinnere daran, daß hier nur von endemischen Terricolen die Rede ist; limnische Formen und peregrine Terricolen kommen hier nicht in Frage). Die verschiedenen Gattungen dieser Unterfamilie sind aber nicht gleichmäßig über das ganze Gebiet verbreitet; sie sind in charakteristischer Weise beschränkt und lassen zum Teil, nämlich so weit wir Verwandtschaftsbeziehungen zwischen ihnen feststellen können, interessante Verbreitungslinien erkennen.

In der Sektion der *Parendrilacea* tritt uns zunächst eine Gruppe von Gattungen entgegen, die durch »freie«, nicht in Ovarialblasen eingeschlossene Ovarien charakterisiert ist. Es sind das die großen Gattungen *Platydrilus* und *Eudriloides*, sowie einzelne kleinere Gattungen, *Notykus*, *Borgertia* und wahrscheinlich auch die nur lückenhaft bekannten Gattungen *Reithrodrilus* und *Megachaetina*. Diese Gattungen sind ganz auf das Gebiet der Küstenflüsse beschränkt, und zwar nicht nur, so weit Deutsch-Ostafrika in Betracht kommt. *Eudriloides* findet sich auch in British-Ostafrika, so wie südlich, im Mündungsgebiet des Sambesi (und in Natal?) im Küstengebiet; *Platydrilus*, außerdem nur von Nordostafrika bekannt, hält sich auch hier im Gebiet der ostwärts abfließenden Ströme (Hauasch und Wabbi). Die übrigen Gattungen dieser Gruppe sind nur vom deutsch-ostafrikanischen Küstengebiet bekannt. Bemerkenswert ist, daß die holoandrische, also wohl ursprünglichere Gattung *Platydrilus* nur im gemeinsamen Gebiet und weiter nördlich, die metandrische, also wohl phyletisch jüngere Gattung *Eudriloides* nur im gemeinsamen Gebiet und weiter südlich vorkommt. Wir können hieraus auf einen Wanderzug von Norden nach Süden innerhalb des Gebietes der Küstenflüsse schließen.

Die Verwandtschaftsverhältnisse der übrigen Pareudrilaceengattungen, *Stuhlmannia*, *Metadrilus* und *Pareudrilus*, sind nicht recht klar. *Metadrilus* ist bisher nur in einer Art im Küstengebiet angetroffen; über seine geographischen Beziehungen läßt sich zur Zeit nichts Genaueres aussagen. Die Gattung *Pareudrilus*, ist sowohl im Küstengebiet (Britisch Ostafrika), sowie im Gebiet des Nils und der großen Seen gefunden worden. Es ist aber fraglich, ob die bis jetzt aufgestellten Arten dieser Gattung wirklich voneinander gesondert werden dürfen. Vielleicht handelt es sich überhaupt nur um eine einzige peregrine Art, nicht um mehrere endemische. Die Gattung *Stuhlmannia* scheint ursprünglich dem Seengebiet anzugehören. Abgesehen von der zweifellos peregrinen *Stuhlmannia variabilis* f. *typica*, ist sie nur westlich vom Victoria-Nyansa und in Uganda, sowie in Kaffa, im Gebiet des Rudolfsees gefunden worden, und zwar in anscheinend endemischen Arten oder Varietäten. Die Verbreitungslinie dieser Gattung verläuft also parallel der von *Platydrilus-Eudriloides*, aber nicht im Gebiet der Küstenflüsse, sondern weiter westlich, jenseits der Wasserscheide der Küstenflüsse.

Die zweite Sektion der *Eudrilinae*, die Sektion der *Eudrilacea*, ist in Deutsch-Ostafrika durch eine einzige Gattung, *Polytoreutus*, vertreten. *Polytoreutus* gehört einer Gattungsgruppe an, innerhalb der die Verwandtschaftsbeziehungen durchaus klar sind und sicher festgestellt werden können. Die wesentlichen morphologischen Unterschiede zwischen diesen Gattungen beruhen auf der Anordnung des weiblichen Geschlechtsapparates und des männlichen Ausfuhrapparates. In der folgenden Skizze habe ich schematische Bilder dieser Organisationsverhältnisse zusammengestellt:



Prostaten: gleichmäßig dicke, gewellte Schläuche. Bursae propulsoriae: große Kreisflecke. Samentaschen: birnförmige, glatte Schläuche. Divertikel und ventralmediane Kommissuren zwischen den Samentaschen: durch punktierte Linien markiert. Samentaschenausmündungen: kleine Kreisflecke. Verbindungsschläuche: einfache dünne Linien. Geschlossene Eitrichter nebst Eileitern: kommaförmige Figuren. Eiersäcke: gekörnelte Flecke.

Die Gattung *Polytoreutus*, durch die Lage des Samentaschenporus hinter dem männlichen Porus einzig innerhalb der großen

Familie der Megascoleciden dastehend, bildet den Endpunkt einer Verwandtschaftsreihe, der durch jene Besonderheit als der proximale (phyletisch junge) Endpunkt gekennzeichnet ist. Als Ausgangspunkt dieser Reihe ist die Gattung *Eminoscolex* anzusehen, die in ihrer Organisation die ursprünglichsten Verhältnisse zeigt, wie sie sich bei der großen Masse der Megascoleciden und bei den mutmaßlichen Ahnen der Unterfamilie *Eudrilinae* finden. Bei *Eminoscolex* ist sowohl der weibliche Geschlechtsapparat, wie auch der männliche Ausführapparat vollständig gesondert paarig angelegt, und die Samentaschenporen liegen weit vor den männlichen Poren. An *Eminoscolex* schließt sich eng die neuerdings von BEDDARD für eine leider nur unvollständig bekannte Art aufgestellte Gattung *Bettonia* für *B. lagariensis* Bedd.) an, die sich von *Eminoscolex* nur dadurch unterscheidet, daß die Mündungsenden der Prostaten median verschmelzen, so daß der männliche Porus (nicht aber zugleich die Samentaschenporen) unpaarig, ventral-median, wird. In der zunächst folgenden Gattung *Teleudrilus* sind nicht nur die männlichen Poren, sondern auch die Samentaschenporen ventralmedian verschmolzen. Bei diesen drei phyletisch älteren Gattungen liegen die Samentaschenporen weit vor den männlichen Poren. Während die übrigen in Betracht gezogenen Organisationsverhältnisse, die Unpaarigkeit jener Geschlechtsporen, in der Folge konstant bleiben, tritt eine Änderung ein, indem der Samentaschenporus nach hinten rückt, bei der Gattung *Teleutoreutus* bis dicht vor den männlichen Porus und schließlich bei der jüngsten Gattung *Polytoreutus* hinter den männlichen Porus. Innerhalb der Gattung *Polytoreutus* tritt dann noch eine mehr oder weniger weitgehende mediane Verschmelzung der Samentaschenschläuche (oder »Samentaschendivertikel?« — vgl. die Erörterung unter »Gattung *Polytoreutus*«) auf; bei *P. Ehlersi* forma *typica* finden wir jedoch noch das ältere Stadium, in dem die Samentaschenschläuche bis auf das unpaarige distale Ende paarig sind.

Die Gattung *Eminoscolex* bildet zugleich den Ausgangspunkt für eine zweite, kürzere Entwicklungsreihe, die ebenfalls auf mediane Verschmelzung von Geschlechtsorganen hinausläuft. Hier nimmt aber die Verschmelzung ihren Ausgang von den proximalen Partien der Samentaschen, während die Ausmündungen zunächst noch paarig bleiben: *Gardullaria*. Bei *Neumanniiella*, dem proximalen Endpunkt, sind schließlich nicht nur die eigentlichen Samentaschen unpaarig geworden, sondern auch ihre Ausmündung, und in der Folge auch die Ausmündung der Prostaten. Die Herleitung dieser kürzeren Reihe

von *Eminoscolex* erscheint mir nicht ganz so sicher, wie die der zuerst geschilderten Reihe. Man könnte *Neumanniella* auch von *Teleudrilus* herleiten, sie als *Teleudrilus* mit median verschmolzenen Samentaschen bezeichnen. Dann müßte man aber *Gardullaria* in rückschreitender Metamorphose aus *Neumanniella* entstanden denken, als *Neumanniella*, bei der die median verschmolzenen Geschlechts-poren sich wieder getrennt haben und paarig geworden sind, während die eigentliche Samentasche in der proximalen Partie noch die Unpaarigkeit beibehalten hat. Die erstere Darstellung der Verwandtschaftsverhältnisse von *Neumanniella* scheint mir die bei weitem annehmbarere Deutung zu sein.

Da sich die Gebiete je zweier direkt voneinander abzuleitender Gattungen dieser Gruppe ganz korrekt aneinander schließen, so können wir fast mit absoluter Sicherheit die Herkunft der für die deutsch-ostafrikanische Terricolen-Fauna so charakteristischen Gattung *Polytoreutus* feststellen. Die Ahnengattung *Eminoscolex* ist über das Gebiet des Weißen Nils von Uganda bis Hoch-Sennaar verbreitet. Vom Gebiet des Gelo, eines Nebenflusses des Weißen Nils, aus überschreitet *Eminoscolex* in verhältnismäßig geringem Grade (um etwa 60 km) die Wasserscheide, um in das Gebiet des zum abflußlosen Rudolfsee hinströmenden Omo einzudringen. Die geographische Lage des Fundortes der von *Eminoscolex* direkt abzuleitenden kleinen Gattung *Bettonia* (*B. lagariensis* Bedd. von Lagari in Britisch-Zentralafrika) konnte ich leider nicht ausfindig machen. Nach brieflicher Mitteilung BEDDARDS ist Lagari ein Ort an der von Mobassa durch Britisch-Ostafrika hindurch nach Uganda führenden Eisenbahn, also im Innern Britisch-Ostafrikas oder in Uganda. Die nächstfolgende große Gattung, *Teleudrilus*, ist in Schoa und den Gallaländern beheimatet, also in dem Gebiet der kleinen Seen (Abassi-See, Arussi-Seen), die dicht östlich neben dem Gebiet des Omo liegen, sowie in dem östlich und nordöstlich von diesen Seen liegenden Gebiet der zum Roten Meer und zum Indischen Ozean hinströmenden Flüsse Hauasch und Wabbi. Die zwischen *Teleudrilus* und *Polytoreutus* vermittelnde kleine Gattung *Teleutoreutus* findet sich wieder etwas weiter westlich, im Gebiet des zum Rudolfsee fließenden Omo. Die Gattung *Polytoreutus* schließlich ist endemisch südlich von diesem Gebiet, in Britisch-Ostafrika und Deutsch-Ostafrika, der Hauptsache nach im Bereich der zum Indischen Ozean fließenden Ströme. Hier finden sich auch die ursprünglicheren Arten mit vollständig oder teilweise paarigen Samentaschen (*P. Ehlersi* u. a.). Die Gattung *Polytoreutus*

hat sich aber nicht auf dieses Küstengebiet beschränkt. Westwärts ist sie in einigen phyletisch jüngeren Arten (mit vollkommen unpaariger Samentasche, *P. kirimaensis* u. a.), die Wasserscheide überschreitend, in das Gebiet des Victoria-Nyansas und bis weit in Uganda eingedrungen. Hier trifft sie mit ihrer Ahnengattung *Eminoscolex* zusammen.

### Geographische Beziehungen.

Betrachten wir nach diesen Einzelerörterungen den Charakter der Terricolen-Fauna Deutsch-Ostafrikas im ganzen, so fällt vor allem der Unterschied zwischen dem Gebiet der zum Indischen Ozean abfließenden Ströme und dem westlich davon gelegenen Innengebiet auf. Im Innengebiet die Gattung *Dichogaster*, die nördlich vom Äquator von Ozean zu Ozean über Afrika verbreitet, im deutsch-ostafrikanischen Küstengebiet aber nicht durch endemische Arten (Ausnahme: *D. wangaensis*?) vertreten ist. Von Eudrilaceen (Gruppe: *Eminoscolex-Polytoreutus*) im Innengebiet die phyletisch alte Gattung *Eminoscolex*, im Küstengebiet der jüngste Zweig dieser Gruppe, die Gattung *Polytoreutus*. Von Pareudrilaceen im Innengebiet die isoliert stehende Gattung *Stuhlmannia* (Verwandtschaftsbeziehungen unklar!), im Küstengebiet die Gruppe der nahe verwandten Gattungen *Platydrilus* und *Eudriloides*, an die sich noch die kleine Gattung *Notykus*, und wahrscheinlich auch *Reithrodrilus* und *Megachaetina*, anschließt. (Die Verwandtschaftsbeziehung der kleinen Gattung *Metadrilus* vom Küstengebiet unklar!)

Die beiden Hauptgruppen der Terricolen des deutsch-ostafrikanischen Küstengebietes, die Gattung *Polytoreutus* und die Gruppe *Platydrilus-Eudriloides*, sind zweifellos vom Norden her in dieses Gebiet eingedrungen, von den Galla-Ländern und Kaffa her (Gebiet des Hauasch und Wabbi, sowie des abflußlosen Rudolfsees). Ein Überschreiten der Wasserscheide zwischen dem Küstengebiet und dem Innengebiet scheint nur in verhältnismäßig geringem Maße, und nur in der Richtung landeinwärts stattgefunden zu haben (*Polytoreutus* vom Küstengebiet in den Bereich des Victoria-Nyansas und in Uganda eingedrungen). Für ein Eindringen in das Küstengebiet vom Westen her könnte nur die wahrscheinlich jedoch peregrine *Dichogaster wangaensis* in Frage kommen.

## Die erdgeschichtliche Bedeutung

der hiermit festgestellten Verbreitungsverhältnisse der Terricolen Deutsch-Ostafrikas läßt sich folgendermaßen formulieren:

Das jetzige Küstengebiet des tropischen Ostafrika war in nicht sehr weit zurückliegender geologischer Periode durch eine für Terricolen unüberwindliche Verbreitungsschranke (Wüste oder Meer) etwa in der Linie der großen Seen vom Innern Afrikas und den südlicheren Gebieten des Kontinents gesondert und hing halbinselartig (bzw. als wirkliche Halbinsel) mit dem nördlicheren Teil des Kontinents zusammen.

Man könnte sich diese Verbreitungsschranke vorstellen als Meeresarm, der, etwa von der Straße von Mosambique ausgehend und in der Senke der großen Seen nordwärts streichend, tief in den afrikanischen Kontinent einschneidet.

### Fam. Aeolosomatidae.

#### Gen. Aeolosoma Ehrbg.

##### *Aeolosoma variegatum* Vejd.

Synon. und Literat. siehe unter: *A. v.*, MICHAELSEN 1900, S. 15. Außerdem: *A. sp.*, STUHLMANN 1888, S. 804, 807.

**Fundnotiz:** Sansibar, im Algentüberzug der Wasserleitung (sowie in Sümpfen) F. STUHLMANN leg. 31. V. 88 (bzw. 1888).

**Erörterung:** Die Grundlage für die obige Bestimmung bildet das konservierte Material des einen Fundortes, sowie die Angaben STUHLMANN'S über das Aussehen der lebenden Tiere und eine gute, farbige Abbildung nach lebenden Tieren.

##### *Aeolosoma Hemprichi* Ehrbg.

Synon. und Literat. siehe unter: *A. H.*, MICHAELSEN 1900, S. 14. Außerdem: *A. sp.* (*Ehrenbergi*?), STUHLMANN 1888, S. 807.  
*A. sp.*, STUHLMANN 1889, S. 452.

**Fundnotiz:** Sansibar, in Sümpfen, F. STUHLMANN leg. 1888.

**Erörterung:** Die Grundlage für die obige Bestimmung bildet außer den veröffentlichten Notizen eine von STUHLMANN nach lebenden Tieren entworfene, anscheinend sehr exakte farbige Skizze.

**Fam. Naididae.****Gen. Naidium O. Schm.***Naidium luteum* O. Schm.

Synon. u. Literat. siehe unter: *N. l.*, MICHAELSEN 1900, S. 23.

**Fundnotiz:** Sansibar, in einem Brunnen, F. STUHLMANN leg. 13. XII. 88. Vorliegend mehrere Exemplare.

**Erörterung:** Zu erwähnen ist, daß die dorsalen Gabelborsten »deutlich ungleichzinkig« sind, während sie nach der in das oben zitierte Werk übernommenen Diagnose »fast gleichzinkig« sein sollen.

**Gen. Nais Müll.***Nais clinguis* Müll., Oerst.

Synon. u. Literat. siehe unter: *N. e.*, MICHAELSEN 1900, S. 25. Außerdem: ? *Nais sp.*, STUHLMANN 1888, S. 807.

**Fundnotiz:** Sansibar, im Sumpf, F. STUHLMANN leg. 24. X. 88.

**Erörterung:** Ich kann die vorliegenden Stücke einer *Nais* mit gabelspitzigen Hakenborsten neben den Haarborsten in den dorsalen Bündeln nicht von der anscheinend kosmopolitischen *Nais clinguis* unterscheiden.

*Nais paraguayensis* Michlson.

? *N. sp.*, STUHLMANN, 1888, S. 807.

? *Tubificida* (Tubificiden), STUHLMANN, 1888, S. 804 (807), 1889, S. 452.

*N. p.* MICHAELSEN, 1905, S. 5 d. Sep., Textfig.

**Fundnotizen:** Sansibar, in Sümpfen und Bächen, F. STUHLMANN leg. 24. X. 88 und 7. XII. 88.

**Erörterung:** Die wenigen vorliegenden Stücke stimmen in allen wesentlichen Organisationsverhältnissen mit den Originalstücken von Paraguay überein; doch sind sie beträchtlich länger und segmentreicher. Das größte Stück von Sansibar zeigte folgende Dimensionen: Länge 13 mm (gegen 5 mm im Maximum bei den Originalen), Dicke 0,22 mm (gegen 0,2–0,3 mm bei den Originalen, Segmentzahl 98 (größer als 30–48 bei den Originalen).

Es ist bei keinem der Stücke eine Sprossungszone erkennbar, wohl aber glaube ich Geschlechtsorgane erkannt zu haben. Fast die ganze Leibeshöhle des 5. Segments war ausgefüllt von großen, zum Teil dick bandförmigen und zusammengebogenen, zum Teil etwas gelappten Zellmassen, die ich für Hoden halte. *Nais paraguayensis* scheint also in Hinsicht der Geschlechtsorgane die für die

Naididen normale Anordnung (Hoden und Samentaschen im 5. Segment, Ovarien im 6. Segment) aufzuweisen.

### Gen. *Dero* Ok. (s. s.).

Die Untersuchung des von STUHLMANN gesammelten reichen Materials an deutsch-ostafrikanischen Kiemennapf-Naididen (Gen. *Dero* s. l.) läßt es mir ratsam erscheinen, eine Zweiteilung dieser Gattung vorzunehmen, und zwar nach Maßgabe des Fehlens oder Vorhandenseins zweier Palpen am Rande des Kiemennapfes. Die Abteilung ohne Palpen, als deren Typus *Nais digitata* Müll. (= *Dero digitata* Ok.) anzusehen ist, muß den Gattungsnamen *Dero* (s. s.) behalten. Der Abteilung mit zwei Palpen am Kiemennapf gebührt der Gattungsname *Aulophorus* Schm. mit dem Typus *A. discocephalus* Schm., nachdem die Untersuchung einer diesem Typus anscheinend sehr nahe stehenden Art aus Südamerika, *Dero Schmardai* Michlson (l. c. s. 1905), es zweifellos gemacht hat, daß es sich auch bei *Aulophorus discocephalus* Schm. um eine dieser Abteilung angehörende Form handelt.

**Diagnose** des Gen. *Dero* Ok. (s. s.): Kopflappen gerundet.

Borsten in vier Bündeln an einem Segment.

Ventrale Borstenbündel gabelspitzige Hakenborsten, an allen Segmenten vom 2. an.

Dorsale Borstenbündel am 5. oder 6. Segment beginnend, mit Haarborsten und Nadel- oder Hakenborsten.

Hinterende zu einem Kiemennapf erweitert, an dessen Innenseite paarige Kiemen stehen; Kiemennapf ohne fadenförmige Fortsätze (Palpen).

Hoden im 5., Ovarien im 6., Samentaschen im 5. Segment.

**Typus:** *Nais digitata* Müll. (= *Dero digitata* Ok.).

### *Dero digitata* (Müll.).

Synon. u. Literat. siehe unter: *D. d.*, MICHAELSEN, 1900, S. 28. Außerdem: *Dero sp.*, STUHLMANN, 1888, S. 408, 1889, S. 451.

**Fundnotizen:** Bagamoyo, im nördlich gelegenen Sumpf, F. STUHLMANN leg. 29. VI. 88.

Sansibar, in Brunnen und in Sümpfen, F. STUHLMANN leg. 31. V. 88, 13. XII. 88 und 16. XI. 88.

### Gen. *Aulophorus* Schm.

Wie oben unter Gen. *Dero*. (s. s.) angegeben, fasse ich in dieser Gattung jene Arten der alten, weiteren Gattung *Dero* Ok. zusammen

die durch den Besitz von zwei fadenförmigen Anhängen (Palpen) am Kiemennapf ausgezeichnet sind.

**Diagnose** des Gen. *Aulophorus* Schm.: Kopflappen gerundet. Borsten in vier Bündeln an einem Segment.

Ventrale Borstenbündel mit gabelspitzigen Hakenborsten, an allen Segmenten vom 2. an.

Dorsale Borstenbündel am 5. oder 6. Segment beginnend, mit Haarborsten und Nadel- oder Hakenborsten.

Hinterende zu einem Kiemennapf erweitert, an dessen Innenseite paarige Kiemen stehen und dessen Rand in ein paar fadenförmige Anhänge (Palpen) ausgezogen ist.

**Typus:** *Aulophorus discocephalus* Schm.

*Aulophorus furcatus* (Ok.).

Synon. u. Literatur siehe unter: *Dero furcata*, MICHAELSEN, 1900, S. 29. Außerdem:

*Aulophorus* (*Dero*) *sp.*, STUHLMANN, 1888, S. 807; 1889, S. 453.

**Fundnotizen:** Sansibar, im Sumpf, F. STUHLMANN leg. 16. XI. 88 und 24. X. 88.

*Aulophorus palustris* n. sp.

*Dero sp.* STUHLMANN, 1888, S. 807, 808.

**Fundnotizen:** [Sansibar, F. STUHLMANN leg. 1888].

Bagamoyo, im nördlich gelegenen Sumpf, F. STUHLMANN leg. 15. VII. 88.

**Vorläufige Diagnose:** Länge etwa 9 mm, Dicke max. 0,3 mm, Segmentzahl etwa 50.

Dorsale Borstenbündel am 5. Segment beginnend, mit Haarborsten und gabelspitzigen Hakenborsten.

Kiemennapf mit 4 (5?) Paar fingerförmigen Kiemen. Palpen schlank, am Hinter- (Unter-) Rande entspringend.

**Erörterung:** Eine ausführliche Beschreibung dieser Art behalte ich mir für später vor.

**Gen. *Pristina* Ehrbg.**

*Pristina longiseta* Ehrbg.

Synon. u. Literat. siehe unter: *P. l.*, MICHAELSEN, 1900, S. 34. Außerdem: *P. l.*, STUHLMANN, 1888, S. 804, 807.

*P. Leidyi*, MICHAELSEN, 1905, S. 7 d. Sep.

**Fundnotiz:** Sansibar, Wasserleitung nördlich von der Stadt, F. STUHLMANN leg. 31. V. 88.

Vorliegend mehrere Exemplare.

**Erörterung:** Die Untersuchung der vorliegenden Exemplare läßt es mir ratsam erscheinen, *P. longiseta* Ehrbg. mit *P. Leidyi* Fr. Smith zu vereinen. Auch diese Sansibar-Stücke besitzen eine Fiederung der dorsalen Haarborsten, wie sie für *P. Leidyi* charakteristisch ist; dieselbe ist jedoch noch zarter und noch schwieriger zu erkennen als bei den Stücken von Hamburg (vgl. MICHAELSEN, l. c. s. 1905), keinenfalls so deutlich wie nach Fr. SMITH bei den nordamerikanischen und nach meiner Untersuchung bei den südamerikanischen Exemplaren. Es finden sich also verschiedene Grade der Stärke dieser Fiederanhänge. Es mag diese graduelle Verschiedenheit als Lokalvariation aufgefaßt werden. Bei den Sansibar-Stücken sind die Fiederanhänge so schwer zu erkennen, daß ich aus ihrem Vorhandensein keinen Grund zur Absonderung dieser Form von *P. longiseta* Ehrbg., bei der nichts von einer Fiederung erwähnt ist, entnehmen kann. Die amerikanischen Formen mit stärkerer Fiederung mögen als »var. *Leidyi* (Fr. Smith)« von dieser typischen *P. longiseta* mit schwer erkennbarer (oder ganz fehlender?) Fiederung unterschieden werden. Die Stücke von Hamburg glaube ich noch der typischen Form zuordnen zu sollen.

*Pristina aequiseta* Bourne.

Synon. u. Literat. siehe unter: *P. ae.*, MICHAELSEN, 1900, S. 34. Außerdem: *P. sp.*, STUHLMANN, 1888, S. 807.

*P. proboscidea*, MICHAELSEN, 1905. S. 10 d. Sep.

**Fundnotiz:** Sansibar, in der Wasserleitung, F. STUHLMANN leg. 29. VI. 88.

Vorliegend ein einziges Exemplar.

**Erörterung:** *P. aequiseta* verhält sich zu *P. proboscidea* Bedd. ebenso wie *P. longiseta* Ehrbg. zu *P. Leidyi* Fr. Smith. Bei *P. aequiseta* ist nichts von einer Fiederung der dorsalen Haarborsten erwähnt, die bei *P. proboscidea* mehr oder weniger deutlich vorhanden ist. Das vorliegende Sansibar-Stück läßt die Fiederung noch eben erkennbar sein; dieselbe ist jedoch so zart, daß sie sehr wohl übersehen worden sein mag. Dieses Sansibar-Stück ist demnach als typische Form von *P. aequiseta* zu bezeichnen, und diese Art mit *P. proboscidea* Bedd. (vgl. MICHAELSEN, l. c. s. 1905) zu vereinen. Die Form mit stark gefiederten, langen dorsalen Haarborsten muß als *P. aequiseta* var. *paraguayensis* (Michlson) bezeichnet werden.

Zu erwähnen ist noch, daß der Kopflappen bei dem vorliegenden Stück verhältnismäßig plump aussieht. Er ist zwar viel

länger als breit, aber nicht in eine tentakelförmige Spitze ausgezogen. Offenbar liegt hier nur eine postmortale Deformation vor; denn STUHLMANN gab dem Objekt eine Skizze bei, an der eine deutliche tentakelartige Spitze am Kopfappen zu sehen ist.

### Fam. Enchytraeidae.

#### Gen. *Fridericia* Michlsn.

*Fridericia* sp. (*bisetosa* [Levins.]?).

Synon. u. Literat. über *F. biset.* siehe unter: *F. b.*, MICHAELSEN, 1900, S. 96.

**Fundnotiz:** Sansibar, in der Wasserleitung, F. STUHLMANN leg. 24. XI. 88.

Vorliegend ein einziges unreifes Stück, dessen Bestimmung nicht mit voller Sicherheit ausgeführt werden konnte.

### Fam. Megascolecidae.

#### Subfam. Trigastrinae.

#### Gen. *Dichogaster* Bedd.

*Dichogaster modesta* Michlsn.

*D. mod.*, MICHAELSEN, 1903a, S. 446, Taf. 24, Fig. 9.

**Fundnotiz:** Mtschinga in Wanga, 7 $\frac{1}{2}$  Stunde nördlich von Lindi, am Meere, 3—5 m über dem Meeresspiegel; EWERBECK leg. (2 Expl.).

*Dichogaster parva* (Michlsn).

*Benhamia parva*, MICHAELSEN, 1896, S. 31, Taf. I, Fig. 9—11.

*Dichogaster parva*, MICHAELSEN, 1900, S. 356.

**Fundnotiz:** Ost-Usambara, Amani; A. BORGERT leg. VIII. 04 (einige geschlechtsreife Exemplare).

*Dichogaster Bolawi* (Michlsn).

Synon. u. Literat. siehe unter: *D. Bol.*, MICHAELSEN, 1900, S. 340.

**Fundnotizen:** Dar es Salaam; F. STUHLMANN leg. (einige Expl.). Amani in Ost-Usambara, A. BORGERT leg. VIII. 04 viele Expl.).

*Dichogaster silvestris* (Michlsn).

*Benhamia silv.*, MICHAELSEN, 1896, S. 28, Taf. I, Fig. 5—7.

*Dichogaster silv.*, MICHAELSEN, 1900, S. 352.

**Fundnotiz:** Kiwu-See; A. KANDT leg. (ein einziges gut konserviertes, halbreifes, gürtelloses Exemplar).

**Erörterung:** Das vorliegende Exemplar weicht von den Originalstücken, deren eines ich einer Nachuntersuchung unterziehen konnte, durch die geringere Größe der Penialborsten ab; dieselben waren nur etwa 2 mm lang und distal nur  $3\frac{1}{2} \mu$  dick, also nur halb so lang und dick wie die der Originale; auch war die Zahl der Ornamentspitzchen etwas geringer. Diese Abweichung beruht zweifellos auf dem jugendlicheren Zustand des Exemplars vom Kiwu-See.

Ich charakterisierte die Nephridien in der Originalbeschreibung als »zottigen Besatz an der Leibeswand«. Das ist nicht ganz korrekt. An dem vorzüglich konservierten neuen Material ist deutlich zu erkennen, daß das Nephridialsystem im Mittelkörper aus säckchenförmigen Micronephridien, jederseits etwa zehn in einem Segment, besteht. Gegen die Bauchseite nimmt die Größe der Nephridien stark ab; auch sind die sehr kleinen der ventralen Medianlinie zunächst stehenden nicht ganz kompakt, sondern lockerer, so daß sie tatsächlich ein zottiges Aussehen darbieten. Wenngleich das nachuntersuchte Originalstück die Nephridien bei weitem nicht so deutlich erkennen ließ, so konnte ich jetzt doch feststellen, daß es in dieser Hinsicht mit dem neuen Material übereinstimmt.

*Dichogaster Stuhlmanni* Michlsn.

affin. *Titanus*, STUHLMANN, 1889, S. 457.

*Benhamia Stuhlmanni*, MICHAELSEN, 1890, S. 5, Taf. I, Fig. 3—9, Taf. II, Fig. 14.

*Acanthodrilus Stuhlmanni*, BEDDARD, 1891, S. 271.

*Dichogaster Stuhlmanni*, MICHAELSEN, 1900, S. 349.

**Fundnotizen:** Ujiji am Tanganika, Ramata; HÖSEMANN leg. Wiedhafen am Njassa; FÜLLEBORN leg.

Vorliegend einige stark erweichte Exemplare.

*Dichogaster Austeni* Bedd.

*Benhamia Aust.*, BEDDARD, 1901c, S. 206, Textfig. 17; 1901d, S. 705, Textfig. 92, 93, 94.

*Dichogaster Aust.*, MICHAELSEN, 1903b, S. 110.

**Fundnotiz:** Banja in Wanga, 3 Stunden nördlich von Lindi, an einer Meeresbucht, Boden schwarz-sandig, nicht frei von Salz; EWERBECK leg. 31. I. 03.

Vorliegend zahlreiche stark erweichte Stücke.

**Erörterung:** Ich kann nach Untersuchung dieses Materials die Angaben BEDDARDS über diese interessante Art in jedem Punkte bestätigen.

*Dichogaster wangaensis* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 1, 2).

**Fundnotiz:** Mtschinga in Wanga, 7 $\frac{1}{2}$  Stunde nördlich von Lindi, am Meere, 3—5 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 25. VII. 03.

Vorliegend ein einziges geschlechtsreifes Stück.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge 60 mm, Dicke 5 mm, Segmentzahl 92.

**Färbung:** dorsal am Mittelkörper graubraun, nach vorn dorsal in bläulichgrau, nach den andern Richtungen in gelblichgrau übergehend.

Kopf undeutlich pro-epilobisch; von der winzigen, kaum erkennbaren dorsalmedianen Ausbuchtung des Kopfring-Vorderrandes zieht sich eine dorsalmediane Furche über den ganzen Kopfring hin bis an Intersegmentalfurche 1/2.

Borsten sehr zart, eng gepaart. Ventralmediane Borstendistanz ein sehr Geringes kleiner als die mittleren lateralen ( $aa < bc$ ); dorsalmediane Borstendistanz annähernd gleich drei Vierteln des Körperrumfangs ( $dd = \text{etwa } \frac{3}{4} u$ ).

Erster Rückenporus auf Intersegmentalfurche 4/5.

Gürtel am 14.—20. Segment (= 7), ringförmig, aber ventral anders als lateral und dorsal, ventral am 14., 15. und 16. Segment mit je einer quer-rechteckigen polsterförmigen Erhabenheit.

Ein gerundet trapezförmiges, seitlich schwach ausgeschnittenes männliches Geschlechtsfeld ventralmedian am 17.—19. Segment, hinten etwas breiter als vorn. Prostata-Poren zwei Paar, am 17. und 19. Segment, auf krausen Kreisflecken, die ungefähr in den Borstenlinien *ab* liegen, die hinteren ein sehr Geringes weiter lateral als die vorderen. Samenrinnen an den Medialseiten jener Kreisflecken entspringend, geschweift, in der Mitte, d. i. im Bereich des 18. Segments, lateral konvex, im Bereich des 17. und 19. Segments lateral etwas konkav. Dazwischen liegende Partien des männlichen Geschlechtsefeldes regelmäßig symmetrisch gefurcht, mit ziemlich flachen, verschiedengestaltigen Polstern oder Papillen zwischen den Furchen.

Samentaschen-Poren zwei Paar, auf Intersegmentalfurche 7/8 und 8/9 in den Borstenlinien *ab*, ziemlich unscheinbar.

**Innere Organisation:** Dissepiment 9/10—13/14 stark verdickt.

Zwei kräftige Muskelmagen vor den verdickten Dissepimenten. Drei Paar kleine, schmal nierenförmige Kalkdrüsen im 15. bis

17. Segment. Mitteldarm mit einer breit saumförmigen, dorsalmedianen Typhlosolis und jederseits in geringer Entfernung von dieser mit einer schmal saumförmigen Nebentyphlosolis. Die Typhlosolis beginnen mehrere Segmente hinter dem Vorderende des Mitteldarmes.

Jederseits etwa 12 unregelmäßig gestellte Micronephridien in einem Segment, von der dorsalen gegen die ventrale Region an Größe abnehmend, ventral sehr klein.

Prostaten lang schlauchförmig, eng und breit geschlängelt. Penialborsten (Fig. 2) etwa  $4\frac{1}{2}$  mm lang, proximal etwa 80  $\mu$  dick, distal langsam verschmälert, mäßig stark und im allgemeinen gleichmäßig gebogen; distales Ende leicht S-förmig gekrümmt; äußerstes distales Ende hakenförmig zurückgebogen, in zwei ziemlich stark divergierende, abgeflachte, stumpfspitzige Klauen auslaufend; mittlere Partie der Penialborsten mit schlanken, eng anliegenden Spitzchen verziert; dieselben stehen in vier häufig und unregelmäßig unterbrochenen Längslinien, die genau parallel der Längsachse verlaufen.

Samentaschen (Fig. 1): Ampulle aus zwei durch eine scharfe Ringelfurche gesonderten Teilen bestehend, proximal (Fig. 1 *pap*) dünnwandig, glatt, im optischen Längsschnitt annähernd herzförmig, distal (Fig. 1 *dap*) dickwandig, quer gerunzelt; Ausführgang (Fig. 1 *ag*) wenig kürzer als die Ampulle und etwa halb so dick, distal etwas verengt, ziemlich scharf abgesetzt, stark gebogen, mit dicker, muskulöser Wandung; ein einziges Divertikel (Fig. 1 *dr*) schmiegt sich in die Höhlung zwischen der Konkavität des Ausführganges und dem vorragenden Ampullenrande ein; das Lumen des Divertikels ist einfach, unregelmäßig oval; der enge, etwas geschlängelte, in scharfem Absatz aus dem Lumen hervorgehende Ausführkanal mündet in die distale Partie der Ampulle ein; die Wandung des Divertikelraumes ist dünn, die des Ausführkanales dicker; das ganze Divertikel ist in eine Gewebsmasse (Fig. 1 *ng*) eingebettet, die sich als Strang nach der Leibeswand hinzieht und von engen Nephridialkanälen durchsetzt ist, also dem Nephridialsystem angehört.

**Erörterung:** *Dichogaster wangaensis* steht der *D. Austeni* (Bedd.) (*Benhamia Austeni*, BEDDARD 1901 c, S. 206, 1901 d, S. 705) nahe. Sie ähnelt dieser Art zumal in der Gestaltung der Samentasche und in der der Penialborsten; doch liefern gerade diese Organe auch die Unterscheidungsmerkmale zwischen diesen beiden Arten. Bei *D. Austeni* sind die Samentaschen-Divertikel frei, bei *D. wan-*

*gaensis* in Nephridialmassen eingebettet. Die Penialborsten haben bei *D. Austeni* ein einfaches, schwach gebogenes distales Ende, bei *D. wangaensis* ein stark gebogenes, in zwei Klauen auslaufendes distales Ende. Die für beide Arten gleichartige Ornamentierung beginnt bei *D. Austeni* dicht unterhalb des distalen Endes, bei *D. wangaensis* in weiter Entfernung von demselben. Diese Unterschiede sind gegenüber den Ähnlichkeiten nicht besonders stark ins Gewicht fallend. Vielleicht handelt es sich hier nur um Varietäten einer variablen Art.

### Subfam. Eudrilinae.

Die Umgrenzung einiger Gattungen der Sectio *Pareudrilacea* dieser Unterfamilie hat in dieser Arbeit eine Veränderung erfahren. Ich habe die 1903 a (S. 462) aufgestellte Gattung *Metschaina* mit *Platydrilus* verschmolzen (also *Platydrilus suctorius* statt *Metschaina suctoria* Michlson). Die Vergrößerung der Borsten an gewissen Körperpartien scheint mir nicht wesentlich genug, um darauf eine Gattungs-sonderung zu begründen.

Die angebliche schlauchförmige Verbindung zwischen Samentasche und Eileitern bei *Platydrilus* im älteren Sinne ist bei keiner Art mit voller Sicherheit nachgewiesen. Für wesentlich halte ich den für *Platydrilus* (s. l.) charakteristischen holoandrischen Zustand des Geschlechtsapparates, sowie den für *Eudriloides* und *Notyclus* charakteristischen metandrischen Zustand. Eine systematische Bedeutung mag auch den Nebenorganen der Samentasche, den Drüsen, Nebentaschen und Divertikeln am Vorraum der Samentasche oder neben demselben, zukommen. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß die Auffindung weiterer Formen und eine genauere Untersuchung dieser Organe später eine Neuordnung der Eudrilinen dieser Gruppe nach ganz neuen Gesichtspunkten erfordere. Auch das Verhältnis der bis jetzt nur sehr lückenhaft bekannten Gattungen *Megachaetina* und *Reithrodrilus* zu den oben erwähnten Gattungen bedarf einer Revision nach Untersuchung geschlechtsreifen Materials. Leider ist es nicht bekannt, ob diese Gattungen holoandrisch oder metandrisch, ob sie sich enger an *Platydrilus* oder an *Eudriloides* anschließen. Die Asymmetrie im männlichen Ausführapparat von *Reithrodrilus* (eine unpaarige Prostata steht hier neben einem ebenfalls unpaarigen Penialborstensack) ist ein Charakter von sicherlich nur geringer systematischer Wertigkeit, der kaum die Aufstellung einer besonderen Gattung rechtfertigt. Die Gattung *Reithrodrilus* muß als provisorisch

angesehen werden, bis etwa an neuem, geschlechtsreifem Material andre besondere Gattungscharaktere aufgefunden werden.

Im Gegensatz zu der Unklarheit, die noch in der systematischen Gliederung der *Pareudrilacea* herrscht, kann die Gliederung der hier in Betracht kommenden Gruppe der *Eudrilacea* (*Eminoscolex-Polytoreutus*) als fast genügend geklärt bezeichnet werden. Durch Auffindung der Gattung *Bettonia* Bedd., die als ein verbindendes Glied zwischen *Eminoscolex* und *Teleudrilus* angesehen werden muß, schließen sich die Gattungen dieser Gruppe zu einem lückenlosen System zusammen. Man kann in dieser Gruppe gewisse Hauptgattungen mit größerer oder sehr großer Artenzahl (*Eminoscolex*, *Neumanniella*, *Teleudrilus* und *Polytoreutus*) und vermittelnde Gattungen mit geringer Zahl von Arten (bis jetzt mit je einer Art) unterscheiden (*Bettonia* zwischen *Eminoscolex* und *Teleudrilus*, *Teleutoreutus* zwischen *Teleudrilus* und *Polytoreutus*, *Gardullaria* zwischen *Eminoscolex* und *Neumanniella*). Wenn sich die Gattungssonderung jetzt auch noch scharf durchführen läßt, eben durch Aufstellung besonderer kleiner Gattungen für die vermittelnden Glieder, so wird die Sache jedenfalls schwieriger werden bei Auffindung weiterer Zwischenglieder, die die Kette so eng schließen, daß sie als kontinuierlich anzusehen ist.

### Gen. *Platydrilus* Michlson.

*Platydrilus Zimmermanni* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 19.)

**Fundnotiz:** Deutsch-Ostafrika, Gebiet der Küstenflüsse (wahrscheinlich Usambara), ZIMMERMANN oder EICHELBAUM leg. 1904.

Vorliegend zahlreiche sehr stark erweichte Exemplare.

**Äußeres:** Dimensionen nach bestmöglicher Reduzierung der infolge von Erweiterung, übermäßig gestreckten Stücke: Länge etwa 140 mm, Dicke max. etwa 3 mm; Segmentzahl etwa 320.

**Färbung:** dorsal dunkel; irisierend.

Borsten am Vorder- und Mittelkörper sehr zart, etwa 0,18 mm lang, und sehr eng gepaart, am Hinterkörper mäßig zart, etwa 0,3 mm lang, mäßig eng gepaart. Ventralmediane Borstendistanz etwas größer als die mittleren lateralen ( $aa > bc$ ); dorsalmediane Borstendistanz wenig größer als der halbe Körperumfang ( $dd = \frac{5}{9} u$ ).

Rückenporen vorhanden, erster auf Intersegmentalfurche 13/14.

Gürtel sattelförmig, die ventralmediane Partie zwischen den Borstenlinien *a* freilassend, am 14.—16. Segment (= 3). Borsten,

Intersegmentalfurchen und Rückenporen auch in der Gürtelregion erkennbar.

Männlicher Porus ventralmedian am 17. Segment, auf der Kuppe einer großen, annähernd kreisrunden, polsterförmigen oder kuppelförmigen Erhabenheit, die die ganze Länge des 17. Segments einnimmt.

Weibliche Poren (äußerlich nicht erkannt) lateral in der Gürtelregion.

Samentaschen-Porus ein breiter, ventralmedianer Querschlitz am 13. Segment, dicht hinter der Borstenzone, seitlich bis an die Borstenlinie *a* reichend, umgeben von einem kreisrunden Hof, der hinten etwas auf das 14. Segment hinübergreift.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 und 12/13 schwach verdickt, noch als zart zu bezeichnen, die dazwischenliegenden etwas stärker verdickt, als mäßig stark zu bezeichnen.

Muskelmagen mäßig stark, im 5. Segment. In den folgenden Segmenten, vom 6. an und mindestens bis zum 13. Segment, trägt der Oesophagus je ein paar fettkörperartige, mit einem Blutgefäß ausgestattete Anhänge. Die Anhänge der vorderen Paare sind ziemlich einfach und klein; nach hinten nehmen sie an Größe zu; sie erscheinen hier mehrmals eingekerbt, bzw. schwach gelappt. Die des letzten Paares sind enorm vergrößert und ziehen sich anscheinend durch einige Segmente nach hinten hin. An ihrer Basis stehen mehrere Nebenanhänge — ausgezogene Läppchen? — Es ließ sich nicht genau feststellen, ob diese vergrößerten fettkörperartigen Anhänge dem 13. oder 14. Segment angehören.

Zwei Paar in lange, mäßig breite Bänder zerschnittene Samentrichter liegen frei im 10. und 11. Segment. Zwei Paar Samensäcke ragen von Dissepiment 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 hinein. Die Samensäcke sind sehr charakteristisch gestaltet. Von einem schmalen, langen Sack gehen zweizeilige Fiedern aus, die kaum schmaler als der Stammsack sind, und von der Basis des letzteren gegen das blinde Ende desselben an Länge abnehmen, so daß der ganze Samensack an einen einfach gefiederten Farnwedel erinnert. Die Samensäcke des hinteren Paares sind beträchtlich größer als die des vorderen. Die Prostaten sind lang schlauchförmig, mäßig dick, unregelmäßig aber meist nicht besonders stark verbogen, äußerlich glatt, aber nicht glänzend, sondern duff. Distal sind sie kegelförmig zugespitzt und verschmelzen mit diesen Spitzen,

um dann sofort gemeinsam in die Copulationstasche einzutreten. Die Copulationstasche füllt die große äußere Erhabenheit des männlichen Porus aus. Sie ist sphäroidisch, abgeplattet kugelig, und besitzt eine dicke, muskulöse Wandung. Jederseits dicht neben dem gemeinsamen Ausmündungsende der Prostaten durchbohrt ein Penialborstensack die Wandung der Copulationstasche. Die Penialborsten (Fig. 19) sind ziemlich plump, etwa 1,7 mm lang und in der Mitte etwa 50  $\mu$  dick, proximal noch dicker, distal etwas dünner. Ihr proximales Ende ist weit umgebogen, hakenförmig; im übrigen sind sie ziemlich schwach gebogen. Das distale Ende ist stumpf zugespitzt, dicht unterhalb dieser Spitze verdickt und schwach verbreitert, dabei an der konkaven Krümmungsseite etwas ausgehöhlt. Es hat den Anschein, als sei die Borste hier in der Längsrichtung etwas schief gestaucht, ohne daß die eigentliche Spitze in diese Stauchung einbegriffen sei. Dieser Anschein wird dadurch verstärkt, daß in dieser Region die innere Längsfaserung deutlicher hervortritt, gleichsam, wie wenn die Fasern infolge der Stauchung auseinander getrieben seien. Da diese Gestaltung an vielen Penialborsten, den sämtlichen untersuchten, gleicherweise ausgebildet war, so ist sie als für diese Art charakteristisch anzusehen, nicht etwa als Abnormität. Eine weitere Ornamentierung der Penialborsten ist nicht vorhanden.

Der weibliche Geschlechtsapparat ist auffallend wegen des Fehlens einer sackartigen Samentasche. Die Samentasche besteht lediglich aus einer, abgesehen von der äußeren Öffnung, allseitig geschlossenen, dickwandig muskulösen, abgeplatteten, länglich ovalen Tasche, die mit ganzer Fläche an die Leibeswand angeheftet ist. Die mittlere Partie der inneren Wandung ist stark verdickt und ragt stempelartig in das Lumen ein. Die ganze Samentasche ist dem muskulösen Vorraum der Samentaschen anderer Eudrilinen homolog zu erachten. Die Ovarien sitzen frei im 13. Segment, in dem sich auch ziemlich große freie Eizellen finden. Die im allgemeinen schlanken, gerade gestreckten Eileiter sind in der proximalen Partie stark verdickt und U-förmig zusammengebogen. Die aus dem proximalen Ende der Eileiter hervorgehenden Eitrichter münden einesteils frei in das 14. Segment und schließen sich andernfalls zu einer kurzen Röhre, die nach hinten in einen locker traubigen, ziemlich großbeerigen Eiersack einführt. Jede Beere des Eiersackes repräsentiert ein Kämmerchen mit einer einzigen, ziemlich großen Eizelle. Eine Kommunikation zwischen dem weiblichen Ausführapparat und der Samentasche ist anscheinend nicht vorhanden.

**Erörterung:** Diese Art ist von allen Arten nicht nur ihrer Gattung, sondern auch der naheverwandten Gattungen durch das Fehlen der dünnwandigen Samentaschen-Ampulle ausgezeichnet. Als bequemstes Speciesmerkmal ist die Gestalt der Penialborsten anzusehen.

*Platydrilus armatissimus* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 5—7.)

**Fundnotiz:** Amani in Ost-U sambara, A. BORGERT leg. VIII. 04.  
Vorliegend mehrere geschlechtsreife Exemplare und einige unreife.

**Äußeres:** Dimensionen der geschlechtsreifen Stücke: Länge 33—52 mm, Dicke 0,85—1,15 mm, Segmentzahl 80—90.

**Färbung:** schmutziggrau; pigmentlos.

**Habitus:** *Oenerodrilus*-artig.

Kopf epilobisch?

Borsten im allgemeinen zart, etwa 0,12 mm lang und 11  $\mu$  dick, eng gepaart. Ventralmediane Borstendistanz fast doppelt so groß wie die lateralen ( $aa = \text{etwa } 2 ab$ ); die dorsalmediane Borstendistanz beträgt ungefähr zwei Drittel des ganzen Körperumfangs ( $dd = \text{etwa } \frac{2}{3} u$ ).

Der Gürtel ist stark erhaben, sattelförmig. Er erstreckt sich über die Segmente 14—17 (= 4). Ein unpaariger männlicher Porus liegt ventralmedian hinten am 17. Segment (auf Intersegmentalfurche 17/18?), auf einer kleinen Papille. Ein unpaariger Samentaschen-Porus liegt ventralmedian am 13. Segment, auf einer großen rundlichen Papille, die die ganze Länge des 13. Segments einnimmt.

Die ventralen Borstenpaare ( $ab$ ) des 15. und 16. Segments sind umgeben von großen, rundlichen Drüsenhöfen, denen je ein etwas in die Leibeshöhle hineinragendes Drüsenpolster entspricht. Die entsprechenden Borsten  $a$  und  $b$  sind zu Geschlechtsborsten (Fig. 6, 6a) umgewandelt, S-förmig gebogen, distal anfangs schlankkonisch verjüngt und am äußersten Ende senkrecht gegen die Mediane abgeplattet und etwas verbreitert; dieses abgeplattete Ende ist schaufelförmig, an den Seitenrändern etwas verdickt, am Ende gerade abgestutzt; unterhalb dieser schaufelartigen Umbildung trägt die konvexe Rückenseite der Borste eine Anzahl zerstreute, schlanke, ziemlich eng anliegende, bzw. sich in narbige Vertiefungen einschmiegende Zähnchen. Zugleich sind die Geschlechtsborsten stark vergrößert, und zwar die Borsten  $a$  noch stärker als die Borsten  $b$ ; während erstere ( $a$ ) etwa 0,3 mm lang und 17  $\mu$  dick sind, messen letztere ( $b$ ) nur etwa 0,2 mm in der Länge und 14  $\mu$  in der Dicke.

**Innere Organisation:** Die Dissepimente 5/6—9/10 sind schwach verdickt, am deutlichsten die mittleren derselben, die extremen noch schwächer; die nächstfolgenden Dissepimente sind sehr zart, wenngleich noch etwas stärker als die ungemein zarten Dissepimente des Mittelkörpers (von 12/13 an).

Ein kräftiger Muskelmagen liegt im 5. Segment; in den folgenden 8 Segmenten 6—13 trägt der Oesophagus je ein Paar große, unregelmäßig gebogene fettkörperartige Anhänge; dieselben sind von je einem Blutgefäß begleitet, das sie röhrenartig fast ganz umhüllen. Im 14. Segment erweitert sich der enge Oesophagus zum Mitteldarm.

Zwei Paar stark gefaltete Samentrichter liegen frei im 10. und 11. Segment. Zwei Paar mehrteilige Samensäcke ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in das 11. und 12. Segment hinein.

Die Prostaten sind kurz- und dick-schlauchförmig, fast birnförmig; sie divergieren nach hinten und sind distal kurz konisch verjüngt; ohne deutlichen Ausführgang münden sie durch eine winzige gemeinsame Copulationstasche aus. Ihre Oberfläche ist glatt, aber nicht glänzend, nur am distalen Ende mit einer dünnen, aber deutlichen Ringmuskelschicht ausgestattet. Ihre Wandung ist dick, drüsig, ihr Lumen eng.

Vor jeder Prostata liegt ein Penialborstensack mit einer einzigen Penialborste. Die Penialborsten (Fig. 5) sind ungefähr 0,28 mm lang und 22  $\mu$  dick, am proximalen Ende stark gebogen, sonst fast gerade gestreckt, proximal seitlich abgeplattet, im übrigen fast drehrund, distal mäßig schlank konisch zugespitzt, mit schwach schnabelartig gebogener Spitze. Eine Ornamentierung ist nicht erkennbar.

Durch den Samentaschenporus gelangt man in einen breiten, abgeplatteten Samentaschenvorraum (Fig. 7 *vr*), der sich, ohne ein eigentliches Divertikel zu bilden, auch etwas nach vorn (bis an das Dissepiment 12/13) erstreckt und hinten ohne scharfen Absatz in die eigentliche, mäßig dick schlauchförmige, proximal etwas angeschwollene Samentasche (Fig. 7 *st*) übergeht; die letztere erstreckt sich fast bis an die Prostatenregion nach hinten. An der Basis des Samentaschenvorraumes entspringen zahlreiche, gedrängt stehende, keulenförmige, unregelmäßig verdickte und eingeschnürte Büschel, die seitlich ziemlich weit in die Leibeshöhle hineinragen, und in die der Samentaschenvorraum gleichsam eingebettet ist. Die vorderen, in der Nähe des Dissepiments 12/13 entspringenden Büschel sind

zweifellos die Ovarien (Fig. 7 *ov*); in den angeschwollenen Partien dieser keulenförmigen Stränge erkennt man deutlich Eizellen von etwa  $35 \mu$  Dicke. Die weiter hinten stehenden (und entspringenden?) Büschel (Fig. 7 *dr*) scheinen nicht zu den Ovarien zu gehören, wenngleich sie fast genau so aussehen wie unreife Ovarialbüschel. Vielleicht sind sie drüsig. Der ungünstige Erhaltungszustand erlaubte leider keine sichere Feststellung über ihre Natur. Die Eileiter sind proximal stark verdickt und zu engen Schleifen zusammengebogen. Sie eröffnen sich durch große Eitrichter frei in das 13. Segment. Eiersäcke sind nicht erkannt worden.

**Erörterung:** *P. armatissimus* ist durch den Besitz sehr charakteristisch gestalteter Geschlechtsborsten an einigen Gürtelsegmenten von allen Gattungsgenossen unterschieden und erinnert in dieser Hinsicht an den übrigens auch ziemlich nahestehenden *Reithrodriulus minutus* Michlson, den Typus der Gattung *Reithrodriulus*. Bei diesem letzteren sind Penialborsten und Geschlechtsborsten von gleicher Gestalt, bei *Platydrilus armatissimus* sind sie verschieden gestaltet.

*Platydrilus Borgerti* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 20, 21.)

**Fundnotiz:** Amani in Ost-Usambara, A. BORGERT leg. IX. 04. Vorliegend mehrere geschlechtsreife Stücke.

**Äußeres:** Dimensionen der vollständig geschlechtsreifen, mit Gürtel ausgestatteten Tiere sehr verschieden; kleinstes derselben 29 mm lang,  $1\frac{1}{2}$  mm dick und aus 81 Segmenten bestehend; größtes 68 mm lang,  $2-2\frac{1}{4}$  mm dick und mit 122 Segmenten.

Kopf pro-epilobisch; Vorderrand des 1. Segments dorsalmedian seicht ausgebuchtet. Segmente einfach, ohne Ringelfurchen. Körper auch am Hinterende annähernd drehrund.

Borsten im allgemeinen mäßig zart, am Hinterende kaum merklich größer, aber immer noch zart. Eng gepaart. Borstendistanz  $aa = \frac{4}{3} bc$ ;  $dd = \frac{5}{9} u$ .

Nephridialporen nicht erkannt.

Zarte Rückenporen vorhanden (nur an der abpräparierten Cuticula des Mittelkörpers erkannt).

Gürtel stark erhaben, am 14.—17. Segment (= 4), sattelförmig, in der am 15. und 16. Segment schmalen, gegen die Enden der Gürtelregion bis zu den Borstenlinien *a* sich verbreiternden ventralmedianen Partie fehlend. Borsten und Intersegmentalfurchen auch am Gürtel erkennbar.

Männlicher Porus ventralmedian auf Intersegmentalfurche 17/18, auf einer quer-ovalen Papille.

Samentaschen-Porus auf einer großen, stark erhabenen, runden Papille, die fast die ganze Länge des 13. Segments einnimmt und nur den schmalen Vorderrand desselben freiläßt.

Weibliche Poren lateral in der vorderen Partie der Gürtelregion (auf Intersegmentalfurche 14/15?).

Innere Organisation: Dissepiment 5/6—9/10 stark verdickt, die nächstfolgenden beiden schon sehr zart, wengleich noch nicht ganz so zart wie die Dissepimente des Mittelkörpers.

Ein kräftiger, tonnenförmiger Muskelmagen im 5. Segment. Fettkörperartige Anhänge an dem Oesophagus paarweise in den Segmenten 6—13 (?), unregelmäßig eingeschnürt und verdickt, von einem Blutgefäß begleitet, das sie stellenweise röhrenförmig umfassen, diejenigen der Segmente 10 (?) bis 13 (?) modifiziert, mit gröber gekörneltem Zell-Inhalt. Transversalgefäße des 10. und 11. Segments stark herztartig angeschwollen.

Zwei Paar Hoden- und Samentrichter frei im 10. und 11. Segment. Zwei Paar gedrängt- und großbeerig-traubenförmige Samensäcke von Dissepiment 10/11 und 11/12 in das 11. und 12. Segment hineinragend. Prostaten sehr kurz schlauchförmig, geradegestreckt, nach hinten divergierend; äußerlich glatt, etwas muskulös glänzend, distal sich vereinigend und ohne gesonderten Ausführgang direkt durch eine sehr kleine, die männliche Papille ausfüllende Copulationstasche ausmündend. Die vordere Wandung der Copulationstasche wird jederseits von dem distalen Ende eines Penialborstensackes durchbohrt. In jedem Penialborstensack eine einzige Penialborste. Penialborste (Fig. 20 *a, b*) abgeplattet, proximal allmählich, distal schneller verschmälert und in eine mäßig scharfe Spitze auslaufend, im allgemeinen geradegestreckt, an den Enden jedoch etwas senkrecht gegen die Fläche der Abplattung gebogen, etwa  $\frac{1}{2}$  mm lang,  $56 \mu$  breit und  $30 \mu$  dick, ohne Ornamentierung, honiggelb.

Der Samentaschenporus führt zunächst in einen breiten, mehr oder weniger flachen Vorraum (Fig. 21 *vr*) ein, der außen (gegen die Leibeshöhle hin) mit einem kurzzottigen Drüsenbesatz versehen ist. Aus der Hinterseite dieses Vorraumes tritt die eigentliche Samentasche (Fig. 21 *st*) aus. Die letztere ist sehr lang und dünn-schlauchförmig; sie erstreckt sich zunächst ventralmedian gerade nach hinten, biegt jedoch, bevor sie die Prostatenregion erreicht, aus

der Mediane heraus, um nach Beschreibung einiger unsymmetrischer Krümmungen blind zu enden. An der vorderen Partie des Samentaschenvorraumes sitzt ein unpaariges Divertikel (Fig. 21 *dv*); dasselbe liegt gerade vor dem Vorraum und ist nur wenig kleiner als dieser, von dem es sich durch seine hellere Färbung deutlich abhebt; das Divertikel ist schwach gelappt; die Lappen sind kurz und fest gegen den Hauptraum des Divertikels angepreßt; es mündet durch einen kurz- und dick-schlauchförmigen Stiel in den Vorraum der Samentasche ein.

Die Eileiter sind im allgemeinen ziemlich schlank; proximal erweitern sie sich und legen sich zu einer breiten Schleife fest zusammen, um weiterhin einerseits sich durch einen mäßig großen Eitrichter frei in das 13. Segment zu eröffnen und anderseits in einen nach hinten in das 14. Segment hineinragenden Eiersack überzugehen. Die Eiersäcke sind locker traubig. Eine Kommunikation zwischen den Eierleitern und der Samentasche ließ sich nicht nachweisen.

**Erörterung:** *P. Borgerti* erinnert durch den eigentümlichen Divertikel an der Samentasche sehr an *Eudriloides Ewerbecki* n. sp., von dem er jedoch nicht nur durch artliche Unterschiede, sondern auch durch generische (Holoandrie) abweicht.

#### Gen. *Eudriloides* Michlsn.

##### *Eudriloides platychaetus* n. sp.

**Fundnotiz:** Amani in Ost-Usambara, A. BORGERT leg. VIII. 04. Vorliegend ein einziges stark erweichtes geschlechtsreifes Exemplar.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge 80 mm, Dicke  $3\frac{1}{2}$ —4 mm, Segmentzahl etwa 140.

Färbung schmutzig graubraun.

Kopf pro-epilobisch (?). Hinterkörper schwach kantig, im Querschnitt gerundet-trapezförmig, mit stärker gewölbter Rückenseite.

Borsten eng gepaart, ziemlich groß. Borstendistanz  $aa = \frac{3}{2} bc$ ;  $dd = \frac{5}{9} u$ .

Rückenporen vorhanden.

Gürtel sattelförmig, am 15.—17. (?) Segment. Borsten, Intersegmentalfurchen usw. am Gürtel nicht erkennbar.

Männlicher Porus ventralmedian auf Intersegmentalfurche 17/18 oder am 17. oder 18. Segment (?).

Samentaschen-Porus ventralmedian auf Intersegmentalfurche 13/14.

Ein quer-ovales Pubertätspolster ventralmedian am 22. (?) Segment, etwas auf das vorhergehende Segment hinüberraagend.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 mächtig stark, 6/7 bis 10/11 sehr stark verdickt, 11/12 schwach, aber noch etwas dicker als die äußerst zarten Dissepimente des Mittelkörpers.

Ein großer tonnenförmiger Muskelmagen im 5. Segment. In den folgenden Segmenten (bis zum 11?) trägt der Oesophagus je ein paar fettkörperartige Anhänge von der gleichen Struktur, wie bei den oben geschilderten Arten dieser Gattung.

Ein paar große Samentrichter im 11. Segment, eingeschlossen in ein paar halbkugelförmige Testikelblasen, die mit ihren flachen Seiten in der Mediane gegeneinander gelegt sind und zum Teil (in der ventralen Partie?) miteinander verwachsen zu sein scheinen. Ein paar dick-schlauchförmige, spiralig zusammengerollte Samen-säcke ragen vom Dissepiment 11/12 in das 12. Segment hinein.

Prostaten sehr lang (etwa 15 mm) und verhältnismäßig dünn (etwa 0,8 mm dick), glatt, schwach muskulös glänzend, distal nicht verengt, nach ihrer Vereinigung direkt und ohne Zwischenlagerung einer Copulationstasche ausmündend. Penialborsten (Fig. 4) im allgemeinen gerade gestreckt, in ganzer Länge seitlich abgeplattet, am distalen Ende in der Ebene der Abplattung etwas gebogen, einfach spitzig; Penialborsten von der Gestalt eines hölzernen Kindersäbels, etwa 0,55 mm lang, 45—55  $\mu$  breit und 22—40  $\mu$  dick. Eine Ornamentierung ist nicht erkennbar.

Samentasche groß, spindelförmig, mit dem verjüngten distalen Ende direkt ausmündend, ohne deutlichen muskulösen Vorhof. Eine Verbindung der Samentasche mit andern weiblichen Organen anscheinend nicht vorhanden (?).

Eileiter und Eitrichter infolge starker Erweichung nicht deutlich erkannt.

**Erörterung:** Da die Borsten, Intersegmentalfurchen usw. in der Gürtelregion ganz unkenntlich waren, so konnte leider die Lage der hinteren Gürtelgrenze sowie des männlichen Porus und der Pubertätspapille nicht genau festgestellt werden.

*Eudriloides Wölkei* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 10—13.)

**Fundnotizen:** Mkusa-Tal in West-Usambara, etwa 1100 m hoch, WÖLKE leg.

Mamba in West-Usambara, etwa 1400 m hoch, WÖLKE leg.

Sakarani in West-Usambara etwa 1500 m hoch, in einem Bananen-Hain, WÖLKE leg.

**Äußeres:** Dimensionen der geschlechtsreifen, mit Gürtel ausgestatteten Tiere: Länge (60?) 70—110 mm; maximale Dicke  $3\frac{1}{3}$ —4 mm; Segmentzahl (140?) 205—230. (Angaben in Klammern auf ein anscheinend vollständiges, mutmaßlich aber nur regeneriertes Stück bezüglich.)

Färbung schmutzig gelb- und graubraun, ziemlich stark glänzend, etwas irisierend.

Kopf probolisch; Kopfklappen calottenförmig, breit, dünnhäutig. Kopfring regelmäßig gefurcht, in der Partie des Vorderrandes gefeldert, hinten nur längsgefurcht. Segmente einfach.

Borsten im allgemeinen zart und sehr eng gepaart; am Vorderkörper ungemein zart und ungemein eng gepaart. Borstendistanz *aa* kaum merklich größer als *bc*; *dd* =  $\frac{3}{5}u$ .

Rückenporen nicht erkannt.

Gürtel (Fig. 12, 13) sattelförmig, mit scharf begrenzter, eingesenkter ventralmedianer Lücke, die fast die ganze Breite der ventralmedianen Borstendistanz einnimmt; Gürtel am  $\frac{2}{3}$  14.—17. Segment (=  $3\frac{2}{3}$ ).

Männlicher Porus (Fig. 12, 13 ♂) an der Spitze eines abgeplattet-kegelförmigen Penis, der in der Breite der ventralmedianen Borstendistanz auf den Segmenten 17 und 18 entspringt und, nach vorn hin flach an den Körper angelegt, in die hintere Partie der ventralmedianen Gürtelinsenkung einspringt. Die Spitze des Penis ragt bis eben über die Intersegmentalfurche 15/16 weg nach vorn. Die Intersegmentalfurche 17/18 zieht sich, nach vorn ausbiegend, auf die Oberseite (morphologisch: Hinterseite) des Penis etwas hinauf, ist jedoch ventralmedian ausgelöscht; in gleicher Kurve fortgesetzt, würde sie den männlichen Porus vor sich liegen lassen; der letztere gehört also mutmaßlich morphologisch dem 17. Segment an. Weiblicher Porus lateral in der Gürtelregion (äußerlich nicht erkannt).

Samentaschen-Porus (Fig. 12, 13 *stp*) ventralmedian hinten am 13. Segment, dicht hinter der Borstenzone, eine unscheinbare quer gestreckte Einsenkung, vorn und hinten durch schwache, undeutlich begrenzte papillenartige Erhabenheiten begrenzt.

Ein schmales, quergestrecktes, seitlich die Borstenlinien *ab* eben überragendes, stark erhabenes Pubertätspolster (Fig. 12, 13 *pp*), ventralmedian am 21. Segment, anscheinend sehr konstant (bei allen etwa 30 geschlechtsreifen Exemplaren ausgebildet).

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 schwach verdickt, 6/7—9/10 sehr stark, 10/11 stark verdickt, 11/12 zart, wengleich ein wenig stärker als die folgenden äußerst zarten.

Ein kräftiger, tonnenförmiger Muskelmagen im 5. Segment. Oesophagus im 6.—11. Segment mit je einem Paar (also mit 6 Paar) schmalen, länglichen fettkörperartigen Anhängen. Dieselben sind mit schwarzen Körnern durchsetzt und werden von je einem Blutgefäß begleitet, das sie stellenweise röhrenförmig umfassen. Unpaarige ventrale Chylustaschen und eigentliche Kalkdrüsen fehlen. Mitteldarm im Anfangsteil, etwa vom 16.—22. Segment, mit kräftiger Typhlosolis. Dieselbe ist im Querschnitt halbkreisförmig und ragt mit der Konvexität in das Lumen des Darmes ein; sie ist von blutähnlicher, bei der Konservierung coagulierender Masse erfüllt.

Rückengefäß einfach. Stark angeschwollene herzartige Transversalgefäße im 10. und 11. Segment.

Ein Paar Hoden und ein Paar große Samentrichter liegen im 11. Segment, die ersteren an der Vorderwand befestigt, die letzteren vor der Hinterwand; sie sind zusammen in ein Paar zarte Testikelblasen eingeschlossen. Von Dissepiment 11/12 ragt jederseits eine kleine Gruppe gedrängt stehender blasiger Samensäcke in das 12. Segment hinein; je ein Samensack dieser beiden Gruppen ist stark vergrößert, von der Gestalt eines langen, vorn breiten, hinten enger werdenden und ungelegten Sackes. Ein Paar unregelmäßig verbogene, mäßig dicke, lange, äußerlich glatte, weiße, nicht glänzende Prostaten ragen bis etwa in das 26. Segment (nach Freilegung und Ausstreckung viel weiter) nach hinten; distal verengen sie sich etwas und vereinen sich zu einem kurzen, engen medianen Ausmündungsstück, welches in den fast kompakten, von Muskel- und Bindegewebsmassen fast ganz ausgefüllten Penis eintritt, um an dessen Spitze auszumünden. Dicht vor der Ausmündung mündet von jeder Seite her ein Penialborstensack in den Ausführgang der Prostaten ein. Jeder dieser beiden Penialborstensäcke enthält eine einzige Penialborste. Die Penialborsten (Fig. 10) sind plump, ungefähr 2,2 mm lang bei einer maximalen Dicke von etwa 0,12 mm, bis auf das etwas plattgedrückte proximale Ende drehrund, nur in der distalen Hälfte sehr schwach gebogen, gegen das distale Ende sehr schwach verjüngt, distal einfach zugespitzt; der Zuspitzungswinkel beträgt etwa 30°, eine eigentliche Ornamentierung ist nicht vorhanden; abgesehen von der auf innerer Struktur beruhenden, im

allgemeinen sehr zarten, im proximalen Ende stärker ausgeprägten Längsfaserung, sind nur einzelne unregelmäßige Ringelstreifungen erkennbar, die anscheinend nur auf Unregelmäßigkeit des Wachstums beruhen.

Ein paar große, breit büschelige Ovarien, ragen vom Dissepiment 12/13 weit in das 13. Segment hinein; die einzelnen Büschelstränge sind proximal sehr dünn; distal werden sie dicker und erhalten durch die einzeilig liegenden angeschwollenen Eizellen ein rosenkranzartiges Aussehen. Losgelöste Eizellen finden sich in der Umgebung der Büschelenden, vor den Eitrichtern frei in der Leibeshöhle. Die lateral am Gürtel liegenden weiblichen Poren führen in je einen langen, einzelne schwache und unregelmäßige Schlängelungen ausführenden, distal sehr dünnen, proximal etwas dicker werdenden Eileiter (Fig. 11 *el*) ein; das proximale Ende der Eileiter lehnte sich an das Dissepiment 13/14 (Fig. 11 *ds* 13/14) an und nimmt dann, dieses Dissepiment durchsetzend, ziemlich stark an Dicke zu; diese verdickten Enden bilden eine kurze Schleife, deren beide Äste fest gegeneinander gepreßt sind, und münden schließlich durch einen kleinen, verschnörkelten Eitrichter (Fig. 11 *et*) in das 13. Segment ein; an der Übergangsstelle vom Eileiter zum Eitrichter sitzt ein großer, ziemlich lockerer, fast traubiger, nach hinten in das 14. Segment hineinragender Eiersack (Fig. 11 *es*), dessen zentrales Lumen mit dem des Eitrichters sowie des Eileiters kommuniziert.

Die Samentasche ist vollständig unpaarig, wengleich durch Verlagerung des proximalen Teils nicht ganz symmetrisch. Sie besteht aus einem kreisrunden, dick polsterförmigen, stark muskulösen Vorraum und einem dünnwandigen, schlank und lang-sackförmigen, unregelmäßig geknickten und aus der Medianebene herausgebogenen proximalen Teil. Eine Verbindung zwischen der Samentasche und den übrigen weiblichen Organen ist nicht erkannt worden und wahrscheinlich auch nicht vorhanden. Nebendrüsen neben dem Vorraum der Samentasche sind nicht vorhanden.

**Erörterung:** *Eudriloides Wölkei* schließt sich durch die ventral-mediane Unterbrechung des Gürtels an *E. durbanensis* Bedd., *E. brunneus* Bedd. und *E. Cotterilli* Bedd. an (Gürtel von *E. kinganiensis* Michlsn. unbekannt!). Er unterscheidet sich von diesen ihm nahe stehenden wie von den übrigen Arten der Gattung *Eudriloides* durch die Gestalt der Penialborsten, durch die Form des Penis, durch das konstante Pubertätspolster am 21. Segment und andre Charaktere.

*Eudriloides lindiensis* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 3.)

**Fundnotiz:** Lindi in Wanga, in schwarzer Erde nahe einem Süßwassertümpel, 15–25 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 15. I. 03.

Vorliegend ein einziges sehr stark erweichtes Exemplar.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge etwa 75 mm, Dicke etwa  $2\frac{1}{2}$  mm, Segmentzahl etwa 114.

**Färbung:** Bleich; pigmentlos.

Borsten am ganzen Körper sehr zart, eng gepaart. Borstendistanzen  $aa =$  etwa  $bc$ ,  $dd =$  etwa  $\frac{3}{5} u$ .

Männlicher Porus ventralmedian am 17. Segment, ein einfaches kleines Loch auf einer starken, buckelförmigen Erhabenheit.

Samentaschen-Porus ventralmedian am 13. Segment, etwas hinter der Borstenzone, von einem großen kreisförmigen Drüsenhof umgeben.

**Innere Organisation:** Dissepiment 6/7–10/11 verdickt.

Ein kräftiger, tonnenförmiger Muskelmagen im 5. (6?) Segment.

Ein Paar silberglänzende Samentrichter liegen frei ventral im 11. Segment. Testikelblasen sind nicht vorhanden. Ein Paar große, umgekehrt-birnförmige, zipfelförmig auslaufende, vielfach eingekerbte und eingeschnürte Samensäcke ragen von Dissepiment 11/12 bis etwa in das 16. Segment nach hinten. Die Prostaten sind frei, lang und mäßig dick, etwas verbogen, äußerlich ganz glatt, stark muskulös glänzend, distal kegelförmig verengt; mit den dünnen distalen Spitzen verschmelzend, münden sie ohne besonderen Ausführgang direkt durch den gemeinsamen männlichen Porus aus. Copulations-taschen und Bursa propulsoria sind nicht vorhanden. Die Prostaten sind mit einem Paar gerade gestreckter, etwa 5 mm langer, schräg nach hinten und zur Seite gehender Penialborstensäcke ausgestattet. Jeder derselben enthält eine einzige Penialborste. Eine solche Penialborste (Fig. 3) ist ungefähr 3 mm lang und proximal etwa 65, in der Mitte etwa  $50 \mu$  dick, mit Ausnahme des stark gekrümmten proximalen Endes sowie des abgebogenen distalen Endes fast gerade gestreckt; gegen das distale Ende verjüngt sich die Penialborste sehr schwach; das letzte Ende in der Länge von etwa 0,25 mm ist ziemlich scharf im rechten Winkel abgebogen, das äußerste distale Ende wieder etwas aufgebogen, an der konkaven Krümmungsseite ausgehöhlt, seitlich scharfkantig, aber nicht deut-

lich verbreitert; dicht unterhalb der Mitte des abgebogenen distalen Endes sitzt jederseits (?) ein ziemlich großer, schlanker, absteher, gegen das distale Ende hin gebogener Haken, dessen Länge ungefähr der halben Borstendicke gleichkommt. Ich habe bei beiden untersuchten Penialborsten einen solchen Haken nur an der einen Flanke erkennen können; demselben gegenüber, an der andern Flanke, fand sich nur ein stark vorspringendes Höckerchen. Es muß dahingestellt bleiben, ob ein Haken dieser Seite in beiden Fällen nur abgebrochen war, oder ob er hier tatsächlich durch ein Höckerchen ersetzt ist. Die Penialborsten erscheinen nicht ganz so regelmäßig drehrund und glatt, wie es bei andern Arten die Regel ist; sie zeigen mancherlei kleine Struktur-Unregelmäßigkeiten, Ringelstreifungen mit Dickenabsätzen, Längsrissigkeit u. a. Eine besondere Ornamentierung ist, von den erwähnten Haken abgesehen, nicht erkennbar.

Die Ovarien sind nicht erkannt worden. Die schlanken, mäßig langen, gerade gestreckten Eileiter verdicken sich proximal etwas und gehen dann unter schwacher Krümmung in die kleinen, sich frei in das 13. Segment eröffnenden Eitrichter über. Am Übergang vom Eileiter zum Eitrichter sitzt ein kleiner, in das 14. Segment hineinragender Eiersack. Eine Verbindung zwischen Eitrichtern und Samentasche ist anscheinend nicht vorhanden.

Die Samentasche ist unpaarig, lang und mäßig dick schlauchförmig, dünnwandig, am blinden Ende etwas verjüngt; sie ragt unter schwachen, unregelmäßigen Schlängelungen bis in die Prostataregion nach hinten; vorn tritt sie etwas schief in einen fast doppelt so breiten, oval-polsterförmigen, fast halbkugeligen Vorraum mit starker muskulöser Wandung ein. Nebendrüsen neben dem Vorraum der Samentasche sind nicht vorhanden.

**Erörterung:** Diese Art ist durch die eigentümliche Gestaltung der Penialborsten leicht von ihren Gattungsgenossen zu unterscheiden. Die scharfe Abkrümmung des distalen Endes erinnert etwas an *Eudriloides gypsatus* Michl. von Sansibar<sup>1</sup>, doch ist die Krümmung bei letzterer viel eleganter; auch fehlen die charakteristischen Haken am abgebogenen Ende; auch die Gestaltung der Samensäcke ist bei *E. gypsatus* (l. c. 1891. Taf. I. Fig. 6) eine ganz andre. Von einer unpaarigen Testikelblase, wie sie bei *E. gypsatus* vorkommt, war bei *E. lindiensis* keine Spur zu erkennen.

<sup>1</sup> MICHAELSEN, l. c., 1890, S. 25; l. c., 1891, S. 7. Taf. I, Fig. 7.

*Eudriloides Ewerbecki* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 8, 9.)

**Fundnotizen:** Mtschinga in Wanga,  $7\frac{1}{2}$  St. nördlich von Lindi, am Meere, 3—5 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 25. VIII. 03. (Viele Expl.).

Lindi in Wanga, in schwarzer Erde nahe einem Süßwassertümpel, 15—25 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 15. I. 03. (1 Expl.)

Vorliegend ein gut konserviertes halbreifes, noch gürtellooses Stück und viele stark erweichte, ebenfalls gürtellose.

**Außeres:** Dimensionen: Länge etwa 65 mm, Dicke  $2\frac{1}{3}$  mm, Segmentzahl etwa 150.

Färbung: weißlich; pigmentlos.

Kopf pro-epilobisch; Kopfklappen breit calottenförmig; Vorderrand des 1. Segments dorsal fast in ganzer Breite des Kopfklappens leicht ausgeschnitten. Segmente einfach, einringlig. Hinterende schwach abgeplattet.

Borsten im allgemeinen zart, am Hinterende etwas vergrößert, im allgemeinen sehr eng gepaart, am Hinterende der größeren Dimensionen entsprechend etwas weiter, aber immer noch eng gepaart, bis im Maximum  $ab = \frac{1}{4} aa$ . Ventralmediane Borstendistanz annähernd gleich den mittleren lateralen ( $aa =$  etwa  $bc$ ); dorsalmediane Borstendistanz am Vorderkörper wenig, am Hinterende viel größer als der halbe Körperumfang ( $dd = \frac{3}{5} - \frac{2}{3} u$ ).

Rückenporen vorhanden.

Männlicher Porus (Fig. 8 ♂) ventralmedian auf Intersegmentalfurche 17/18, wenn nicht hinten am 17. Segment, an einer stark vorspringend warzenförmigen Papille, die ihrerseits zentral auf einem großen, stark erhabenen, kreisrunden Polster sitzt; dieses männliche Polster greift seitlich eben über die Borstenlinien  $ab$  hinüber, während es vorn bis an die Intersegmentalfurche 16/17 stößt und nach hinten bis an das hinterste Drittel des 18. Segments reicht; es ist etwas gerunzelt.

Weibliche Poren paarig, lateral (nicht erkannt, nur nach Maßgabe der Eileiter!).

Samentaschen-Porus (Fig. 8 *stp*) am 13. Segment, auf der Kuppe einer stark erhabenen, quer-ovalen Papille, die die ganze Länge des 13. Segments einnimmt und seitlich bis an die Borstenlinien  $ab$  reicht.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 schwach verdickt, 6/7—9/10 stark verdickt, 10/11 mäßig stark verdickt, 11/12 zart, aber noch etwas stärker als die folgenden sehr zarten.

Ein großer, tonnenförmiger Muskelmagen im 5. Segment. Je ein paar fettkörperartige Anhänge am Oesophagus im 6.—12. Segment; diese Anhänge enthalten schwarze Körnchen; sie sind von je einem Blutgefäß begleitet, welches sie fast ganz umhüllen (röhrenartig). Die fettkörperartigen Anhänge sind unregelmäßig verdickt; diejenigen des 11. und 12. Segments sind größer als die vorderen, unregelmäßig gebogen, fast aufgerollt.

Ein Paar Hoden vorn im 11. Segment, und ihnen gegenüber, vor Dissepiment 11/12, ein Paar große Samentrichter; Hoden und Samentrichter scheinen frei, nicht in Testikelblasen eingeschlossen zu sein. Ein Paar große, dicke, mehrmals geknickte Samensäcke ragen vom Dissepiment 11/12 weit nach hinten bis in die Region der Prostaten; sie nehmen, in den mittleren und hinteren Partien fest aneinander und an die Samentasche angeschmiegt, die dorsale Leibeshöhlenpartie der betreffenden Segmente ein. Die Prostaten sind lang und mäßig dick, unregelmäßig verbogen; distal verschmelzen sie ohne sich deutlich zu verengen und treten dann gleich miteinander in eine kreisförmige Copulationstasche ein. Diese Copulationstasche tritt kaum in das Innere des Leibes vor; sie füllt lediglich das äußerlich vortretende männliche Polster aus. Penialborsten sind nicht vorhanden.

Ein paar büschelige Ovarien ragen vom Dissepiment 12/13 frei in das 13. Segment hinein; die Büschelstränge sind am freien Ende rosenkranzförmig. Die Eileiter sind schlank, mäßig lang, distal dünn, proximal allmählich etwas verdickt; von hinten her das Dissepiment 13/14 durchbohrend, verdicken sie sich stark und legen sich zu je einer kurzen Schleife fest zusammen; der proximale Schleifenast öffnet sich durch einen verschörkelten Eitrichter in das 13. Segment; am Übergang vom Eileiter zum Eitrichter sitzt ein ziemlich großer Eiersack; die Eiersäcke ragen nach hinten in das 14. Segment hinein; sie sind äußerlich infolge des Vortretens der einzelnen mit je einer großen Eizelle ausgestatteten Kämmerchen sehr uneben, gleichwie papillös.

Der Samentaschen-Porus führt in einen dicken, kreisrunden Vorraum (Fig. 9 *vv*) ein; dieser Vorraum ist dickwandig, muskulös; sein Lumen ist durch ziemlich regelmäßige, ziemlich weit einspringende Falten verengt. Durch ein mäßig enges Loch steht der Vorraum

mit der eigentlichen Samentasche in Verbindung. Die Samentasche (Fig. 9 *st*) zieht sich als mäßig dickwandiger Sack in mehreren eng gepreßten Schlingelungen nach hinten bis in die Region der Prostata; sie ist anfangs so breit wie der Vorraum; nach hinten verengt sie sich allmählich bis sie am unregelmäßig gebogenen blinden proximalen Ende eng schlauchförmig wird; die eigentliche Samentasche ragt nach vorn fast genau so weit wie der Vorderrand des Vorraums. Aus der vorderen Partie der eigentlichen Samentasche, aber nicht am vorderen Pol, sondern seitlich (unsymmetrisch) etwa in der Region des Vorraumhinterrandes, entspringt ein unpaariges Divertikel (Fig. 9 *dv*). Der glatte, mäßig dicke Stiel dieses Divertikels ist nach hinten gebogen und schmiegt sich, nach vorn gehend, fest zwischen den Vorraum und die vordere Partie der eigentlichen Samentasche ein. Er ist samt dem Vorraum und der distalen Partie der eigentlichen Samentasche von gemeinsamen Bindegewebsmassen umhüllt. Der Divertikelstiel erweitert sich vorn zum Divertikelraum, der als breiter Sack der eigentlichen Samentasche gerade vorgelagert ist und ebenfalls mit letzterer eng verwachsen erscheint. Der Divertikelraum ist ungefähr so lang wie breit, und ungefähr so breit wie die vordere Partie der eigentlichen Samentasche. Seine Wandung ist dünn, äußerlich ziemlich glatt; innerlich ist seine Wandung dagegen zu starken, unregelmäßig verlaufenden Falten ausgezogen.

**Erörterung:** *Eudriloides Ewerbecki* ist vor allem durch die kompliziertere Gestaltung der Samentasche charakterisiert. Durch die Vergrößerung der Borsten des Hinterendes erinnert er an mehrere Arten der holoandrischen Gattung *Platydrilus*. Auffallend ist das Fehlen von Penialborsten, die sich bei allen andern bekannten Arten dieser Gattung finden.

Die Gestaltung der Samentasche ist vielleicht als Vorbereitung zu einer noch komplizierteren Bildung, wie wir sie z. B. bei der Gattung *Stuhlmannia* finden, oder als Rudiment einer solchen anzusehen, je nachdem man *Eudriloides* als ursprüngliche Form oder als sekundäre, durch Rückbildung vereinfachte Form aufzufassen hat. Ich neige mich neuerdings mehr der letzteren Anschauung zu.

#### Gen. nov. *Borgertia*.

**Diagnose:** Borsten gepaart.

Männlicher Porus unpaarig, am 17. Segment.

Samentaschen-Porus unpaarig, am 13. Segment.

Oesophagus mit paarigen, fettkörperartigen Anhängen.

Geschlechtsapparat metandrisch.

Eitrichter sich frei in das 13. Segment eröffnend (?).

Samentasche unpaarig, mit einer großen Zahl von Divertikeln, die proximal durch eine bindegewebsartige Masse zusammengefaßt werden.

Typus: *B. papillifera* n. sp.

Erörterung: Die Gattung *Borgertia* ist durch die große Zahl von Divertikeln an der Samentasche von allen übrigen Eudrilinengattungen unterschieden. Durch die Metandrie des Geschlechtsapparates schließt sie sich an die Gattungen *Eudriloides* und *Notykus* an. In der komplizierteren Gestaltung des weiblichen Geschlechtsapparates nähert sie sich der letzteren.

*Borgertia papillifera* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 14, 15.)

Fundnotiz: Amani in Ost-Usambara, A. BORGERT leg. VIII. 04.

Vorliegend das Vorderende eines einzigen geschlechtsreifen, ziemlich stark erweiterten Stückes; das Objekt wurde in eine Schnittserie zerlegt.

Äußeres: Dimensionen anscheinend gering; Dicke max.  $1\frac{1}{3}$  mm.

Färbung: hellgrau; pigmentlos.

Borsten am Vorderkörper mäßig stark, ziemlich plump, am 8. Segment etwa 0,11 mm lang und  $12 \mu$  dick, stark S-förmig gebogen, dicht hinter dem Gürtel etwas schlanker, etwa 0,13 mm lang und  $9 \mu$  dick, mäßig stark gebogen. Borsten ziemlich eng gepaart; dorsalmediane Borstendistanz nach ziemlich unsicherer Schätzung an der Schnittserie etwas größer als der halbe Körperumfang ( $dd > \frac{1}{2}u?$ ).

Gürtel sattelförmig, am 14.—16. Segment (= 3).

Männlicher Porus unpaarig, ventralmedian am 17. Segment auf der Kuppe einer großen Papille. Dicht neben dieser männlichen Papille steht jederseits eine rundliche, stark erhabene Pubertätspapille, deren Größe der der männlichen Papille nahezu gleichkommt.

Samentaschen-Porus unpaarig, ventralmedian am 13. Segment, auf einer großen, rundlichen, quer-ovalen Papille.

Weibliche Poren lateral in der vorderen Partie der Gürtelregion.

Eine große kegelförmige Pubertätspapille mit deutlicher Öffnung auf der Kuppe steht ventralmedian auf Intersegmentalfurche 15/16.

**Innere Organisation:** Die Dissepimente 6/7—10/11 sind etwas verdickt, mäßig stark, die Dissepimente 5/6 und 11/12 sind zart, wenn gleich ein wenig dicker als die des Mittelkörpers.

Ein kräftiger Muskelmagen liegt im 5. Segment. In den Segmenten 6—13 trägt der Oesophagus je ein paar fettkörperartige Anhänge, die von einem Blutgefäß begleitet und größtenteils durchbohrt sind.

Ein Paar große, unregelmäßig gefaltete Samentrichter liegen frei im 11. Segment.

Ein Paar mehrteilige Samensäcke ragen vom Dissepiment 11/12 in das 12. Segment hinein.

Die Prostaten sind dick-schlauchförmig, unregelmäßig gebogen; sie besitzen keine beträchtlich dicke Muskelschicht. Distal verengen sich die Prostaten konisch, um dann sofort median miteinander zu verschmelzen. Der aus der Verschmelzung resultierende mediane Prostaten-Ausführgang ist eng und sehr kurz, kaum länger als dick. Er mündet durch eine kleine zwiebelförmige, dickwandig-muskulöse Copulationstasche aus. Jederseits dicht neben der engen Ausmündung der Copulationstasche wird die Wandung der Kuppe der männlichen Papille von einem Penialborstensack mit je einer Penialborste durchbohrt. Die Penialborsten (Fig. 14) sind nach sehr unsicherer Schätzung an den Bruchstücken in der Schnittserie etwa 0,5 mm lang bei einer maximalen Dicke von etwa 22  $\mu$  am proximalen Ende. Am distalen Ende verjüngen sich die Penialborsten schwach bis zur Dicke von etwa 18  $\mu$ . Sie scheinen nur schwach gebogen gewesen zu sein. Das äußerste distale Ende ist fast rechtwinklig abgebogen und stark (bis auf etwa 30  $\mu$ ) verbreitert, an der konkaven Seite der Abbiegung ausgehöhlt; die ziemlich breit gerundete Spitze ist wieder in sehr geringem Maße aufwärts gebogen. Eine Ornamentierung ist am Kanadabalsam-Präparat auch bei sehr starker Vergrößerung nicht erkennbar.

Sehr charakteristisch ist die Samentasche mit ihren Anhangsorganen (Fig. 15) gestaltet. Durch den Samentaschen-Porus (Fig. 15 *stp*) am 13. Segment gelangt man zunächst in einen mäßig dickwandigen Samentaschen-Vorraum (Fig. 15 *vr*), der mit verhältnismäßig sehr dicker Cuticula und hohem Zylinderepithel, dagegen ziemlich schwacher Muskelschicht ausgestattet ist. An der Hinterseite geht dieser Vorraum in die anfangs eng schlauchförmige, proximal stark birnförmig angeschwollene Samentasche (Fig. 15 *st*) über. An dem Samentaschen-Vorraum, und zwar nahe dem äußeren Samentaschen-

Porus, sitzen in sehr regelmäßiger Anordnung gleichmäßig über den ganzen Umfang verteilt 16 (jederseits 8) Divertikel (Fig. 15 *dv*). Diese Divertikel sind mehr oder weniger regelmäßig birnförmig, lang und eng gestielt. Sie enthalten granuliert und z. T. anscheinend fädige Massen (Samenmassen?). Ihre dünnen Ausführgänge sind bis an die Epithelschicht des Vorraums deutlich zu verfolgen; ihr Durchtritt durch die Epithelschicht und die auskleidende Cuticula ist jedoch undeutlich. Die distalen Enden der Divertikel, die von dem Hauptraum nicht scharf abgesetzt sind, durchsetzen frei die Leibeshöhle; jene Haupträume sind jedoch zusammengepreßt und gemeinsam von anscheinend bindegewebsartigen, gegen die Leibeshöhle durch eine feine Haut abgeschlossenen Massen (Fig. 15 *bg*) umgeben, gleichsam in diese Massen eingebettet. Fig. 15 der Taf. XIX ist eine schematische Darstellung der Samentasche mit ihren Anhangsorganen bei durchsichtiger Leibeshöhle von unten gesehen, angefertigt nach den Bildern der nicht vollkommen genügenden Schnittserie (das Objekt war etwas erweicht, und auch der sandige Darminhalt schädigte die Schnitte). Vielleicht ist diese Darstellung nicht ganz korrekt. Zumal jene bindegewebsartigen Massen, in die die proximalen Divertikelpartien eingebettet sind, mögen bei freihändig präpariertem Objekt ein anderes Aussehen darbieten. Aufzuklären ist vor allem noch die Beziehung dieser Massen zum Dissepiment 12/13 und zu den Ovarien bzw. zu etwaigen Ovarialblasen.

Die Eileiter sind proximal verdickt und zu einer engen, kurzen Doppelschleife zusammengebogen. Sie eröffnen sich durch je einen mäßig großen Eitrichter anscheinend frei in das 13. Segment. Die am Halsteil der Eitrichter sitzenden Eiersäcke sind locker traubig, zusammengesetzt aus wenigen, verhältnismäßig großen Teilstücken, deren jedes eine Eizelle enthält.

Den äußeren Pubertätspapillen entsprechen blasige Organe von charakteristischer, aber an diesem Material nicht gut klarzustellender Struktur. Die Pubertätsblasen der Papillen neben dem männlichen Porus ragen nicht weit, nur niedrig polsterförmig, in die Leibeshöhle hinein. Die Ausmündung dieser Blasen ist nicht erkannt worden. Die Blase unterhalb der Papille auf Intersegmentalfurche 15/16 ragt dagegen als dicker Sack ziemlich weit in die Leibeshöhle hinein; auch ist in diesem Falle eine deutliche Ausmündung der Blase auf der Kuppe der Papille erkennbar.

**Erörterung:** *Borgertia papillifera*, der Typus der neuen Gattung *Borgertia*, ist durch die Gestaltung der Samentasche mit ihren

16 Divertikeln sowie durch die Gestalt der Penialborsten so gut charakterisiert, daß sie jedenfalls leicht wiedererkannt werden kann, trotz einzelner Lücken in der obigen Beschreibung.

### Gen. *Stuhlmannia* Michlson.

*Stuhlmannia variabilis* Michlson.

forma *typica*.

*St. var.*, MICHAELSEN, 1890, S. 24; 1891, S. 23, Taf. II, Fig. 12—16; 1896, S. 23.

*St. var. (typica)*, MICHAELSEN, 1900, S. 195.

**Fundnotizen:** 6 St. südlich v. Ugaruta (in Wanga?), kleiner Bach, am Grabenrand, EWERBECK leg. 23. X. 02 (zahlreiche stark erweichte Exemplare).

Momba, A. BORGERT leg. 23. IX. 04 (zahlreiche gut konservierte Exemplare).

### Gen. *Pareudrilus* Bedd.

*Pareudrilus njassaensis* n. sp.

(Taf. XIX, Fig. 16—18.)

**Fundnotizen:** Ipiani bei Langenburg am Njassa, STOLZE leg. 8. VI. 01 [forma *typica*] (Mus. Berlin). Langenburg am Njassa, FÜLLEBORN leg. [forma *parva*] (Mus. Berlin).

Vorliegend zahlreiche Exemplare einer Form, die der Gattung *Pareudrilus* angehört. Diese Exemplare stammen von zwei verschiedenen Fundstellen am Nordende des Njassa, und die beiden Kollektionen weichen im Habitus, zumal in den Dimensionen, stark voneinander ab. Diejenigen von Ipiani sind ungefähr doppelt so lang und fast doppelt so dick wie die von Langenburg. Die Untersuchung der inneren Organisation ergab jedoch, daß beide Gruppen zweifellos zu einer und derselben Art — ich nenne sie *Pareudrilus njassaensis* — gehören, und daß kaum eine systematische Trennung derselben gerechtfertigt erscheint. Um eine bequeme Bezeichnungsweise der verschiedenen Formen zu gewinnen, nenne ich die kleinen von Langenburg »forma *parva*«, im Gegensatz zu der größeren »forma *typica*« von Ipiani. Es handelt sich hierbei wahrscheinlich nicht um systematisch bedeutsame Unterschiede, sondern nur um Standortsverschiedenheiten, vielleicht bedingt durch verschiedenartige Boden- und Ernährungsverhältnisse.

Es sind bisher drei verschiedene *Pareudrilus*-Formen beschrieben worden, *P. stagnalis* Bedd. (BEDDARD 1894, S. 221, Pl. XVI, Fig. 9),

*P. (Unyoria) papillatus* Michlson (MICHAELSEN 1896, S. 11, Taf. II, Fig. 2) und *Pareudrilus* sp. Bedd. (BEDDARD 1903, S. 216, Textfig. 38). Diese letztere Form bezeichne ich als *P. Beddardi*. Diese *Pareudrilus*-Formen zeigen untereinander so bedeutsame und systematisch schwerwiegende Übereinstimmungen, daß eine artliche Trennung kaum angebracht erscheint. Diesen Übereinstimmungen stehen aber einzelne anscheinend ebenso schwerwiegende Verschiedenheiten gegenüber, so daß BEDDARD sogar dem Gedanken einer generischen Trennung, einer Wiederbelebung meiner als Synonym zu *Pareudrilus* gestellten Gattung *Unyoria*, Raum geben konnte. Ich will von vornherein bemerken, daß das nach meinen neueren Untersuchungen nicht zugänglich ist, und daß manche der angeblichen Unterschiede zwischen den verschiedenen Formen nachweislich auf Irrtümern beruhen, so z. B. meine Angaben über die Ovarialblasen, während andre Unterschiede wahrscheinlich nichts andres als verschiedene Reifezustände darstellen. Ich halte es für wahrscheinlich, daß sich durch Nachuntersuchung der noch zweifelhaften Formen auch die letzten bei der offenbar nahen Verwandtschaft unerklärlichen Unterschiede als systematisch belanglos erweisen werden, und daß die verschiedenen Formen nur als Varietäten einer und derselben Art anzusehen sind. Ich lasse zunächst eine Beschreibung des *P. njassaensis* folgen, in die ich die vergleichenden Betrachtungen einschiebe.

Äußeres: Dimensionen der forma *typica*: Länge etwa 150 mm, Dicke etwa 5 mm, Segmentzahl etwa 165. Dimensionen der forma *parva*: Länge im Maximum 75 mm, Dicke 3 mm, Segmentzahl etwa 200.

Färbung: dorsal stark pigmentiert, dunkel violett, nach Abhebung der Cuticula dunkel olivbraun.

Kopf epilobisch ( $\frac{1}{2}$ ) (nur an der forma *parva* deutlich); Kopflappen calottenförmig.

Borsten eng gepaart. Ventralmediane Borstendistanz annähernd gleich den mittleren lateralen ( $aa = bc$ ); dorsalmediane etwas größer als der halbe Körperumfang ( $dd = \frac{3}{5} a$ ).

Gürtel (Fig. 18) sattelförmig, die ventralen Borsten ganz freilassend, am  $\frac{1}{2}13$ .— $\frac{1}{2}19$ . Segment (= 6). Intersegmentalfurchen am Gürtel deutlich oder mehr oder weniger ausgelöscht. Die auf das 13. und 19. Segment entfallenden Partien des Gürtels sind von den dazwischenliegenden sowie von der normalen Haut verschieden, nicht immer deutlich als zum Gürtel gehörig erkennbar.

Männliche Poren (Fig. 18 ♂) klein, augenförmig, am 17. Seg-

ment in den Borstenlinien *a*. Bei einem der geschlechtsreifen Exemplare der forma *parva* waren die Copulationstaschen als Penisse weit vorgestreckt (Fig. 18), und zwar gerade nach vorn hin, der Leibeswand ziemlich eng anliegend. Sie sind ungefähr so lang wie breit. Auch die Penialborsten waren hierbei hervorgestreckt, und zwar treten dieselben nicht an der Spitze des Penis aus, sondern an einer breit buckelförmigen Vorwölbung schräg medial hinter der Spitze.

Der anscheinend konstant ventralmedian auf Intersegmentalfurche 13/14 liegende Drüsenporus sitzt auf einer mäßig großen, kreisrunden Papille (Fig. 18 *pp*).

Samentaschenporen (Fig. 18 *stp*) klein, augenförmig, hinten am 14. Segment in den Borstenlinien *a*, nicht auf Intersegmentalfurche 14/15, wie BEDDARD für *P. sp.* (*P. Beddardi*) ausdrücklich angibt (l. c. 1903, S. 217).

Es findet sich bei *P. njassaensis*, soweit die vorliegenden geschlechtsreifen Stücke es erkennen lassen, konstant eine Papille, bzw. an ihrer Stelle ein Drüsenporus, ventralmedian auf Intersegmentalfurche 13/14. Die Anordnung dieser Papillen scheint für die verschiedenen Formen in gewissem Grade charakteristisch zu sein. So fand BEDDARD bei *P. Beddardi* konstant zwei Paar hinten am 17. und 18. Segment, während *P. papillatus* Michlson anscheinend konstant ein Paar am 18. Segment aufweist und dazu manchmal weniger konstante paarige oder unpaarige Papillen am 16. und 15. Segment. Diesen Papillen bzw. Drüsenporen entsprechen kugelige Drüsen, die deutlich in das Leibesinnere hineinragen.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 und 12/13 schwach verdickt, die dazwischenliegenden mäßig stark verdickt.

Ein ziemlich kleiner zylindrischer Muskelmagen, der nur wenig dicker als der Oesophagus ist, im 5. Segment. Fettkörperartige Oesophagealanhänge, ventrale unpaarige Chylustaschen und paarige Kalkdrüsen fehlen.

Nephridien ungemein stark ausgebildet, mit einem Blutgefäßplexus, der fast als Wundernetz bezeichnet werden kann.

Zwei Paar Hoden und Samentrichter frei in den Segmenten 10 und 11.

Zwei Paar große, mehrmals eingekerbte und eingeschnittene Samensäcke ragen von den Dissepimenten 10/11 und 11/12 in die Segmente 11 und 12 hinein. Die Prostaten sind dick wurstförmig, äußerlich ganz glatt, stark muskulös glänzend; sie sind ungefähr 7 mm lang und 1½ mm dick und ragen durch mehrere Segmente

gerade nach hinten; sie münden fast direkt, nämlich unter schwacher Verengung, die nicht das Aussehen eines besonderen Ausführganges hat, in je eine kleine, kreisrunde Copulationstasche ein; die Copulationstasche ist ungefähr  $\frac{2}{3}$  so dick wie die Prostata (etwa 1 mm). Jede Prostata ist mit einem Penialborstensack ausgestattet, der eine oder zwei Penialborsten enthält. Die Penialborsten (Fig. 17) sind etwa 1,8 mm lang und etwa  $35 \mu$  dick, im allgemeinen schwach und einfach gebogen, am distalen Ende in gleichem Sinne stärker gebogen; das distale Ende ist verbreitert und seine saumartigen Flanken sind etwas gegen die Konkavität der Krümmung abgebogen; das distale Ende der Penialborsten ist undeutlich kantig-zweihöckerig; dicht unterhalb der distalen Verbreiterung finden sich mehrere zerstreut stehende winzige Dörnchen, die in verschiedener Richtung, meist abwärts, abgebogen sind. Diese Penialborsten gleichen also anscheinend durchaus denen von *P. stagnalis* und dokumentieren zweifellos eine nahe Verwandtschaft zwischen diesen beiden Formen. Auffallend ist demgegenüber, daß die Penialborsten bei *P. papillatus* und *P. Beddardi* anscheinend ganz fehlen. Ich habe eines der Originale von *P. papillatus* genau nachuntersucht, und kann tatsächlich an dem allerdings stark erweichten Objekt keine Spur von Penialborsten erkennen; BEDDARD konnte andererseits von *P. Beddardi* »a number of individuals« untersuchen und meine diesbezügliche Angabe auch für diese Art bestätigen. Es mag immerhin noch damit zu rechnen sein, daß die Penialborsten vielleicht bei oder nach der Begattung ausfallen. Bei *P. njassaensis* aber fand ich Penialborsten bei Tieren, die nachweislich schon begattet waren; ob sie selbst auch als männliche Tiere sich der Copulation unterzogen hatten, war natürlich nicht festzustellen; vielleicht war bisher nur ihr weiblicher Geschlechtsapparat in Tätigkeit getreten.

Die weiblichen Geschlechtsapparate (Fig. 16) sind vollständig getrennt paarig. Die Samentaschen bestehen aus einer sackförmigen, dünnwandigen Ampulle (Fig. 16 *st*) und einem viel kürzeren, viel dünneren, fast zylindrischen Ausführgang (Fig. 16 *ag*). Der letztere ist proximal etwas verengt und in die Ampulle eingedrückt, so daß diese mehr oder weniger deutlich schulterartige Vorwölbungen neben dem Anfang des Ausführganges erhält; distal ist der Ausführgang noch etwas stärker verengt. Seine Oberfläche ist ganz glatt, muskulös glänzend. Am distalen Ende des Ausführganges findet sich konstant ein kugeliges, sitzendes, kompaktes Drüsendifertikel (Fig. 16 *dv*), das fast genau so dick wie

der Ausführgang ist und die gleiche Struktur wie die kugeligen Drüsen der obenerwähnten äußeren Papillen bzw. Drüsenporen besitzt. Die Drüsen dieses Drüsendifertikels münden in das distale Ende des Ausführganges ein. Diese Drüsendifertikel sind leicht zu verkennen und tatsächlich habe ich sie bei *P. papillatus* lediglich übersehen; die Nachuntersuchung ergab, daß auch bei dieser Art je ein solches Drüsendifertikel an der Basis des Samentaschenausführganges sitzt. Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß es sich auch bei den beiden andern Formen, *P. stagnalis* und *P. Beddardi* finde. Jedenfalls ist das Vorkommen dieses Gebildes bei *P. njassaensis* und *P. papillatus* ein Anzeichen sehr naher Verwandtschaft zwischen diesen beiden zunächst. Die anscheinend abweichende Gestaltung der Ampulle bei *P. papillatus* beruht wohl nur auf einem unreiferen Zustand und ist wahrscheinlich nicht von besonderer systematischer Bedeutung. Jede der an vollständig geschlechtsreifen Stücken untersuchten Samentaschen enthielt eine große Spermatophore von der Gestalt, wie BEDDARD sie bei *P. Beddardi* fand: Ein langer, dünner, im Ausführgang steckender Stiel schwillt proximal, innerhalb der Ampulle, zu einem dick-birnförmigen, fast kugeligen Kopfstück an. Die Eileiter (Fig. 16 *el*) sind in den distalen und mittleren Partien schlank und fast gerade gestreckt; proximal verdicken sie sich beträchtlich und gehen nach scharfer, enger Doppelkrümmung in einen erweiterten Eitricherraum (Fig. 16 *sk*), der als Samenkammer funktioniert, über. Dieser Eitricherraum ist länglich, flach und trägt einen auffällig großen Eiersack (Fig. 16 *es*), der ihm einseitig in ganzer Länge aufsitzt, ihn an den Enden sowie an einer Seite noch weit überwallend. Die Beziehung zwischen dem Eitricherraum und dem Eiersack wird besonders leicht übersichtlich bei reifen Tieren, die bereits begattet worden sind; bei diesen ist der ganze Eitricherraum mit Spermienmassen angefüllt bzw. austapeziert, die in der Durchsicht sehr dunkel, bei auffallendem Licht hell metallisch glänzend erscheinen. Das ganze Gebilde, Eitricherraum samt Eiersack, ist ein platt-nierenförmiger Körper; von der Oberseite betrachtet nimmt der schwach vorgewölbte Eitricherraum nur die mittlere Partie der Konkavität ein und ist im übrigen fast ganz vom Eiersack überdeckt; bei Betrachtung von der Unterseite erkennt man jedoch, daß der Eitricherraum von jenem Zentrum der Konkavität gegen die konvexe Peripherie hinstrahlt, weit in die kompakte Masse des Eiersackes hinein. Diese Ausstrahlungen des Eitricherraumes sind nur zum Teil einfach; zum Teil sind sie trotz ihrer natürlich nicht

bedeutenden Länge gegabelt, einige wenige sogar doppelt gegabelt. Die gleiche Gestaltung des Eitrichterraumes und des Eiersackes findet sich bei *P. papillatus* und *P. Beddardi*. Um so auffallender ist die starke Abweichung bei *P. stagnalis*, bei dem der Eiersack klein und dabei lang und eng gestielt sein soll (BEDDARD 1894, Pl. XVI, Fig. 9 Ro). Mir ist dieses Verhältnis bei der offenbaren nahen Verwandtschaft zwischen *P. stagnalis* und *P. njassaensis* — die Penialborsten haben die gleiche ungemein charakteristische Gestalt — schwer erklärlich. Ich glaube annehmen zu sollen, daß das einzige von BEDDARD daraufhin untersuchte Exemplar nur halb-reif war. Dafür spricht einerseits, daß BEDDARD nichts von einem Gürtel erwähnt, andererseits, daß das Exemplar noch Ovarien besaß; (Ovarien fand ich nur bei halbreifen Stücken; bei vollkommen reifen hatten sie sich vollständig aufgelöst und ihre Produkte in den großen Eiersäcken abgelagert). Die von BEDDARD gesehenen Eiersäcke stellen also wohl ein sehr frühes Stadium dar; ihr anscheinend langer Stiel ist vielleicht nichts anderes als der in die Länge gezogene Eitrichter-raum. Eine Untersuchung vollständig reifer Stücke würde diese fraglichen Punkte vielleicht aufklären. Was die Beziehung des Eitrichterraumes zum Eitrichter und zu den Leibeshöhlenräumen anbetrifft, so habe ich mich bei der Untersuchung von *P. papillatus* zweifellos geirrt. Die Untersuchung an *P. njassaensis* bestätigt vollständig die Darstellung BEDDARDS von *P. Beddardi*, und ich glaube nicht, daß *P. papillatus* in diesem Punkte von *P. njassaensis* und *P. Beddardi* abweicht. Leider ist das mir noch zur Verfügung stehende Material von *P. papillatus* für diese Feststellung nicht mehr geeignet; ich glaube aber meinen mutmaßlichen Irrtum erklären zu können. Bei *P. njassaensis* geht der Samentrichterraum nach vorn, sich etwas verbreiternd, in einen kurzen, plattgedrückten Eitrichter (Fig. 16 et) über, der sich in die Leibeshöhle des 13. Segments eröffnet. Eine Ovarialblase ist tatsächlich nicht vorhanden; die nur bei halbreifen Stücken vorhandenen Ovarien ragen von dem ventralen Rande des Dissepiments 12/13 frei in das 13. Segment hinein. Das Dissepiment 13/14 setzt sich zwischen Eitrichter und Eitrichterraum an den weiblichen Geschlechtsapparat an. Wird bei stark erweichten Stücken der weibliche Geschlechtsapparat etwas nach hinten gezerrt, so zieht sich das Dissepiment 13/14, das mit den Rändern ja an der Leibeshöhle haftet, im Umkreis des Eitrichters nach hinten sackförmig aus und täuscht dadurch eine den Eitrichter umhüllende Ovarialblase vor. Wahrscheinlich ist auf diese Weise die fragliche Ovarialblase von

*P. papillatus* zu erklären und vielleicht auch die Häute, die nach BEDDARD bei *P. stagnalis* die Ovarien umhüllen und mit den Samentaschen verbunden sein sollen (l. c. Fig. 9 *Es*). Bedeutsam ist die Art der Verbindung dieser vorderen weiblichen Geschlechtsorgane mit den hinteren, mit der Samentasche. Ich konnte diese Verhältnisse an dem günstigen Material von *P. njassaensis* an Schnittserien genau feststellen, und muß die betreffenden Angaben BEDDARDS über *P. Beddardi* (l. c. S. 218) zwar nicht als irrtümlich, aber doch als nicht stets zutreffend bezeichnen. Wie bei *P. papillatus* und bei *P. Beddardi* (und vermutlich auch bei *P. stagnalis*) geht das hintere Ende des Eitrichterraumes in einen Verbindungsschlauch über, der sich anderseits im Ausführgang der Samentasche verliert (Fig. 16 *vs*). Dieser Verbindungsschlauch ist wahrscheinlich infolge verschiedenartiger Streckung bei einer und derselben Art verschieden lang und dick. Bei den stark erweichten Exemplaren der typischen Form von *P. njassaensis* ist er ziemlich lang und dünn; bei den gut gehärteten Stücken der forma *parva* erscheint er kurz und verhältnismäßig dick. Bei *P. papillatus* erscheint er vermutlich nur infolge der starken Erweichung so lang gestreckt und dünn. Nach BEDDARDS Untersuchung soll dieser Verbindungsschlauch nicht mit dem Lumen der Samentasche kommunizieren, sondern seine Wandung lediglich in die Umhüllung der vollständig abgeschlossenen Samentasche übergehen. Bei *P. njassaensis* konnte ich jedoch eine tatsächliche Kommunikation zwischen diesem Verbindungsschlauch und dem Lumen des Samentaschenausführganges nachweisen. Diese Kommunikation ist allerdings ganz eigenartiger Natur, und ich glaube annehmen zu sollen, daß sie nur zeitweise auftritt, daß also BEDDARDS Befunde durchaus den Tatsachen entsprechen mögen. Die Kommunikation zwischen Samentasche und Eitrichterraum vermittelt des Verbindungsschlauches war bei meinem Material von *P. njassaensis* besonders deshalb so sicher nachweisbar und über allen Zweifel erhaben, weil der ganze Verbindungsweg von dem Samentaschenlumen bis zum Eitrichterraum von Spermien durchsetzt war, die bei der Behandlung mit Boraxkarmin eine ganz auffallende dunkelviolette Färbung angenommen und dadurch unverkennbar geworden waren. Der direkt aus dem Eitrichterraum hervorgehende und mit ihm kommunizierende Verbindungsschlauch ist ein zarter, von einer Bindegewebshülle umgebener Schlauch. Die Bindegewebshülle geht anderseits direkt in die Bindegewebshülle des Samentaschenausführganges über, und der Schlauch mündet in einen breiten, anscheinend ziemlich unregelmäßigen

Spaltraum, der zwischen der äußeren Bindegewebshülle und der eigentlichen Wandung des Samentaschenausführganges liegt. Dieser Spaltraum aber kommuniziert durch mehrere feinere Spalträume und Kanäle, die die innere Wandung des Samentaschenausführganges durchbrechen, schließlich mit dem Lumen des letzteren. Da sich auch in diesen feinen Spalträumen Spermien finden, so ist es ausgeschlossen, daß es sich hier um postmortale Bildungen, um Kunstprodukte, handelt. Wahrscheinlich aber schließen sich diese Spalträume, sobald sie ihre Funktion ausgeübt haben. Es ist in vielen Fällen eine Verbindung zwischen Samentaschen und den übrigen weiblichen Geschlechtsorganen gefunden worden, ohne daß zugleich eine Kommunikation nachgewiesen werden konnte. BEDDARD weist bei der Erörterung seines *Pareudrilus* (l. c. 1893) auf diese Fälle hin und stellt sie in schroffen Gegensatz zu jenen, bei welchen sich eine Kommunikation fand. Auf diesem angeblichen Gegensatz beruht auch sein Gedanke an eine generische Spaltung der Gattung *Pareudrilus*. Ich kann mich hierin BEDDARD nicht anschließen. Bei dem andauernden Fehlen einer Kommunikation haben eigentlich jene Verbindungen zwischen Samentasche und Eitrichter gar keinen Sinn. Ich glaube annehmen zu dürfen, daß in allen Fällen die vollständige Abschließung des Samentaschenlumens nur eine zeitweilige ist, und daß auch bei jenen Formen wenigstens für eine kurze Zeit tatsächlich eine Kommunikation gebildet wird.

#### Gen. *Polytoreutus* Michlson.

Die Gattung *Polytoreutus* wird durch Aufstellung einiger neuer Arten auf Grund der Untersuchung des vorliegenden Materials die artenreichste Gattung der Eudrilinen. Von großem Interesse ist die Untersuchung der verwandtschaftlichen Beziehungen zwischen den verschiedenen Arten; sie ergibt verschiedene deutliche Verwandtschaftslinien. Die Verwandtschaftsbeziehungen kommen am deutlichsten zum Ausdruck in der Gestaltung des weiblichen Geschlechtsapparates, zumal der Samentaschen.

In der meist komplizierteren Gestaltung der Samentaschen weicht *Polytoreutus* stark von seinen Ahnengattungen ab, und es ist fraglich, welcher Teil dieser komplizierteren Organe den stets einfachen, divertikellosen Samentaschen von *Eminoscolex*, *Bettonia*, *Teleudrilus* und *Teleutoreutus* homolog ist. Es war bisher gebräuchlich — und diese Auffassung ist auch in dieser Arbeit noch vertreten —, die von der unpaarigen Ausmündung nach vorn gehenden rein paarigen (*P.*

*Ehlersi* n. sp. f. *typica*) oder durch mediane Kommissuren partiell unpaarigen (z. B. *P. magilensis* Bedd.) oder vollständig median verschmolzenen unpaarigen (z. B. *P. coeruleus* Michlson) Schläuche, die durch meist engere Verbindungsschläuche mit den geschlossenen Eitriechtern in Kommunikation gesetzt sind, als Homologa der Samentaschen von *Teleudrilus* usw., und die von diesen Schläuchen zur Seite gehenden Anhänge als Divertikel (also innerhalb dieser Gattungsgruppe als Neubildungen) zu betrachten. Bei dieser auch von BEDDARD angenommenen Erklärung ist es jedoch nicht angebracht, nun auch, wie BEDDARD es tut, die auseinander weichenden vorderen (proximalen) Partien dieser Schläuche als Divertikel zu bezeichnen. Dieselben repräsentieren, wie die verschiedenen Formen von *P. Ehlersi* (vgl. Taf. XX, Fig. 30, 31 und 35) zur Evidenz darlegen, nur die frei und paarig bleibenden proximalen Enden jener meist im größten Teil der Länge median verschmelzenden Schläuche, der eigentlichen Samentaschen nach der hier angenommenen Anschauung. Dieser Deutung läßt sich jedoch eine andre gegenüberstellen, die auch vieles für sich hat: Man kann auch ein Paar der bei *P. Ehlersi* und seinen Verwandten auftretenden sogenannten Divertikel, etwa das hintere Paar, als die eigentlichen Samentaschen auffassen und nicht nur die vorderen seitlichen Anhänge, sondern auch jene nach vorn gehenden Schläuche als neugebildete Divertikel ansehen. Bei einem Teil der Arten dieser Gruppe (z. B. bei *P. Ehlersi*) sind die sog. Divertikel des hinteren Paares viel größer als die Divertikel des vorderen Paares und dazu noch proximal verschmolzen; sie bilden somit einen den Darm umfassenden Ring, wie die eigentlichen Samentaschen vieler *Eminoscolex*- und *Teleudrilus*-Arten, drängen also geradezu zu einem Vergleich mit diesen letzteren. Bei Annahme dieser Auffassungsweise würden wir also auch bei *Polytoreutus* wie bei *Eminoscolex* und *Teleudrilus* nebeneinander freie birnförmige Samentaschen (z. B. *P. coeruleus*) und ringförmig verwachsene Samentaschen (z. B. *P. Ehlersi*) antreffen. Daß bei dieser Anschauung die Verbindungsschläuche zwischen den geschlossenen Eitriechtern und dem Samentaschen-Apparat nicht mehr in die eigentlichen Samentaschen, sondern in neugebildete, ihnen entgegenwachsende Divertikel einmünden, ist wohl kaum als Gegenbeweis anzusehen. Schwerwiegender ist vielleicht der Umstand, daß nach dieser Deutung bei vielen phyletisch jüngeren Arten (z. B. *P. Finni* Bedd.) die eigentlichen Samentaschen ganz geschwunden und nur jene Divertikel übrig geblieben sind. Aber auch das ist eine wohl annehmbare Deutung;

warum sollten die eigentlichen Samentaschen nicht zurückgebildet werden können, nachdem andre Organe, jene fraglichen Divertikel, ihre Funktion übernommen haben? Meiner Ansicht nach stehen die hier dargelegten beiden Anschauungen sich zur Zeit ungefähr gleichwertig gegenüber. Ich behalte einstweilen die ältere Anschauung bei, bis etwa neue Momente zur Annahme der andern Anschauung zwingen.

Nach beiden Anschauungen müssen wir *P. Ehlersi* f. *typica* als die ursprünglichste der bekannten *Polytoreutus*-Formen ansehen; denn die Unpaarigkeit gewisser Geschlechtsorgane hat sich in dieser Terriolengruppe sicherlich durch mediane Verschmelzung ursprünglich paariger Organe gebildet. Vollständig paarige Samentaschenschläuche finden wir nur bei dieser Form. Während die Samentaschenschläuche bei der größeren Zahl der *Polytoreutus*-Arten bis auf die mehr oder weniger deutlich paarig bleibenden proximalen Enden zu einem unpaarigen medianen Schlauch verschmelzen, zeigt eine kleine Anzahl von Formen, die wie *P. Ehlersi typica* sämtlich aus Usambara und seinem Vorland stammen, noch Überreste der ursprünglichen Paarigkeit. Die ursprünglicheren Formen dieser Übergangsglieder gehören noch der Art *P. Ehlersi* an, nämlich *P. Ehlersi* forma *monoxyga* mit einer Verschmelzungsstelle zwischen den beiden Samentaschenschläuchen und forma *dixyga* mit deren zwei. Bei *P. magilensis* Bedd. hat sich die Zahl der Verschmelzungsstellen schon so stark vermehrt, daß die Samentaschenschläuche ein strickleiterartiges Aussehen gewähren. Bei dem sich daran anschließenden *P. coeruleus* Michlson sind die Samentaschenschläuche bereits bis auf die proximalen Enden ganz zu einem unpaarigen Schlauch verschmolzen. Eine Andeutung von der ursprünglichen Paarigkeit der Samentaschenschläuche ist sonst nur noch bei einer kleinen Gruppe von Uganda und Usindje zu erkennen, bei *P. silvestris* Michlson, *P. kirimaensis* Michlson und *P. usindjaensis* Michlson, nämlich eine Spaltung des Samentaschenschlauches dicht vor seiner unpaarigen Ausmündung, eine Spaltung, die dem männlichen Ausführapparat den Durchtritt gewährt. Die oben erörterte von *P. Ehlersi* abstammende Gruppe ist auch durch den Besitz von sog. Divertikeln an den Samentaschen charakterisiert, und auch in der Anordnung dieser Organe läßt sich eine Reihe feststellen, die sich auch noch auf eine Anzahl sich daran anschließender Arten mit unpaarigen Samentaschenschläuchen weiter verfolgen läßt. Bei *P. Ehlersi* und *P. magilensis* finden wir zwei Paar, deren vordere frei sind, während die hinteren proximal miteinander verschmolzen sind, bei *P. coeruleus* Michlson zwei freie Paare; bei *P. usambariensis* n. sp.

sind die Divertikel je einer Seite proximal miteinander verschmolzen und bei *P. gregorianus* Bedd. sogar in ganzer Länge, so daß hier anscheinend nur ein einziges Paar auftritt. *P. violaceus* Bedd. mit vielen freien Paaren schließt sich wohl als Seitenzweig an *P. coeruleus* an. In der folgenden Tabelle sind diese mit Samentaschendivertikeln ausgestatteten Arten übersichtlich zusammengestellt.

	Samentaschenschläuche:	Samentaschendivertikel:
<i>P. Ehlersi typica</i>	ganz paarig	des 1. Paares frei, des 2. Paares proximal miteinander verwachsen
<i>P. Ehlersi monozyga</i>	an einer Stelle median verschmolzen	ebenso
<i>P. Ehlersi dixyga</i>	an zwei Stellen median verschmolzen	ebenso
<i>P. magilensis</i>	an vielen Stellen median verschmolzen, strickleiterförmig	ebenso
<i>P. coeruleus</i>	bis auf die proximalen Enden ganz verschmolzen zu einem unpaarigen Stamm	beide Paare frei
<i>P. usambariensis</i>	ebenso	des 1. Paares proximal mit denen des 2. Paares verwachsen
<i>P. gregorianus</i>	ebenso	des 1. Paares in ganzer Länge mit denen des 2. Paares verwachsen (anscheinend nur 1. Paar Divertikel)
<i>P. violaceus</i> (an <i>P. coeruleus</i> anschließend)	ebenso	zu vielen sämtlich frei in Paaren angeordnet.

Samentaschendivertikel finden sich außerdem nur noch bei *P. Eichelbaumi* n. sp. und zwar ein einziges Paar proximal verschmolzene. Da diese Art einen dicken muskulösen Samentaschenvorraum besitzt, so kann sie nicht ohne weiteres an die oben erörterte Gruppe angeschlossen werden. Es ist jedoch zu beachten, daß sich Unterschiede in der Art der Samentaschen bei sonst anscheinend nahe

verwandten Arten finden: So besitzen *P. kirimaensis* und *P. silvestris* einen muskulösen Vorraum, *P. usindjaensis* nicht. Derselbe Unterschied besteht zwischen den nahe verwandten *P. Finni* Bedd. einerseits und *P. Hindei* Bedd. und *P. kilindinensis* Bedd. andererseits, trotzdem diese Arten wegen der großen keulenförmigen Vergrößerungen der proximalen Enden der Samentaschenschläuche, die sich übrigens auch bei *P. gregorianus* Bedd. finden, nahe miteinander verwandt erscheinen. *P. Eichelbaumi* steht wahrscheinlich dem Ursprung der Gattung *Polytoreutus* ziemlich nahe, ob näher als *P. Ehlersi*, muß einstweilen dahingestellt bleiben.

Auch der männliche Geschlechtsapparat zeigt gewisse Sonderbildungen, durch welche örtlich beschränkte Gruppen charakterisiert werden. Ich erwähne nur die paarigen großen Copulationstaschen bei *P. Stierlingi* Michlson, *P. Arningi* Michlson und *P. Fülleborni* n. sp. vom südlicheren Deutsch-Ostafrika sowie bei *P. kirimaensis* Michlson und *P. silvestris* Michlson von Uganda.

*P. Ehlersi* n. sp.

(Taf. XX, Fig. 30—35.)

**Fundnotizen:** Wugiri in West-Usambara, A. BORGERT leg. 1904 [f. *typica*].

Mkusa-Tal in West-Usambara, etwa 1100 m hoch, WÖLKE leg. [f. *typica*].

Msimni-Tal in West-Usambara, etwa 1000 m hoch, WÖLKE leg. [var. *monoxyga*].

Sakarani in West-Usambara, etwa 1500 m hoch, in einem Bananenhain, WÖLKE leg. [f. *monoxyga*].

Mombo in West-Usambara, 1400 m hoch, WÖLKE leg. [var. *dixyga*].

Es liegen mir von verschiedenen Örtlichkeiten in West-Usambara eine Anzahl Würmer vor, die eine neue, *Polytoreutus magilensis* Bedd. nahe stehende Art repräsentieren. Ich widme diese in gewisser Hinsicht sehr interessante Art Herrn Geheimrat Prof. EHLERS zu Göttingen.

In der inneren Organisation zeigt *P. Ehlersi* eine gewisse Variationsweite, die zur Aufstellung verschiedener Varietäten Veranlassung gibt. Beachtenswert ist, daß je zwei Exemplare von einem Fundort (eine größere Zahl von Stücken einer Fangnummer mochte ich aus museologischen Rücksichten nicht anschneiden) in allen Fällen der gleichen Varietät angehören, so daß die Annahme gerechtfertigt ist, es handle

sich hier um Lokalformen. Die interessante phyletische Beziehung, welche diese Formen untereinander sowie zu *P. magilensis* und andern *Polytoreutus*-Arten aufweisen, ist oben (S. 301) erörtert worden.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge 120—150 mm, Dicke max. 6—7 mm, Segmentzahl etwa 160—230.

**Färbung:** Dorsal eine schmutzig violettbraune, in den Borstenlinien *cd* ziemlich scharf abgesetzte Pigmentierung, die gegen das Kopfende in ein Mausgrau übergeht und gegen das Hinterende abgeschwächt ist; Borstenzonen am Mittel- und Hinterkörper heller, so daß der Wurm geringelt erscheint.

Kopf probobisch; Kopfklappen calottenförmig.

Borsten im allgemeinen ziemlich zart, aber deutlich, vom Gürtel nach vorn noch an Stärke abnehmend und undeutlich werdend, an den ersten Segmenten bis zum sechsten nicht erkannt (fehlend?). Borstendistanzen  $aa = 2ab = \frac{4}{3}bc = 4cd$ ,  $dd =$  etwa  $\frac{3}{7}u$ .

Nephridialporen in den Borstenlinien *cd*. Rückenporen fehlen.

Gürtel (Fig. 32, 33) ringförmig, am 13.—17. Segment (= 5), durch hellere Färbung und glattere Oberfläche auffallend, Borsten und Intersegmentalfurchen am Gürtel schwach erkennbar, Nephridialporen am Gürtel deutlich.

Männlicher Porus (Fig. 32, 33 ♂) meist verborgen in einem breiten ventralmedianen Querschlitz auf Intersegmentalfurche 17/18; bei ausgestülpter Copulationstasche (Fig. 33) liegt er an der Spitze eines dick zwiebel förmigen, nach vorn hin gebogenen Penis, der die Ränder jenes Querspaltes auseinander gedrängt hat; die seitlichen basalen Partien der Hinter- bzw. Unterseite des Penis sind mehr oder weniger deutlich aufgebläht und von der medianen Partie abgesetzt. Bei eingezogenem Penis (Fig. 32) liegt der Querschlitz des männlichen Porus auf einem stark erhabenen, fast kreisförmigen Pubertätspolster, das fast die ganze Länge des 17. und 18. Segments einnimmt. An dieses Polster schließt sich hinten ein zweites Pubertätspolster ventralmedian am 19. Segment an. Das letztere ist annähernd halbmondförmig, hinten konvex, vorn seicht konkav, von dem vorderen Polster durch die hier besonders scharfe Intersegmentalfurche 18/19 deutlich gesondert. Auf dieser Intersegmentalfurche 18/19, also zwischen den beiden Pubertätspolstern, liegt ventralmedian der Samentaschenporus (Fig. 32, 33 *stp*), nur selten als dunkler Punkt auf einer winzigen quergestreckten Papille erkennbar. Die beiden Pubertätspolster sind bei verschiedenen Stücken verschieden scharf begrenzt, anscheinend infolge verschiedener Konservierung; denn die

Stücke einer Fangnummer sind annähernd gleichartig, die verschiedener Fangnummern verschiedenartig, auch wenn sie der gleichen Varietät angehören. Sehr verschiedenartige Bilder dieser Geschlechtsregion werden auch durch verschiedenen Erektionszustand geschaffen. Die Erektion scheint nicht immer in gleicher Weise vor sich zu gehen; bei teilweiser Erektion scheint manchmal die Vorderpartie, manchmal die Hinterpartie der Copulationstasche weiter hervorgeschoben.

Weibliche Poren lateral in der vorderen Gürtelpartie, ungefähr auf Intersegmentalfurche 14/15 in den Borstenlinien *cd*.

**Innere Organisation:** Dissepimente 5/6 bis 11/12 verdickt, 5/6 und 11/12 mäßig stark, die übrigen sehr stark; Dissepiment 12/13 zart, aber noch etwas stärker als die sehr zarten folgenden.

Muskelmagen groß, dick tonnenförmig, fast kugelig, im 5. Segment; mediane, ventral am Ösophagus hängende kuppelförmige Chylustaschen im 9., 10. und 11. Segment; ein Paar seitliche, nierenförmige, ziemlich platte, sich dorsal- und ventralmedian fast berührende Kalkdrüsen im 13. Segment. Mitteldarm ohne Typhlosolis.

Rückengefäß einfach. Je ein Paar stark angeschwollene glatte Herzen im 11. und 10., ein Paar etwas weniger stark angeschwollene im 9. Segment.

Meganephridisch.

Vorderer männlicher Geschlechtsapparat: Die Hoden, mutmaßlich vorn im 11. Segment in den Testikelblasen, sind nicht erkannt worden. Ein Paar längliche, angeschwollene Testikelblasen im 11. Segment haften an der ventralen Partie des Dissepiments 10/11 und gehen von hier schräg nach hinten und oben; das Dissepiment 11/12 durchsetzend gehen sie in je einen anfangs sehr dünnen, schlauchförmigen Samensack über. Die beiden Samensäcke sind eng aneinander und an den Darm angeschmiegt; sie reichen weit, bis etwa in das 70. Segment, nach hinten; in der vorderen Partie, bis etwa zum 50. Segment, sind sie dünn schlauchförmig; etwa im 50. Segment, hinter der Region der Prostaten und der Samentasche, erweitern sie sich ziemlich plötzlich und ziemlich stark und werden hier unregelmäßig wurstförmig; sie sind in dieser hinteren Partie durch die Dissepimente stark eingeschnürt, segmental unregelmäßig angeschwollen. Im 11. Segment finden sich ein Paar sehr dick spindelförmige, an den Enden stark gebogene Samenmagazine

(etwa von der Gestalt eines menschlichen Magens); sie münden in die Testikelblasen ein.

Endpartie des männlichen Ausführapparates: Die Prostaten (Fig. 30, 31 *pr*) besitzen einen großen, dick- und lang-wurstförmigen, unregelmäßig eingeschnürten, aber sonst äußerlich glatten Drüsenteil; die Wandung desselben trägt innen zarte, in das Lumen einragende, nicht ganz regelmäßig verlaufende Längsfalten, die, hindurchschimmernd, auch äußerlich erkennbar sind. Die Ausführungsgänge der Prostaten sind ziemlich kurz, glatt, gleichmäßig dick, dünner als die Drüsenteile, aber nicht scharf von denselben abgesetzt. Die von vorn her kommenden Samenleiter (Fig. 30, 31 *sl*) münden in diese Ausführungsgänge ein, nicht wie bei *P. magilensis* Bedd. in das bei dieser Art scharf abgesetzte distale Ende der Drüsenteile. Von dieser nahe verwandten Art unterscheidet sich *P. Ehlersi* auch dadurch, daß die Ausführungsgänge der Prostaten mehrfach so dick wie die Samenleiter sind, während sie bei *P. magilensis* nur ungefähr doppelt so dick sind. Wie bei *P. magilensis* vereinen sich die Ausführungsgänge der Prostaten auch bei *P. Ehlersi* zu einem ebenso dicken, mäßig langen Medianstück (Fig. 30, 31 *ag*), das in die Hinterseite einer medianen Copulationstasche (Fig. 30, 31 *kt*) einmündet. Die Copulationstasche, die zur Bildung eines Penis ausgestülpt werden kann, ist im eingezogenen Zustande eiförmig bis dick zwiebel förmig, äußerlich glatt, muskulös glänzend; sie ragt im Ruhezustand, an die Leibeswand angepreßt, von ihrer Ausmündung nach vorn hin. Das gemeinsame Ausmündungsstück der Prostaten ist manchmal von hinten her über die Copulationstasche hinübergebogen. Auch das Bild der Copulationstasche mit dem medianen Ausführungsgang der Prostaten ändert sich entsprechend dem Erektionszustande.

Weiblicher Geschlechtsapparat (Fig. 30, 31, 34, 35): Durch den Samentaschenporus (Fig. 35 *stp*) gelangt man in einen medianen, hinter der Copulationstasche gelegenen Samentaschenraum, von dem zwei Paar Divertikel und ein Paar seitlich von der Copulationstasche nach vorn hingehende Samentaschenschläuche (Fig. 30, 31, 35 *st*) entspringen. Die Divertikel des hinteren Paares (Fig. 30, 31, 35 *dv*<sup>2</sup>) entspringen aus der Hinterwand des medianen Samentaschenraumes; sie sind sehr groß (noch viel größer als bei *P. magilensis*), in den mittleren und proximalen Partien zu einer einzigen, dick und unregelmäßig wurstförmigen Masse miteinander verschmolzen, nur in der distalen Partie voneinander gesondert. Sie ragen verschieden weit nach hinten, sind ganz unregelmäßig verkrümmt und

bilden mit den ebenfalls verkrümmten Drüsenteilen der Prostaten häufig schwer entwirrbare Verschlingungen; meist aber liegen die Divertikel des zweiten Paares hinter den Prostaten. Dicht vor den Divertikeln des zweiten Paares entspringen aus den Seitenwänden des medianen Samentaschenraumes ein Paar frei bleibende, keulenförmige vordere Divertikel (Divertikel des ersten Paares) (Fig. 30, 31, 35 *dv*<sup>1</sup>). Dieselben sind viel kleiner als die des zweiten Paares und ragen zur Seite, häufig etwas schräg nach vorn oder nach hinten. In einem Falle war das linksseitige Divertikel des vorderen Paares rudimentär, nur als undeutlicher Buckel erkennbar (Fig. 31). Die vorn seitlich aus dem medianen Samentaschenraum entspringenden beiden Samentaschenschläuche (Fig. 30, 31, 35 *st*) gehen seitlich von der Copulationstasche über die Ausführungsgänge der Prostaten hinweg nach vorn. Bei der *forma typica* (Fig. 30) bleiben sie in ganzer Länge voneinander gesondert und ziehen sich in gerader Richtung und parallel miteinander bis in das 14. Segment hin, um hier lateralwärts abzubiegen, bei der *var. monozyga* (Fig. 31) konvergieren die beiden Samentaschenschläuche nach vorn, um etwa im 15. Segment für eine kurze Strecke zu einem etwas dickeren Medianstück zu verschmelzen und dann weiter vorn wieder in schlankem Bogen auseinander zu gehen; bei der *var. dixyga* (Fig. 35) umkreisen die beiden Samentaschenschläuche die Copulationstasche ziemlich eng, um sich dicht vor derselben zu vereinen; sie trennen sich dann bald wieder, um sich weiter vorn, etwa im 15. Segment, nochmals zu vereinen, ehe sie lateralwärts auseinander gehen. Bei *P. magilensis* hat sich die Zahl dieser »Brücken« zwischen den beiden ursprünglich gesonderten Samentaschenschläuchen nicht nur vermehrt (bis auf fünf vor der Copulationstasche), sondern es haben sich auch schon hinter der Copulationstasche derartige Kommissuren gebildet, so daß die Gesamtzahl dieser Brücken auf acht steigt, und die ganze Samentasche ein strickleiterartiges Aussehen erhält. Die lateralwärts abgelenkten vorderen Enden der Samentaschenschläuche gehen in ganzer Breite in die nur wenig breiteren oder gleich dicken Ovarialblasen (Fig. 34 *ob*) über. Das Lumen der Ovarialblasen ist nicht einfach, wie bei *P. coeruleus* Michlsn, sondern durch Falten der Wandung in längliche gekrümmte Felder geteilt; äußerlich sind die Ovarialblasen glatt; doch gehen von ihrer Oberfläche Bindegewebsstränge (Fig. 34 *bg*) nach dem ursprünglichen Ort der Ovarien, dem ventralen Rand des Dissepiments 12/13, hin. Vorn lateral tritt aus den Ovarialblasen je ein dünnerer, ziemlich kurzer Verbindungs-

schlauch (Fig. 34 *vs*) aus, der anderseits in den breiten medialen Pol eines geschlossenen Eitrichters (Fig. 34 *et*) übergeht. Der Verbindungsschlauch ist stets stark verkrümmt und an die Ovarialblase wie auch an den geschlossenen Eitrichter angeschmiegt. Der geschlossene Eitrichter trägt an der Hinterseite einen äußerlich höckerigen, unregelmäßig- und dick-nierenförmigen Eiersack (Fig. 34 *es*) und geht lateral, sich verschmälernd, in einen schlanken Eileiter (Fig. 34 *el*) über. In der Region des Übergangs vom geschlossenen Eitrichter zum Eileiter finden sich einige (etwa fünf) winzige Samenkammerchen (Fig. 34 *sk*) in der dicken Wandung des Eileiters bzw. des Eitrichters.

**Erörterung:** *P. Ehlersi* steht dem *P. magilensis* Bedd. nahe. Er unterscheidet sich von letzterem durch das Fehlen von Kommissuren zwischen den Samentaschenschläuchen hinter der Copulations-tasche und die bei der *f. typica* bis auf Null reduzierte geringere Zahl (0—2) der vorderen Kommissuren, ferner durch die enorme Größe der Samentaschendivertikel des hinteren Paares, sowie durch die Gestalt der Prostatenausführgänge und die Einmündungsstelle der Samenleiter in dieselben.

*Polytoreutus coeruleus* Michlson forma *korogweensis* Michlson.

Synon. u. Literat. siehe unter: 1900. *P. coer. kor.*, MICHAELSEN, Oligochaeta; in Tierreich, Lief. 10, S. 414.

**Fundnotiz:** Tanga; A. BORGERT leg. 1904.

Vorliegend ein einziges gut konserviertes Stück. Die Pubertätsgruben haben im wesentlichen die für forma *korogweensis* charakteristische Anordnung. Die vorderste liegt gerade vor dem ♂ Porus, ventralmedian auf Intersegmentalfurche 16/17. Die beiden hinteren sind etwas schräg gegeneinander und unsymmetrisch gestellt, eine auf Intersegmentalfurche 18/19, die andre ganz auf dem 19. Segment. Der zarte, eng schlauchförmige Ausführgang der Samentasche zwängt sich von innen her zwischen den in die Leibeshöhle hineinragenden muskulösen Ballen dieser Pubertätsgruben hindurch, um ventralmedian auf Intersegmentalfurche 18/19 auszumünden.

Die Samensäcke sind genau wie bei *P. usambariensis* n. sp. (s. unten) gestaltet. Die Originalbeschreibung dieser Organe bei *P. coeruleus* (MICHAELSEN 1891 S. 38), in der ich sie als »lange, schmale Fortsätze« (nämlich der Samenblasen bzw. Testikelblasen) bezeichnete, ist nicht korrekt, wie ich auch durch Nachuntersuchung eines Originalstückes der var. *mhondaensis* feststellen konnte. Sie haben

bei *P. coeruleus* tatsächlich hinter der Region der Prostaten genau die großbeerig traubige bzw. ährenförmige Gestalt, wie ich sie auch bei *P. usambariensis* gefunden habe. Zweifellos habe ich bei der früheren Untersuchung die ovalen und birnförmigen Anhänge der schmalen Samensackschläuche verkannt, und zwar wegen ihrer Ähnlichkeit mit den Fiederanhängen der Prostaten, an die sie sich nach hinten anschließen. Bei genauerer Prüfung ergibt sich allerdings, daß die Samensackanhänge von *P. coeruleus* in ihrem Aussehen etwas von jenen Prostatenanhängen abweichen; sie sind etwas heller und mehr dicklich oval; jene sind mehr zylindrisch, schwach gelblich.

Die gefiederte Drüsenpartie der Prostaten ist bei dem vorliegenden Stück der forma *korogweensis* verhältnismäßig kurz, die Fiedern dagegen verhältnismäßig lang und zum Teil gegabelt. Diese Partie der Prostaten erscheint infolgedessen mehr vielfingerig-handförmig. Zu erwähnen ist noch, daß die Samenleiter bei *P. coeruleus* nicht in die unteren Enden der Prostaten einmünden, wie in der Originalbeschreibung angegeben, sondern sich etwas an der distalen Partie entlang ziehen, um vor dem Beginn der Fiederung in die Prostaten einzutreten.

*Polytoreutus violaceus* Bedd.

forma *typica*.

*P. viol.*, BEDDARD 1894. S. 230, Pl. XVI. Fig. 3, 7.

*P. viol.* [forma *typica*], MICHAELSEN 1897, S. 51.

**Fundnotiz:** Mtschinga in Wanga, 7½ St. nördlich von Lindi, am Meere, 3—5 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 25. VII. 03.

Vorliegend einige Stücke.

var. *variabilis* Michlsn.

*P. viol.* var *variab.*, MICHAELSEN 1897, S. 52.

**Fundnotizen:** Mtschinga in Wanga, 7½ St. nördlich von Lindi, am Meere, 3—5 m über dem Meeresspiegel, EWERBECK leg. 25. VII. 03.

Banja in Wanga, 3 St. nördlich von Lindi, an einer Meeresbucht, Boden schwarz-sandig, nicht frei von Salz, EWERBECK leg. 31. I. 03.

Vorliegend einige wenige Exemplare.

**Erörterung:** Da der Fundort »Mtschinga« Exemplare beider Formen, der »forma *typica*« und der »var. *variabilis*«, beherbergte, so kann man in diesem Falle nicht von Lokalvarietäten reden, und

doch darf auch nach Untersuchung dieses neuen Materials die Sonderung der Formen noch aufrecht erhalten bleiben. Es bestätigte sich nämlich die eigentümliche Beziehung zwischen den beiden Unterscheidungscharakteren. Als ich die Stücke nach dem Besitz bzw. Fehlen eines Penis ordnete und darauf die Lage des Pubertätsfeldes untersuchte, ergab sich folgende Beziehung:

Penis undeutlich, schwach wulstig: Pubertätsfeld am 22. u. 23. (1 Expl.) oder am 21.—23. Segment (4 Expl.).

Penis mittelgroß, papillenförmig: Pubertätsfeld am 24. Segment (2 Expl.).

Penis groß, kuppelförmig: Pubertätsfeld am 24.—26., am 26.—28. oder am 27. u. 28. Segment (je 1 Expl.).

Also fällt auch bei diesem Material, und zwar bei den verschiedenen Stücken einer und derselben Ausbeute, der Charakter des großen Penis mit dem Charakter des weiter zurückgeschobenen Pubertätsfeldes zusammen, und anderseits der Charakter des wenig erhabenen Penis mit dem des dichter dahinterliegenden Pubertätsfeldes. Vielleicht handelt es sich hier nur um eine Variabilität wie bei *Stuhlmannia variabilis* Michlson, bei der die variable Größe des Penis in Beziehung steht zur Länge der Samenrinne und der Stellung der Bursa pullosoria.

*Polytoreutus usambariensis* n. sp.

(Taf. XX, Fig. 24—26.)

**Fundnotizen:** Amani in Usambara, A. BORGERT leg. VIII. 04. Nguelo in Usambara, KUMMER leg. (Mus. Berlin).

Gebiet der Küstenflüsse (wahrscheinlich Amani in Usambara), ZIMMERMANN oder EICHELBAUM leg.

Vorliegend fünf geschlechtsreife Stücke und ein jugendliches.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge 200—280 mm, Dicke max. 7—8 mm, Segmentzahl etwa 200.

Färbung dorsal mehr oder weniger dunkel violettgrau, mit starkem Irisglanz, nach Abhebung der Cuticula bräunlich.

Kopf probolisch; Kopfklappen calottenförmig.

Borsten ventral weit, lateral eng gepaart; Borstendistanz  $aa = 2 ab = \frac{4}{3} bc = 4 cd; dd = \frac{1}{2} u.$

Nephridialporen zwischen den Borstenlinien *c* und *d*.

Gürtel ringförmig, aber ventral meist beträchtlich schwächer entwickelt, am  $\frac{1}{2}$  13. oder 14.—17. Segment (= 4—4 $\frac{1}{2}$ ). Interseg-

mentalfurchen und Nephridialporen auch am Gürtel erkennbar, Borsten aber undeutlich.

Männlicher Porus (Fig. 25 ♂) ventralmedian dicht vor Intersegmentalfurche 17/18, ein ziemlich unscheinbares Loch auf flachem Grunde, umgeben von einem helleren Drüsenhofe.

Weibliche Poren als kleine dunkle Punkte dicht vor Intersegmentalfurche 14/15 in den Linien der Nephridialporen erkennbar, von einem helleren Hof umgeben.

Samentaschenporus (Fig. 25 *stp*) ventralmedian auf Intersegmentalfurche 18/19, ein ziemlich unscheinbares Loch auf flachem Grunde, durch eine zarte mediane Samenrinne mit dem männlichen Porus verbunden.

Ein längliches, hinten gerundetes und scharf begrenztes Pubertätspolster bzw. Pubertätspolsterfeld reicht verschieden weit nach hinten; bei den BORGERTSchen Stücken von Amani bis an Intersegmentalfurche 27/28 bzw. 30/31, bei zwei andern wahrscheinlich auch von Amani stammenden Stücken bis an Intersegmentalfurche 33/34 (Fig. 25) und bei dem Stück von Nguelo bis an Intersegmentalfurche 32/33. Die Seitenränder dieses Polsters sind in der hinteren Hälfte lateral schwach konvex; sie berühren die Borstenlinien *a* bzw. drängen diese Borstenlinien etwas auseinander. Diese hintere Hälfte ist deutlich polsterförmig erhaben; nach vorn flacht sich das Pubertätspolster dagegen ab und verschmälert sich etwas, so daß die Borstenlinien *a* kaum berührt werden; in dieser vorderen Partie, die vorn in den Drüsenhof des männlichen Porus übergeht und den Samentaschenporus in sich faßt, sind die Intersegmentalfurchen erkennbar geblieben, in der erhabenen hinteren Partie erscheinen sie ausgelöscht. Die Samenrinne setzt sich nach hinten über den Samentaschenporus hinaus als zarte mediane Furche auf dieses Pubertätspolsterfeld fort und verliert sich vor dem hinteren Ende der polsterförmigen Erhabenheit.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6 schwach verdickt, die folgenden graduell stärker verdickt. 11/12 wieder schwächer, 12/13 zart.

Ein kräftiger Muskelmagen im 5. Segment, drei unpaarige, breit- und dick-sackförmige ventrale Chylustaschen im 9.—11. Segment, ein Paar große, nierenförmige, an der konvexen Seite eingekerbte Kalkdrüsen im 13. Segment.

Das Rückengefäß ist in einigen Segmenten des Vorderkörpers, nachweislich im 9.—12. Segment (vielleicht in noch weiteren), ver-

doppelt. Herzartige, stark angeschwollene Transversalgefäße finden sich im 10. und 11. Segment.

Die Samenmagazine sind auffallend groß, wurstförmig, stark und etwas unregelmäßig zusammengebogen. Sie münden in ein Paar mäßig große, vorn median miteinander verschmelzende, unterhalb des Oesophagus liegende Testikelblasen ein. Die aus diesen Testikelblasen entspringenden Samensäcke sind anfangs einfach- und dünn-schlauchförmig; etwa im 22. Segment ändern die Samensäcke ihr Aussehen; weiter hinten sitzen an dem dünnen Schlauch zahlreiche sehr kurz- und eng-gestielte oder ungestielte, ovale bis birnförmige Bläschen von etwa 1—1½ mm Länge. Die Samensäcke haben hier das Aussehen einer lockeren, großbeerigen Traube oder Ähre.

Die Prostaten (Fig. 24 *pr*) sind dick und lang wurstförmig, kompakt, unregelmäßig und mehr oder weniger stark eingekerbt und wulstig, zu einer Schleife, deren Knie nach vorn zeigt, zusammengelegt. Sie sind duff-weißlich, nicht muskulös-glänzend. Ihr Ausmündungsende ist distal schwach verdickt, muskulös. Von der Mitte des Ausmündungsendes geht ein dick keulenförmiger Anhang (Fig. 24 *pa*) nach vorn; in das vordere Ende des letzteren tritt der Samenleiter (Fig. 24 *sl*) ein. Diesem Anhang gegenüber, an der Hinterseite des Ausmündungsendes, sitzt ein Auswuchs (Fig. 24 *aw*), der diesem Anhang ähnlich, aber nicht so deutlich von der eigentlichen Prostata gesondert ist; der der linken Seite ist kaum als besondere Bildung zu erkennen und sieht nur wie ein etwas vergrößerter Wulst aus; der der rechten Seite ist bei dem näher untersuchten Exemplar deutlicher gesondert, birnförmig. Copulationstaschen und Bursa propulsoria fehlen, man müßte denn schon die median aneinanderstoßenden muskulösen Ausmündungsenden als solche ansehen. Die Prostaten münden, nachdem sich ihre von den Seiten herkommenden etwas verdickten Ausmündungsenden median vereinigt haben, einfach durch den medianen männlichen Porus aus.

Die Samentasche (Fig. 24 *st*) besteht aus einem einfachen, gleichmäßig dicken, vorn in zwei Gabeläste auslaufenden, hinten einfach ausmündenden Schlauch, der dicht vor der hinteren Ausmündung, hinter der Überbrückung der Prostata-Ausmündungsenden, zwei ziemlich große, mäßig langgestielte, unregelmäßig birnförmige Divertikel (Fig. 24 *dv*<sup>1</sup>, *dv*<sup>2</sup>, Fig. 26) trägt. Die Divertikel des vorderen Paares (Fig. 24 *dv*<sup>1</sup>) sind kleiner als die des hinteren Paares

(Fig. 24 *dv*<sup>2</sup>). Die beiden Divertikel einer Seite sind mit ihren erweiterten proximalen Enden zusammengewachsen, und zwar bei verschiedenen Stücken verschieden weit. Die vorderen Gabeläste oder Verbindungsschläuche (Fig. 24 *ga*) sind mäßig lang, in den proximalen, nach vorn und lateralwärts hingehenden Partien etwas kurz und schmal geschlängelt. Von ihrem vorderen lateralen Ende gehen zarte Bindegewebsstränge (Fig. 24 *bg*) ab und schräg nach vorn und medianwärts nach dem mutmaßlichen Ort der Ovarialanlage hin. Die Verbindungsschläuche treten in die medialen Enden der mäßig großen geschlossenen Eitrichter (Fig. 24 *et*) ein. Diese letzteren tragen an der Hinterseite einen ziemlich großen, kurz und eng gestielten, fast sitzenden, nierenförmigen Eiersack (Fig. 24 *es*) und gehen lateral in die ziemlich langen, schlanken, schwach gebogenen Eileiter (Fig. 24 *el*) über. Beim Übergang des Eileiters in den geschlossenen Eitrichter finden sich innerhalb der dicken Wandung mehrere unregelmäßig gestellte, birnförmige Samenkammerchen. Die Ovarien sind nicht gesehen worden.

**Erörterung:** *Polytoreutus usambariensis* ähnelt in den äußeren Geschlechtscharakteren sehr dem *P. gregorianus* Bedd. (BEDDARD 1895, S. 612; 1901a, S. 187, Textfig. 50 u. 53); in der inneren Organisation erinnert er einerseits ebenfalls an diese Art, andererseits an *P. coeruleus* Michl. (MICHAELSEN 1890, S. 24, Taf. I, Fig. 10; 1891, S. 34, Taf. IV, Fig. 23, 24), *P. magilensis* Bedd. (BEDDARD 1893, S. 243, Pl. XXV, Fig. 7—12) und *P. Ehlersi* u. sp. (siehe oben!). Mit *P. gregorianus* hat *P. usambariensis* das eigentümliche Pubertätspolster bzw. Pubertätsfeld gemein, das sich bei *P. gregorianus* über das 20.—35. Segment (l. c. 1895, S. 612), oder nach anderer Angabe über das 19.—34. (l. c. 1901a, S. 191 [19.—24.: laps.!] und S. 195), nach der Abbildung (l. c. 1901a, Textfig. 50) bis in das 36. Segment hinein, erstreckt. Dasselbe ist bei *P. usambariensis* sehr variabel lang und kommt im Maximum der Länge bei *P. gregorianus* nahe. *P. usambariensis* unterscheidet sich von *P. gregorianus* hauptsächlich durch die Gestaltung der Samentasche. *P. gregorianus* soll nur ein Paar Divertikel am hinteren Ende der Samentasche besitzen, *P. usambariensis* besitzt deren zwei Paar, die aber jederseits mehr oder weniger weit, manchmal bis auf die kurzen Ausmündungsenden, miteinander verwachsen sind. Zweifellos sind auch die anscheinend einzelnen Divertikel von *P. gregorianus* aus der vollkommen durchgeführten Verwachsung zweier entstanden. Ein weiterer Unterschied zwischen diesen beiden Arten liegt in der Ge-

staltung der vorderen Gabeläste der Samentasche, die bei *P. gregorianus* große keulenförmige Gebilde darstellen, in deren mediales Ende die Verbindungsschläuche einmünden, während sie bei *P. usambariensis* klein sind und am lateralen Ende direkt in die Verbindungsschläuche übergehen. In dieser Hinsicht schließt sich *P. usambariensis* an die drei obenerwähnten Arten, *P. coeruleus*, *P. magilensis* und *P. Ehlersi*, an. In der Ausmündungspartie der Prostaten schließt sich *P. usambariensis* eng an *P. Fülleborni* n. sp., *P. Arningi* Michlson und wahrscheinlich auch *P. Stierlingi* Michlson, sowie zweifellos auch *P. gregorianus* Bedd. an, insofern die Samenleiter in einen besonderen kleinen taschenförmigen Anhang an der Vorderseite des Ausmündungsendes der Prostaten einmünden. Was *P. gregorianus* anbetrifft, so glaube ich, daß BEDDARD diese Bildung nur verkannt hat. Ich vermute, daß in der Abbildung (l. c. 1901a, Textfig. 53) das Organ, bezeichnet mit *C*, die angeblich unpaarige »terminal bursa copulatrix, into which open *B* spermidueal glands«, nichts anderes darstellt, als die unter dem medianen Samentaschenschlauch hervorragenden lateralen Partien derartiger durchaus voneinander getrennter Anhänge. Eine Nachuntersuchung würde das leicht klarstellen.

*Polytoreutus Eichelbaumi* n. sp.

(Taf. XX, Fig. 22, 23.)

**Fundnotizen:** Amani in Usambara, A. BORGERT leg. VIII. 04. Sakarre in Usambara, A. BORGERT leg. 1904.

Gebiet der Küstenflüsse (wahrscheinlich Amani in Usambara), EICHELBAUM oder ZIMMERMANN leg.

Vorliegend mehrere zum Teil gut konservierte, zum Teil stark erweichte Exemplare.

**Äußeres:** Dimensionen: Länge 125—180 mm, Dicke am Vorderkörper 2—3 mm, am Mittelkörper  $1\frac{1}{2}$ —2 mm, Segmentzahl 370—490; Tiere auffallend dünn und lang.

**Färbung:** hell gelblichbraun oder graubraun, dorsal dunkler.

Kopf pro-epilobisch; Kopflappen hinten breit konvex, ohne abgesetzten Fortsatz, Kopfring dorsalmedian breit und seicht ausgeschnitten.

Borsten lateral eng, ventral weit gepaart ( $ab = 3 cd$ ); ventral-mediane Borstendistanz um ein Geringes kleiner als die mittleren lateralen ( $aa = \frac{5}{6} bc$ ); dorsal-mediane Borstendistanz ein Geringes kleiner als der halbe Körperumfang ( $dd = \frac{3}{7} u$ ).

Nephridialporen zwischen den Borstenlinien *c* und *d*.

Gürtel (Fig. 23) gleichmäßig ringförmig, erhaben, vorn und hinten scharf begrenzt, am 13.—17. Segment (= 5); Intersegmentalfurchen und Nephridialporen am Gürtel deutlich, Borsten unsichtbar.

Männlicher Porus (Fig. 23 ♂) ventralmedian hinten am 17. Segment, eine augenförmige Öffnung in der Mitte eines quer-ovalen Polsters, das seitlich eben über die Borstenlinien *a* hinwegragt und mit seiner Länge die hinteren  $\frac{4}{5}$  des 17. Segments einnimmt.

Samentaschenporus (Fig. 23 *stp*) an oder auf einer kleinen quer-ovalen Papille, die ventralmedian auf dem 19. Segment steht und fast die ganze Länge desselben einnimmt.

**Innere Organisation:** Dissepiment  $\frac{5}{6}$  und  $\frac{11}{12}$  mäßig stark, die dazwischenliegenden stark verdickt.

Ein kräftiger Muskelmagen im 5., je ein Paar breit-ovale unpaarige ventrale Chylustaschen im 9.—11., ein Paar seitlich eingeschnittene, schmal bohnenförmige Kalkdrüsen im 13. Segment.

Ein Paar Samenmagazine, weiße hellleuchtende Körper von der Gestalt einer zusammengebogenen Wurst, im 11. Segment. Samensäcke in der vorderen, bis etwa in das 50. Segment reichenden Partie dünn schlauchförmig, weiter hinten erweitert, großbeerig traubig bzw. ährenförmig. Die Prostaten (Fig. 22 *pr*) sind ungemein lang; aneinander und an den Darm angelegt, reichen sie bis über das 50. Segment hinaus nach hinten. Sie sind mäßig dick, schlauchförmig, eng und ziemlich regelmäßig geschlängelt, weißlich, äußerlich eben, aber durchaus nicht muskulös glänzend; distal verengen sie sich etwas und münden, sich medianwärts umbiegend, unabhängig voneinander in die Hinterseite einer großen, gerundet trapezförmigen, fast halbkugeligen Bursa propulsoria ein. Die Samenleiter treten direkt in die Vorderseite der querverlaufenden distalen Partie der Prostaten ein. Ein besonderer, die Samenleiter aufnehmender Prostatenanhang, wie er z. B. für *P. usambariensis* charakteristisch ist, fehlt bei *P. Eichelbaumi*.

Die Samentasche besitzt einen unpaarigen, medianen Schlauch (Fig. 22 *st*), der entweder vom vorderen Ende bis zum Ausmündungsende gleichmäßig dick und schlauchförmig, oder mehr oder weniger stark aufgebläht ist. Im Falle stärkster Aufblähung (Fig. 22) nimmt er von vorn nach hinten stark an Dicke zu und zeigt zugleich wulstige Aufbeulungen und dazwischenliegende Einschnürungen. Einzelne Wülste hängen stark über (in der Abbildung, Fig. 22, ist die ganze Samentasche, sowohl der mediane Stamm wie die hintere Partie,

auseinandergebreitet und stark gestreckt gezeichnet, da sonst die Gestaltung nicht anschaulich zu machen war); hinten im 19. Segment mündet der Samentaschenschlauch durch einen fast kugeligen, äußerlich glatten und muskulös glänzenden Vorraum (Fig. 22 *vr*) mit dicker, muskulöser Wandung aus. Dicht an dem Übergang des Samentaschenschlauches in diesen Vorraum entspringt aus dem Stamm jederseits ein Divertikel (Fig. 22 *dv*), das sich bald mit dem der Gegenseite wieder vereinigt; bei einigen Stücken waren die Divertikel verschiedener Seiten verschieden dick, das der einen Seite dünn schlauchförmig, das der andern Seite so dick, daß es fast die ganze Breite des Samentaschenschlauches beibehielt und wie eine direkte Fortsetzung desselben aussah. Die verhältnismäßig kleine Öse zwischen den gesonderten distalen Partien dieser beiden Divertikel wird von dem Bauchstrang und einem Blutgefäß durchsetzt. Bei der Betrachtung des weiblichen Geschlechtsapparates »in situ« sind diese Einzelheiten des Baues nicht erkennbar, da die Divertikel wie der Samentaschenschlauch unregelmäßig zusammengebogen waren und die ganze Ausmündungspartie, samt dem muskulösen Vorraum überdeckten. Auch die Bursa propulsoria des männlichen Ausführapparates ist »in situ« unsichtbar, von dem Samentaschenschlauch überdeckt; die distalen Enden der Prostaten verschwinden unter dem breiten Samentaschenschlauch. Das vordere Ende des Samentaschenschlauches ist gerade abgestutzt. Aus den seitlich-vorderen Ecken dieses vorderen Endes entspringt je ein dünner, mäßig langer, einige unregelmäßige Windungen beschreibender Verbindungsschlauch (Fig. 22 *vs*), der in das mediale Ende des geschlossenen Eitrichters (Fig. 22 *et*) der betreffenden Seite eintritt. Die geschlossenen Eitrichter tragen je einen dick nierenförmigen Eiersack (Fig. 22 *es*) und gehen lateral in einen schlanken, fast gerade gestreckten Eileiter (Fig. 22 *el*) über. Ich glaube ein einziges ziemlich großes Samenkämmerchen in der Wandung des geschlossenen Eitrichters erkannt zu haben; dasselbe lag viel weiter proximal (so zu verstehen, daß der ♀ Porus das »distale« Ende des Eileiter-Eitrichter-Apparates markiert) als bei andern *Polytoreutus*-Arten (wie z. B. *P. coeruleus* Michlson), bei denen sich derartige Samenkämmerchen in der distalen Partie des geschlossenen Eitrichters finden, dort, wo derselbe in den Eileiter übergeht. Es waren weder Ovarien noch Ovarialblasen aufzufinden; auch konnten keine sich nach dem ursprünglichen Ort der Ovarien hinziehende, Bindegewebsstränge nachgewiesen werden.

**Erörterung:** *P. Eichelbaumi* steht wegen des einzigen, ringförmig verwachsenen Samentaschendivertikel-Paares (bzw. Samentaschen-Paares, siehe oben!) dem Ursprung der Gattung *Polytoreutus* nahe. Durch den Besitz eines muskulösen Samentaschen-Vorraumes entfernt er sich jedoch etwas von der Gruppe *P. Ehlersi*-*P. gregorianus*.

*Polytoreutus Fülleborni* n. sp.

(Taf. XX, Fig. 27—29.)

**Fundnotiz:** Langenburg am Njassa, FÜLLEBORN leg. IV—V. 98.

Vorliegend zwei Exemplare, ein stark erweichtes, unvollständiges, in mehrere Bruchstücke zerfallenes vollkommen geschlechtsreifes und ein am Kopfende zerstörtes, sonst vollständiges halbreifes, noch gürtelloses mit regenerierter Hinterhälfte.

**Äußeres:** Dimensionen: Das halbreife Stück ist 150 mm lang, etwa 5 mm dick und besteht aus etwa 270 Segmenten. Das unvollständige geschlechtsreife ist beträchtlich dicker; sein Durchmesser beträgt in der Mitte des anteclitellialen Körperteils 7 mm; am Gürtel schwillt es bis 8 mm an.

**Färbung:** dorsal bis zu den Borstenlinien etwas irisierend grau-blau; Pigmentierung seitlich ziemlich scharf begrenzt.

Gestaltung des Kopfes nicht feststellbar.

Die Borsten sind lateral eng, ventral weit gepaart ( $ab =$  etwa  $2 cd$ ); die dorsalmediane Borstendistanz ist ungefähr gleich dem halben Körperumfang ( $dd =$  etwa  $\frac{1}{2} u$ ).

Die Nephridialporen liegen zwischen den Borstenlinien  $c$  und  $d$ , den ersteren ein Geringes näher als den letzteren.

Gürtel (Fig. 29) am  $\frac{1}{6}$  13.—17. Segment ( $= 4\frac{5}{6}$ ), sattelförmig, am  $\frac{1}{3}$  13.—16. Segment die ventralmediane Borstendistanz freilassend; weiter vorn und hinten liegen seine ventralen Ränder noch weiter auswärts. Intersegmentalfurchen und Nephridialporen am Gürtel deutlich, Borsten undeutlich.

Ein großes ventralmedianes, von einem ringförmigen Wall umgebenes Geschlechtsloch etwa von der Mitte des 17. Segments bis an das Ende des 18., seitlich etwa bis an die Borstenlinien  $b$  reichend. Das Geschlechtsloch wird größtenteils ausgefüllt von einem rundlichen Bulbus, der etwas hinter der Mitte einen breiten Querspalt, den Samentaschen-Porus (Fig. 29 *stp*), trägt. Öffnung der Bursa propulsoria oder männlicher Porus (Fig. 29 ♂) in dem Spaltraum der vorderen Partie des Geschlechtsloches, vor dem Bul-

bus des Samentaschen-Porus. Hinter dem letzteren, in der hinteren Partie des Geschlechtsloches, zwei kleine quer-ovale Blasen, die teilweise vorgestülpten Copulationstaschen (Fig. 29 *kt*)<sup>1</sup>.

**Innere Organisation:** Dissepiment 5/6—11/12 mehr oder weniger stark, im Maximum noch mäßig stark, verdickt.

Ein kräftiger Muskelmagen im 5., drei unpaarige ventrale Chylustaschen im 9.—11., ein Paar mäßig große, breit nierenförmige Kalkdrüsen im 13. Segment.

Ein Paar kleine, anscheinend in schmale Testikelblasen (?) eingeschlossene Hoden liegen vorn ventral im 11. Segment. Die fraglichen Testikelblasen (?) gehen nach hinten in ein Paar anfangs sehr dünne, schlauchförmige Samensäcke über. (Testikelblasen fehlend?, Samensäcke am Dissepiment 11/12 entspringend?); erst hinter der Region der Prostaten, etwa im 19. Segment, erweitern sich diese Schläuche zu den eigentlichen dicken, stark eingekerbten und eingeschnürten Samensäcken, die sich noch durch viele Segmente weiter nach hinten erstrecken. Die Samenmagazine sind dick schlauchförmig, zu einer engen U-förmigen Schleife zusammengebogen. Die Prostaten (Fig. 28 *pr*) sind sehr groß, lang und ziemlich dick, in der proximalen Hälfte noch etwas verbreitert; sie sind zu einer engen, nach vorn hinragenden Schleife eng zusammengelegt; der distale Schleifenast biegt sich medianwärts und trifft dann mit dem der andern Seite zusammen, um mit ihm gemeinsam in die hintere Partie der großen, ovalen medianen Bursa propulsoria (Fig. 28 *bp*) einzumünden. Bei dem nahe verwandten *P. Arningi* Michl<sup>sn</sup><sup>2</sup> geht das gemeinsame Ausmündungsende der Prostaten oberhalb der Bursa propulsoria nach vorn, um in deren Vorderende einzumünden. Ich habe bei *P. Fülleborni* nichts von einem freiliegenden gemeinsamen Ausmündungsende der Prostaten sehen können; vermute aber, daß ein derartiger gemeinsamer, nach vorn verlaufender Kanal infolge Verwachsung mit der Bursa propulsoria nur unkenntlich geworden ist; wahrscheinlich verläuft er bei dieser Art innerhalb der Wandung der Bursa propulsoria. (Ich verzichtete auf eine Zerschneidung der Bursa propulsoria, um das Originalstück nicht allzusehr zu zerstückeln.) Die Bursa propulsoria (Fig. 28 *bp*) mündet in die

<sup>1</sup> Es ist zu beachten, daß das Aussehen der äußeren Geschlechtsorgane bei anderm Erektionszustande, zumal nach dem vollständigen Ausstülpen der Copulationstaschen, ein ganz andres sein wird als das hier geschilderte.

<sup>2</sup> MICHAELSEN, Neue u. w. bek. afr. Terric., in Mt. Mus. Hamburg XIV, S. 53, Taf., Fig. 3, 4.

vordere Partie des Geschlechtsloches. Bevor die distalen Prostata-Enden sich median vereinen, treiben sie einen Blindsack-artigen Anhang (Fig. 28 *pa*) nach vorn; in das vordere Ende dieses Prostataanhanges mündet der Samenleiter der betreffenden Seite (Fig. 28 *sl*) ein. Die Samentasche (Fig. 27, 28 *st*) ist fast vollständig unpaarig, ein umfangreicher, hinten noch verbreiteter medianer Schlauch, der, die Bursa propulsoria und die Ausmündungsenden der Prostaten fast ganz überdeckend, hinter der Bursa propulsoria auf dem oben geschilderten, das Geschlechtsloch fast ganz ausfüllenden Bulbus ausmündet; das vordere Ende dieses Samentaschenschlauches weist eine mediane Einkerbung und jederseits davon eine konvexe Vorwölbung, ein paar sehr kurze Gabeläste (Fig. 27, 28 *ga*), auf, die letzten Spuren einer ursprünglichen Paarigkeit. Die Eileiter (Fig. 27, 28 *el*) sind sehr lang und dünn, einfach, eng, regelmäßig gebogen. Ihr verdicktes proximales Ende, dessen Wandung drei oder vier unregelmäßig gestellte Samenkammerchen (Fig. 27 *sk*) enthält, geht in einen mäßig großen geschlossenen Eitrichter (Fig. 27, 28 *et*) über, der einen nierenförmigen, ungestielten Eiersack (Fig. 27, 28 *es*) trägt, und proximal, d. h. medial, in einen ziemlich kurzen Verbindungsschlauch (Fig. 27, 28 *vs*) ausläuft. Das enge Lumen der Verbindungsschläuche ist schwach geschlängelt. Die Verbindungsschläuche treten dicht außerhalb der vorderen Vorwölbungen in die Samentasche ein. Die Ovarien sind nicht erkannt worden. Von den geschlossenen Eitrichtern und den Verbindungsschläuchen gehen zarte Häute und bei dem jüngeren Exemplar außerdem derbere Stränge aus. Diese Häute, bzw. Stränge (Fig. 27 *bg*) scheinen Teile des Dissepiments 13/14 zu sein. Bei dem jüngeren Exemplar machte es den Eindruck, als ob sie sich tütenförmig zusammengeschlossen und nach vorn hin erstreckten. Mutmaßlich bilden diese Häute und Stränge Ovarialblasen. Derartige große Ovarialblasen, wie sie sich bei *P. Arningi* fanden (l. c. Taf., Fig. 4 *ob*), scheinen bei *P. Fülleborni* nicht ausgebildet zu werden.

Ein Paar mäßig große Copulationstaschen (Fig. 28 *kt*) liegen hinter dem Ausmündungsende der Samentasche. Sie sind oval-polsterförmig.

**Erörterung:** *Polytoreutus Fülleborni* steht dem *P. Arningi* (l. c.) nahe. Er unterscheidet sich von demselben hauptsächlich durch die Gestalt der Ovarialblasen, die bei ihm sicherlich nicht jene für *P. Arningi* charakteristische enorme Größe erlangen. Dazu kommen andre Unterschiede. Bei *P. Arningi* ist der Eileiter sehr kurz, der

Verbindungsschlauch dagegen auffallend lang, bei *P. Fülleborni* hingegen der Eileiter sehr lang und der Verbindungsschlauch kurz, infolgedessen ist auch die Lage der geschlossenen Eitrichter und der daran hängenden Organe bei beiden Arten durchaus verschieden. Auch in der Gestaltung des Vorderendes der Samentasche und in der Einmündungsart der Verbindungsschläuche weichen beide Arten voneinander ab.

## Fam. Glossoscolecidae.

### Subfam. Criodrilinae.

#### Gen. *Alma* Grube.

#### *Alma Stuhlmanni* (Michlson).

*Siphonogaster Stuhlman.*, MICHAELSEN, 1892, S. 10, Taf., Fig. 7—9; 1896, S. 4, Taf. II, Fig.

*Alma Stuhlman.*, MICHAELSEN, 1895, S. 8; 1900, S. 466; 1903, S. 131.

**Fundnotiz:** Victoria Nyansa bei Entebbe, A. BORGERT leg. 23. XI. 04.

Vorliegend mehrere Exemplare, von denen die meisten vollständig geschlechtsreif und mit einem Gürtel ausgestattet sind.

Der Gürtel zeichnet sich durch die weißliche Färbung und schwache Verdickung der Haut aus; er ist ringförmig und läßt die Intersegmentalfurchen unverändert scharf bleiben. Die Grenzen der Gürtelregion sind nicht scharf, und, wie auch die Länge des Gürtels, in gewissem Grade variabel. Der Gürtel beginnt jedoch stets vor dem 48. Segment, in den Extremen auf Intersegmentalfurche 43/44 und 47/48, und endet stets hinter dem 69. Segment, in den Extremen auf Intersegmentalfurche 69/70 und 74/75. Er umfaßt etwa 26—29 Segmente.

Die Copulationslappen entspringen, wie früher angegeben, am 19. Segment, doch ist dieses Segment ventral bis zur Unauffindbarkeit verkürzt, anscheinend ganz in die Basis der Copulationslappen aufgegangen. Es hat, falls man die Segmente nur an der Bauchseite, nicht zugleich an den Flanken des Wurmes betrachtet und zählt, den Anschein, als ständen die Copulationslappen zwischen dem 18. und dem folgenden Segment (anscheinend dem 19., tatsächlich dem 20. Segment).

Bei einem Exemplar zeigten die Copulationslappen eine Mißbildung, insofern der rechtsseitige verdoppelt war. Nur der laterale Lappen dieser Verdoppelung war normal ausgebildet; der me-

diale war etwas kürzer und zeigte keine Spur der saugnapfförmigen Bildung mit Geschlechtsborsten, die sich normal an der Innenseite dicht vor dem distalen Ende des Lappens findet.

### Subfam. Microchaetinae.

#### Gen. Callidrilus Michlsn.

##### *Callidrilus dandaniensis* Michlsn.

*C. dand.*, MICHAELSEN, 1897, S. 57.

**Fundnotiz:** Kwou-Fluß (Umbahre ?); F. STUHLMANN leg. 6. XI. 02.

Vorliegend zahlreiche stark erweichte Exemplare.

Den geographischen Ort des »Kwou-Flusses« habe ich leider nicht ausfindig machen können.

### Literaturverzeichnis.

- F. E. BEDDARD, 1892. On some New Species of Earthworms from various parts of the World; in Proc. Zool. Soc. London, 1892.
- 1893. Two New Genera and some New Species of Earthworms; in Qu. Journ. micr. Sc., n. ser. Vol. XXXIV.
- 1894. A Contribution to our Knowledge of the Oligochaeta of Tropical Eastern Africa; ebendasselbst. Vol. XXXVI.
- 1895. A Monograph of the Order of Oligochaeta; Oxford.
- 1901 a. Contribution to the Knowledge of the Structure and Systematic Arrangement of Earthworms; in Proc. Zool. Soc. London 1901.
- 1901 b. On some Earthworms from British East-Africa and on the Spermatophores of *Polytoreutus* and *Stuhlmannia*; ebendasselbst.
- 1901 c. On some Species of Earthworms of the Genus *Benhamia* from Tropical Africa; ebendasselbst.
- 1903. On a new Genus and two new Species of Earthworms of the Family Eudrilidae, with some Notes upon other African Oligochaeta; ebendasselbst. 1903. Vol. I.
- W. B. BENHAM, 1890. An Attempt to Classify Earthworms; in Qu. Journ. micr. Sc., n. ser. Vol. XXXI.
- 1891. Report on an Earthworm collected for the Natural History Department of the British Museum, by EMIN PASHA, in Equatorial Africa; in J. R. micr. Soc. 1891.
- W. MICHAELSEN, 1890. Beschreibung der von Herrn Dr. FRANZ STUHLMANN im Mündungsgebiet des Sambesi gesammelten Terricolen; in Mt. Mus. Hamburg. Bd. VII.
- 1891. Beschreibung der von Herrn Dr. FR. STUHLMANN auf Sansibar und dem gegenüberliegenden Festlande gesammelten Terricolen; ebendasselbst. Bd. IX.

- W. MICHAELSEN, 1892. Beschreibung der von Herrn Dr. Fr. STUHLMANN am Victoria Nyanza gesammelten Terricolen; ebendasselbst. Bd. IX<sup>2</sup>.
- 1895. Zur Kenntnis der Oligochäten; in Abh. Ver. Hamburg. Bd. XIII.
- 1896. Regenwürmer; in Deutsch-Ost-Afrika. Bd. IV. Die Tierwelt Ost-Afrikas. Wirbellose Thiere.
- 1897. Neue und wenig bekannte afrikanische Terricolen; in Mt. Mus. Hamburg. Bd. XIV.
- 1898. Beiträge zur Kenntnis der Oligochäten; in Zool. Jahrb., Syst. Bd. XII.
- 1899. Terricolen von verschiedenen Gebieten der Erde; in Mt. Mus. Hamburg. Bd. XVI.
- 1900 a. Eine neue Eminoscolex-Art von Hoch-Sennaar; ebd. Bd. XVII.
- 1900 b. Oligochaeta; in Tierreich, Lief. 10. Berlin.
- 1903 a. Die Oligochäten Nordost-Afrikas, nach den Ausbeuten der Herren OSKAR NEUMANN und CARLO Freiherr v. ERLANGER; in Zool. Jahrb., Syst. Bd. XVIII.
- 1903 b. Die geographische Verbreitung der Oligochäten. Berlin.
- 1903 c. Oligochäten von Peradeniya auf Ceylon, ein Beitrag zur Kenntnis des Einflusses botanischer Gärten auf die Einschleppung peregriner Thiere; in Sitzungsber. böhm. Ges., Prag 1903.
- 1905. Zur Kenntnis der Naididen; in Zoologica. Bd. XVIII. Heft 44.
- D. ROSA, 1888. Lombrichi della Scioa; in Ann. Mus. Genova, ser. 2<sup>o</sup>. Vol. VI.
- A. STIEREN, 1893. Über einige Dero aus Trinidad, nebst Bemerkungen zur Systematik der Naidomorphen; in SB. Ges. Dorpat. Bd. X.
- F. STUHLMANN, 1888. Vorläufiger Bericht über eine mit Unterstützung der Königlichen Akademie der Wissenschaften unternommene Reise nach Ost-Afrika, zur Untersuchung der Süßwasserfauna; in SB. Akad. Wiss. Berlin. Jg. 1888.
- 1889. Zweiter Bericht über eine mit Unterstützung der Königlichen Akademie der Wissenschaften nach Ost-Afrika unternommene Reise; ebendasselbst. Jg. 1889.
- 1891. Beiträge zur Fauna centralafrikanischer Seen, I. Südreeck des Victoria-Nyansa; in Zool. Jahrb., Syst. Bd. V.

### Erklärung der Abbildungen.

Wiederkehrende Buchstabenbezeichnungen:

<i>ag</i> , Ausführgang der Prostaten;	<i>ov</i> , Ovarium;
<i>bg</i> , Bindegewebe;	<i>pa</i> , Prostatenanhang;
<i>bp</i> , Bursa propulsoria;	<i>pp</i> , Pubertätspapille;
<i>dr</i> , Drüsen;	<i>pr</i> , Prostata;
<i>ds</i> , Dissepiment;	<i>sk</i> , Samenkammerchen in der Wandung des Eileiters;
<i>dv</i> , Divertikel der Samentasche;	<i>st</i> , Samentasche;
<i>el</i> , Eileiter;	<i>stp</i> , Samentaschen-Porus;
<i>es</i> , Eiersack;	<i>sts</i> , Samentaschen-Schlauch;
<i>et</i> , Eitrichter;	<i>vr</i> , Samentaschen-Vorraum;
<i>ga</i> , Gabelast der Samentasche;	<i>vs</i> , Verbindungsschlauch zwischen Sa- mentasche und Eitrichter.
<i>ht</i> , Copulationstasche;	
<i>ob</i> , Ovarialblase;	

## Tafel XIX.

*Dichogaster wangaensis* n. sp.

Fig. 1. Samentasche. 16/1. *dap*, distaler Ampullenteil; *ng*, Nephridialgewebe; *pap*, proximaler Ampullenteil.

Fig. 2. Distales Ende einer Penialborste. 500/1.

*Eudriloides lindiensis* n. sp.

Fig. 3. Distales Ende einer Penialborste. 100/1.

*Eudriloides platychaetus* n. sp.

Fig. 4. Penialborste. 90/1.

*Platydrilus armatissimus* n. sp.

Fig. 5. Penialborste. 180/1.

Fig. 6. Geschlechtsborste von der Seite; *a*, distales Ende derselben von vorn. 180/1.

Fig. 7. Samentasche mit Drüsen und Ovarien. 25/1.

*Eudriloides Ewerbecki* n. sp.

Fig. 8. Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 3/1.

Fig. 9. Samentasche im optischen Sagittalschnitt, etwas schematisch. 30/1.

*Eudriloides Wölkei* n. sp.

Fig. 10. Penialborste. 30/1.

Fig. 11. Eileiter mit Anhangsorganen. 25/1.

Fig. 12. Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 4/1.

Fig. 13. Gürtelregion des Körpers von der Seite. 4/1.

*Borgertia papillifera* n. sp.

Fig. 14. Distales Ende einer Penialborste. 300/1.

Fig. 15. Samentasche mit Anhangsorganen. 42/1.

*Pareudrilus njassaensis* n. sp. var. *parva*.

Fig. 16. Weiblicher Geschlechtsapparat. 10/1.

Fig. 17. Distales Ende einer Penialborste. 170/1.

Fig. 18. Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 4/1.

*Platydrilus Zimmermanni* n. sp.

Fig. 19. Distales Ende einer Penialborste. 300/1.

*Platydrilus Borgerti* n. sp.

Fig. 20. Penialborste; *a*, von vorn, *b*, von der Seite. 90/1.

Fig. 21. Samentasche. 10/1.

## Tafel XX.

*Polytoreutus Eichelbaumi* n. sp.

Fig. 22. Weiblicher Geschlechtsapparat und distale Partie der Prostaten. 6/1.

Fig. 23. Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 4/1.

*Polytoreutus usambariensis* n. sp.

- Fig. 24. Weiblicher Geschlechtsapparat und hintere Partie des männlichen. 3/1.  
 Fig. 25. Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 2/1.  
 Fig. 26. Hintere Partie der Samentasche mit fast vollständig miteinander verwachsenen Divertikeln. 3/1.

*Polytoreutus Fülleborni* n. sp.

- Fig. 27. Vordere linksseitige Partie des weiblichen Geschlechtsapparates. 20/1.  
 Fig. 28. Weiblicher Geschlechtsapparat und hintere Partie des männlichen. 9/1.  
 Fig. 29. — Gürtelregion des Körpers in der Rückenlage. 2/1.

*Polytoreutus Ehlersi* n. sp.

- Fig. 30. f. *typica*. Weiblicher Geschlechtsapparat und Teil des männlichen Ausführapparates, von oben. 3/1.  
 Fig. 31. var. *monoxyga*. Weiblicher Geschlechtsapparat und Teil des männlichen Ausführapparates, von oben. 3/1.  
 Fig. 32. var. *dixyga*. Vorderkörper mit eingezogener Bursa propulsoria, in der Rückenlage. 2/1.  
 Fig. 33. f. *typica*. Gürtelregion des Körpers mit ausgestülpter Copulations-tasche (Penis), in der Rückenlage. 3/1.  
 Fig. 34. var. *dixyga*. Vordere rechtsseitige Partie des weiblichen Geschlechtsapparates, von unten. 15/1.  
 Fig. 35. var. *dixyga*. Weiblicher Geschlechtsapparat nach Durchreißung des Samentaschen-Ausführgangs (Bruchrand bei *stp*), von unten. 3/1.
-

# On the Life-History of the Shanny (*Blennius pholis*, L.).

By

**W. C. McIntosh,**

Professor of Natural History in the University of St. Andrews, and Director of the Gotty Marine Laboratory, St. Andrews, Scotland.

---

With Plate XXI<sup>1</sup>.

---

In the life-histories of the British Marine Food-Fishes, published by Dr. Masterman and the author in 1897, it is stated that — »common as this fish (the shanny) is — its eggs have not hitherto received satisfactory attention, probably because they have been difficult to procure, or have not been searched for with sufficient perseverance«. Thereafter<sup>2</sup> follows a resume of all that was known on the subject at that date. Many efforts have been made — both before and since that date — even to the emptying of the pools and a careful search in every crevice, yet the eggs in their native site have not been obtained at St. ANDREWS. It was not till June 1903 that the first gravid female spawned in confinement, and then, unfortunately, no ripe male was available. In 1904 ripe forms were procured from the middle of April till June, and many eggs were deposited, in glass vessels — where both sexes were congregated, yet all the eggs were either unfertilised or perished shortly after deposition notwithstanding the efforts to preserve them.

The mature female of 4<sup>1</sup>/<sub>2</sub> to 5 inches has the lower edge of the pectoral fin tinted in the sunlight of a bluish or whitish opalescence. The edges of the anal rays are yellowish pink, and a similar tint occurs on the edge of the caudal fin. The body and fins generally are marbled and spotted with olive on a greenish yellow ground, and such tints are in harmony with the tangles and other sea-

<sup>1</sup> I am indebted to the Carnegie Trust for the figures illustrating this paper.

<sup>2</sup> British Marine Food-Fishes, MCINTOSH and MASTERMAN. pp. 206—210.

weeds amongst which they live. As a variety another example from a pool near high water mark was of a dull green throughout.

The external parts of the female are distinguished from those of the male by the shorter distance between the vent and the first ray of the anal, by the large, low cone of the genital papilla with its wide crescentic aperture posteriorly and the small urinary papilla immediately behind it. A conical pigmented flap of skin (with corrugations running to a median groove in many preparations) lies close behind, and apparently supports the first anal ray, but it is a purely cutaneous structure.

The advanced ovaries occupy a large area on each side from the pectorals to the vent, and the size of the eggs is comparatively great. The transverse diameter of the ovaries is greatest dorsally, and posteriorly the organs are somewhat tapered. In transverse section a single longitudinal chamber occurs — leading posteriorly to a bare portion of the ovarian wall in the mid-dorsal region and which is continuous with the genital aperture. In this region the wall of the oviduct (that is the narrower end of the ovary) on each side is marked by longitudinal folds and soon both unite to form the common channel — also marked by five longitudinal creases — in front of the external opening. The ovary — in longitudinal section — forms a long sheet (externally invested by its proper membrane) and thickly covered with ova arranged in a somewhat irregular series of transverse lamellæ, which, however, readily form longitudinal furrows. The inner wall of the organ is more massive, and is covered with deep folds of ovigerous lamellæ which also are mainly transverse in arrangement, but readily form longitudinal furrows here and there especially anteriorly. It would appear, therefore, that this arrangement of folds — all conducting to the central fissure — would conduce to the rapid and safe expulsion of the eggs — the muscles of the body-wall and the fibres towards the termination of the oviduct also aiding in their extrusion. The urinary papilla, sometimes with a central dimple so as to be slightly bifid, lies immediately behind the crescentic upper margin of the genital opening, and in old specimens, as mentioned, a groove with lateral furrows leads from it to the flap in front of the anal fin.

Few previous authors seem to have noted the exact arrangement of the external parts in the male. The authors of the »Scandinavian Fishes«, however, observe »In one of the males we have examined, we found at the beginning of the anal fin a vesiculate dermal

swelling, united to the first ray of the fin and representing the anal papilla<sup>1</sup>. This would scarcely suffice for the structure of the parts, for the vent is one of the most characteristic amongst Teleostomi — forming a firm and deep dimple surrounded by a complex series of radiating furrows — often symmetrically arranged. Moreover the space between it and the first ray of the anal fin is greater than in the female. Behind the vent, and separated by a brief interval, is the cylindrical genital papilla which projects freely, and which has a circular terminal aperture, or it may be two (each surrounded by pigment). Another short interval occurs between this and a second papilla which lies at the base of the triangular flap marking the first ray of the anal fin, and it is to this the Scandinavian authors refer. The ureters apparently lead to the aperture at the tip. In this sex the white tips of the anal fin with the dark bar below seem to be more conspicuous than in the female. Further, the anterior rays of the anal fin are considerably shorter and also broader at the base than in the female. The first ray, indeed, forms a short, conical (or triangular) flattened process to which the urinary papilla is attached. Attention has already been drawn<sup>2</sup> to the almost reptilian or amphibian character of the outline of the testes.

In confinement the eggs were generally deposited during the night either on the bottom of the glass vessel or towards the bottom of the vertical wall. They adhered so firmly that they could not be removed without rupture. The eggs are golden with yellowish pigment, and each has a faintly pinkish disc for attachment, viewed from above (Plate XXI, figs. 1 and 1*A*) each egg is circular in outline with a distinct hyaline zona, the contents (yolk) being dull pinkish or faintly salmon-coloured, though in certain lights the yolk has a dull brownish appearance. The tints are enlivened by a series of bright yellow granules and globules of oil (fig. 1). The diameter of the egg in this position ranges from 1.1811 mm (.0465 in.) to 1.2192 mm (.048 in.). In lateral view (Plate XXI, figs. 2 and 2*A*) the egg forms an oblate spheroid, that is, a sphere flattened at the poles, the vertical diameter being only about .7630 mm, whilst that of the pale pinkish rim beneath is .3048 mm. By transmitted light the eggs have a faint pinkish hue, the minute oil-globules, which vary much in size, forming streaks and groups without definite arrangement. On rupture of the egg

---

<sup>1</sup> Scand. Fishes, FRIES, EKSTRÖM and SUNDEVALL. Vol. I. p. 215.

<sup>2</sup> British Marine Food-Fishes, MCINTOSH and MASTERMAN. p. 207.

numerous larger oil-globules are formed by the coalescence of the smaller.

The disc (*d*) attached to one pole of the egg is circular and, when fresh, of a pale pinkish hue, and it is generally slightly larger than the long diameter of the egg. Many of the discs have a finished appearance, as might be anticipated, since they are the product of the ovarian follicles. In others, however, the edge is spongy — with projecting processes. In minute structure the whole is granular, and no special differentiation of the tissue takes place as in the gobies — where the disc of attachment is finely reticulated.

Dr. R. SCHARFF in 1866<sup>1</sup> clearly indicated the peculiarly modified follicle in the ovary of the shanny. He observes »The depth of the cells, which in one half of the egg is only about 0.007 mm gradually increases until it reaches 0.032 mm at the opposite side. The cells at that side become drawn out and taper towards the surface of the egg. The space between the cells is filled with interstitial substance. Another feature about the follicle in this case is that it touches the zona in all parts except in a circular portion where it is not in immediate contact with it. This space is filled with an apparently viscid substance, which is no doubt secreted by the follicular cells.« He mentions that EIMER, BROCK and MCLEOD have observed similar modifications of the follicle. In all probability such is characteristic of those fishes which have an adhesive disc for the attachment of the egg. This special cellular development of the follicle is observed very early in the growth of the ova and it becomes more and more distinct as they enlarge. At the moment of extrusion it probably secretes the viscid amorphous adhesive disc so important for the attachment of the eggs of the shanny to foreign surfaces.

Unfortunately artificial impregnation of the eggs of the shanny has hitherto failed at St. ANDREWS, though so successful in other fishes, and also in various Invertebrates, and thus the development of the egg and the nature of the larval and post-larval shannies cannot at present be given. Indeed it is noteworthy that during all these years of inquiry at St. ANDREWS no larval or post-larval shanny has been seen. They have never been captured in the pools, and have not been met with in the tow-nets or bottom-nets in the bay. They therefore in all probability, either lurk amongst the roots

---

<sup>1</sup> Proceed. Roy. Soc. Vol. XLI. p. 449 and Q. J. Microsc. Sc. Aug. 1887. p. 19 (sep. copy). Plate V. fig. 15.

of the tangles and Fuci in the pools or in similar quarters just beyond low-water mark. It is usually about the 12<sup>th</sup> of August before the young shannies (which have passed the post-larval stage) appear in the rock-pools where they have been familiar for more than fifty years. At Naples a corresponding stage is reached earlier in the season, viz. in June, as a specimen kindly forwarded with many other interesting forms by Dr. H. C. WILLIAMSON, shows. Indeed it seems to be an older fish at its length (16 mm) than those procured here in August — probably because the adults do not attain so large a size as with us.

From the 12<sup>th</sup> of August onward the rate of growth is well shown in the groups which were captured by means of the hand-net in the pools. Thus a single example obtained on the 20<sup>th</sup> August measured 22 mm. 74 were secured on the 26<sup>th</sup> August, and of these 1 had reached 26 mm; 16—22 mm; 13—21 mm; 18—20 mm and 12—19 mm. Such proportions show that whilst the bulk of the pelagic forms range between 19 and 22 mm, there is a decided increase in the general growth. On 28<sup>th</sup> August 50 were captured; 3 had reached 27 mm; 1—24 mm; 9—23 mm; 2—22 mm; 16—21 mm; 15—20 mm and 4—19 mm. The larger forms in all probability gradually left the pelagic series and assumed more or less the habit of the adult; yet, as the season advanced, the increase (in size) of the larger pelagic forms was noteworthy. Out of 41 collected on the 3<sup>d</sup> September — 3 reached 27 mm; 2—26 mm; 8—25 mm; 5—24 mm; 4—23 mm; 5—22 mm; 8—21 mm; 5—20 mm and 1—19 mm. On September 6<sup>th</sup> twenty nine were captured, and of these 1 reached 29 mm; 3—28 mm; 4—27 mm; 1—26 mm; 4—24 mm; 1—23 mm; 8—22 mm; 3—21 mm and 4—20 mm. Eight young shannies procured on September 22<sup>d</sup> gave the following measurements: 1—30 mm; 2—28 mm; 2—27 mm; 1—25 mm; 1—22 mm and 1—20 mm. On September 30 the lengths of two were respectively 28 and 30 mm. Small forms still occurred, for on October 7<sup>th</sup> one measured 19 mm, and another 26 mm. On the 14<sup>th</sup> December, one of 31 mm was procured; and on the 24<sup>th</sup> January another of the same size.

On reviewing the various young stages of the shanny in the collection from ST. ANDREWS it is clear that those which occur in June are not of the same season as that of 16 mm from Naples, for they range from 31 to 66 mm, and probably therefore pertain to the young of previous seasons.

When the young shannies first appear in the rock-pools about

the 12<sup>th</sup> August the smallest is 19 mm in length. It differs from the adult in coloration, proportional length and shape of fins, greater size and more evident separation of the eyes, in the simple papilla of the anterior nostrils and in the more slender and elongated body. At this stage the general coloration is pale greenish intensified here and there with black pigment-specks (Plate XXI, figs. 3 and 3A), the head being most variegated in this respect. Viewed from the dorsum (fig. 3) a conspicuous area of dark pigment occurs over the brain, whilst on each side of the dorsal fin — nearly throughout its anterior two thirds — is a row of bold black pigment-specks. At the anterior edge of the fin is a well-marked patch of small pigment-grains, and two others follow at intervals, so that a character is given to the dorsum. In some these specks are less developed according to the respective age and advancement. In lateral view (fig. 3A) the differentiation just mentioned is less visible. A less distinct row of black specks runs on each side of the anal fin, and a few extend upwards on the sides, but at this early stage they form no definite bands. A few scattered black specks appear on the lips and cheeks — especially in front of the pectorals, and brownish touches occur on the operculum and in the iris. The pectoral fins are faintly greenish in front (externally), but internally (posteriorly) they are boldly marked with black specks which form rows along the interradiial membrane, and give a characteristic aspect to the organs. These pigment-specks are largest at the base of the fin — smaller and more numerous distally, though in some a few large specks are continued to the tip. As the fish at this stage is more or less pelagic in the littoral pools, or even with a wider range when the tide is full, this pigment falls into the same category as the bright yellow of the ventral fins of the young ling and the black pigment on the same fins in the young rockling. In the shanny the ventral fins show two rows of similar black pigment-specks — also in the inter-radial membrane, and likewise on their posterior faces. The papilla or flap of the anterior nostril has a shorter broader portion and a longer filiform process; and the posterior border of the pre-operculum has three papillae resembling spines. Parasitic Caligi frequent the posterior surface of the pectorals and other parts at this stage.

Occasionally, when only 1 mm. longer (on the same date, viz 12<sup>th</sup> August) a decided change in coloration ensues. All the black pigment has disappeared from the interradiial membrane of the pectorals. The ventral aspect is pale with the exception of a few indistinct black

specks close to the base of the anal fin, a few touches at the base of the pelvics and on the chin. Six dark patches — some almost cruciform, are now present on the dorsum, the anterior being better marked than the posterior — which are somewhat faint. Touches of pigment also occur along the lateral line, and a few of the original black specks still form a row on each side of the latter half of the dorsal. The head and cheeks are more deeply pigmented, and a touch in a line with the angle of the mouth appears below each eye. The papillæ have disappeared from the posterior border of the preopercular region. The tip of the longer process of the anterior nostril is bifid. In some at this stage a minutely papillose condition of the top of the head is visible in the preparations — probably from the openings of pores.

A survey of the young examples captured on the 26<sup>th</sup> August shows great variety of pigment. Thus some of the same length as that just described (viz. 20 mm), and which have the six touches on the dorsum, with the lateral and other touches quite as well developed — still retain the black pigment-specks on the interradiial regions of the pectorals and pelvics, and two of the spine-like papillæ are on the preopercular region. The fin-formula is D 12 and 19, A 20. V 3. P. 13. The crown of the head is occasionally almost hispid with minute papillæ, and these may collect grains of sand with mucus. This stage may be represented by a figure from a somewhat longer example — Plate XXI, fig. 4 and 4A. It is not length which necessarily determines the stage which the fish has reached, but the alterations in structure and the state of the pigment.

The chief changes in the next stage are the increase of the dorsal touches especially downwards, and the enlargement of the lateral touches of pigment, the gradual disappearance of the black specks on the pectorals and those at the sides of the anal, together with the absorption of the papillæ from the preopercular region (though one often remains for some time). The tip of the third ray of the pelvics is perhaps more distinct, the bifid papilla of the anterior nostril longer, and the general configuration more resembles that of the adult. The pigment under the chin is more abundant — in the form of two angular bars in front and a longer imperfect one posteriorly. There are about 11 incomplete bars along the sides, and the black pigment-specks have increased on the dorsal and anal fins — chiefly over the rays. It has for the most part left the pectorals; only in a few do some specks remain towards the free edge;

whereas the pigment on the area in front of the bases has increased. Viewed from the dorsum (Plate XXI, fig. 5) seven distinct pigment-touches are visible, but the development of the intervening pigment renders them less isolated. Laterally (Plate XXI, fig. 5A) the dorsal touches are separated from the lateral for the most part — except in the case of the last, and a tendency to a V-shaped form is observed in the first three lateral pigment-spots behind the pectorals — the open end of the V being inferior. The second dorsal is in most the higher fin, and the depression between the divisions is marked. All the fins, indeed, are proportionally large at this stage.

When about 27 or 28 mm long (28<sup>th</sup> August) the general increase of pigment is marked (Plate XXI, figs. 6 and 6A), the bars and touches on the sides being thus rendered less distinct (or less isolated). No large black pigment-specks occur on the pectorals or ventrals. The V-shaped touches or bars under the chin are conspicuous. The bifid papilla of the anterior nostril is broader, and the shorter more evident. The cheeks are smooth, and the pigment-corpuscles affect the outer or anterior aspect of the pectoral rays — not the interradiial membrane, and the same occurs in the dorsal and anal fins. Pigment is found only at the base of the caudal. At this stage the pelvic fins are of much greater proportional length than in the adult, the extremities of the rays being long, filiform and flexible, the organ pertaining to a pelagic fish, and not yet utilized for support or progression on the bottom.

Before the end of September (e. g. the 22<sup>d</sup>) the young shannies (of the lengths given under the date) have the tips of the pelvic fins considerably abbreviated, probably from use on the bottom. This is still more marked in October (7<sup>th</sup>), and, moreover, injury to these fins would appear to take place not infrequently — one or both being removed or represented only by a stump. It is interesting that on this date (7<sup>th</sup> Oct.) small examples also occur with black pigment on the interradiial membrane of the pectorals. These probably belong to late broods.

On the 14<sup>th</sup> December a small example about 1 $\frac{1}{4}$  inches in length was procured in a pool. As seen from above six dark touches occur on the dorsum behind the head, and they are also well-marked in a lateral view of the semi-translucent body. A series of white touches adjoining aid in relieving them; and two or three of the anterior touches have a dark pigment-mass below the white and above the vertebral column — which is outlined by the dark pigment above and below it. The sides of the body have a series of some-

what irregular dark blotches. The top of the head has a broad dark bar about half its length, the snout being paler. The eye is flecked with a few touches of white, whilst the pupil is black. Behind the eye is a circular spot — a little less than the eye — surrounded by a white ring with a faintly bluish tint. A few of the same white touches occur on the opercular region and the sides anteriorly. The tip of the snout has a few dark touches, and a reddish-brown one below the eye, and this is continued obliquely upwards and backwards as a band over the eye. The anterior nostril has an inner short flap and an outer (undivided) longer one. Variation thus occurs. The fins have a greenish hue from the yellow and dark pigments. The first dorsal has 12 rays with brownish touches, and the rays of the second dorsal and caudal have also yellow pigment. The pectorals have similar yellow and black pigments; whilst the pelvics are pale with short rays and blunt tips. The two pigments are present on the rays of the anal fin but are less prominent. Much of the alteration in colour is due to the extensive development of the minute black pigment-specks over the whole of the dorsal and lateral regions of the body, over the fins, cheeks, chin and clavicular region. The opening of the mucus-glands of the lateral line are very prominent in the curve at the pectoral. The teeth are well developed and sharp. A similar example (in regard to length and coloration) was procured on the 24<sup>th</sup> January.

A further stage was met with in June at the length of 1½ inches. The general colour is olive — dappled with black pigment-specks, pale touches and reddish-brown spots. The first four rays of the dorsal fin are marked with reddish-brown. The whitish and brownish touches along the dorsum — on each side of the median fin — are more or less symmetrical. A conspicuous reddish brown spot occurs a short distance behind each eye. The pectorals have the hue of the body, but the pelvics are pale. Small nodules (parasitic) appeared on the rays of the dorsal and caudal fins. Up to this stage the eyes remain proportionally larger than in the adult and more widely separated.

Further stages are seen in shannies of 71 and 85 mm. procured in September (Plate XXI, figs. 7 and 8). In both the eyes are proportionally smaller and nearer each other dorsally than in the previous stages, whilst the general coloration is that of the adult. The tips of the pelvic fins are considerably reduced by their constant use in the support and progression of the animal. The pectorals

are likewise shorter in proportion to the length of the fish. The snout is slightly longer. In one of the examples (fig. 7) the right pectoral has been repaired after injury, and occasionally in confinement caudal and other fins are mutilated by each other.

The hardihood of the shanny in leaving the water and resting on the rocks or amongst seaweeds in the sun has long been known. When their haunts are invaded at low water the fishes leap from the ledges and rock-surfaces into the water. Certain experiences, however, show that their endurance is even greater than what is recorded. Thus a female of  $4\frac{3}{4}$  inches, which had only spawned the previous day, was taken to Edinburgh on June 6<sup>th</sup> in a small quantity of water, and kept in a close chamber all night. Next day it appeared to be dead, but being valuable histologically it was carried to St. ANDREWS amongst sea-weed in a dry vessel. The following day signs of life were observed, and on placing it in sea-water it revived, and lived for a month — until, indeed, it was necessary to examine it. The hardihood of the species is exhibited prominently in other respects, for it can be transferred directly from sea-water to fresh without exhibiting the least inconvenience, and it survives in it for a week or more. In this connection Prof. EDWARD FORBES thought fresh water was so injurious to marine forms that he carried it to sea in order to kill instantaneously *Luidia* which had proved so troublesome by breaking into fragments after capture. Many marine fishes do perish quickly when put in fresh water, and, as elsewhere noted<sup>1</sup>, Baltic herrings which have been acclimatised to fresh water die when they are suddenly transferred to sea-water. Moreover COUCH<sup>2</sup> states that fresh water is fatal to the shanny.

The number of females amongst the shannies seems to be proportionally great, though, perhaps, the older males protect themselves by superior cunning. Thus out of a series of 25 captured in the tidal pools only 8 were males, and all were small, viz. from  $2\frac{3}{4}$  to  $3\frac{1}{8}$  inches long, yet large males— $6\frac{3}{4}$  in. long—are occasionally obtained<sup>3</sup>.

The chief constituents of the food of the shanny in a state of freedom amongst the rocks at St. ANDREWS are young mussels and sea-acorns (BALANI); though many small univalves such as *Littorinæ* and adult *Rissoæ*, besides fragments of limpet with the odontophore, are met with.

<sup>1</sup> 3<sup>d</sup> Ann. Rep. Scotch Fishery Board. 1885. p. 65.

<sup>2</sup> Fishes of Brit. Vol. II. p. 228.

<sup>3</sup> Life Histories of the Food-Fishes. p. 207.

## Explanation of Plate.

### Plate XXI.

Fig. 1. Coloured figure of the egg of the shanny seen from above. The disk of attachment (*d*) projects at the circumference. Enlarged.

Fig. 1*a*. The same showing smaller and more scattered oil-globules.  $\times 21$  diam.

Fig. 2. Lateral view of the egg coloured from life. Enlarged.

Fig. 2*a*. Structural view of the foregoing with the arrangement of the oil-globules and disc of attachment (*d*).  $\times 21$ .

Fig. 3. Young shanny 19 mm in length, 26<sup>th</sup> August. From the dorsum. Enlarged.

Fig. 3*a*. The same in lateral view. In both the large black pigment-specks occur on the posterior aspect of pectoral and pelvic fins.

Fig. 4. Young shanny 25 mm long, 28<sup>th</sup> August, viewed from the dorsum. Enlarged.

Fig. 4*a*. The same in lateral view. The lateral touches of pigment are indicated.

Fig. 5. Young shanny 28 mm in length, September. Viewed from the dorsum. Enlarged.

Fig. 5*a*. Lateral view of the same. The lateral touches of pigment are more distinct.

Fig. 6. Young shanny, at a further stage, 28<sup>th</sup> September. Dorsal view. Enlarged.

Fig. 6*a*. The same viewed from the side. The black pigment-specks have disappeared from the posterior aspect of pectoral and pelvic fins.

Fig. 7. Shanny of 71 mm viewed from the dorsum. The right pectoral is abnormal distally — probably from injury. September. Slightly enlarged.

Fig. 8. Shanny of 85 mm. September. Lateral view. Slightly enlarged.

# Zur Kenntnis des statischen Organs bei *Phylloxera vastatrix* Pl.

Von

Hch. Stauffacher,

Frauenfeld (Schweiz).

---

Mit Tafel XXII.

---

In Bd. VIII Nr. 2/3, 4 der »Allgemeinen Zeitschrift für Entomologie« wurde auf ein Organ bei *Phylloxera vastatrix* Pl. hingewiesen, das höchstwahrscheinlich die Funktion eines statischen Apparates besorgt und bei früheren Untersuchungen über den genannten landwirtschaftlichen Schädling übersehen worden sein muß. Leider stand mir bei der Abfassung jener Arbeit nicht genug Material zur Verfügung, um alle diejenigen Punkte berücksichtigen zu können, die ich des genaueren Studiums wert halte. Es war mir damals nur gelegentlich vergönnt, auf die Jagd nach der geflügelten Reblaus zu gehen und die Chefs, welche die stockweisen Untersuchungen direkt überwachten und die ich auf den Fang der charakteristischen »Mücke« glaubte genügend vorbereitet zu haben, versagten in diesem Punkt vollständig. Deshalb blieb nichts anderes übrig, als einen Sommer abzuwarten, in dem ich mit Muße unsere thurgauischen Infektionsgebiete durchstöbern konnte. Das war nun im vergangenen Jahre (1904) der Fall: Nachdem die ersten Nymphen konstatiert waren (14. Juli<sup>1</sup>), wurde jede verseuchte Stelle, die zur Anzeige kam, von mir persönlich möglichst genau untersucht und bis zu den tiefsten Wurzeln hinunter aufgegraben. Vollständig entwickelte geflügelte Individuen traf ich zwar in der Erde bei dieser Gelegenheit keine an, dagegen traten solche mit Flügelstummeln in ungeheurer Menge auf; entnahm ich doch z. B. dem Boden eine stecknadelkopfgroße Nodosität (Durchmesser

---

<sup>1</sup> In weniger günstigen Jahrgängen erscheint dieses Stadium natürlich später und zwar bei uns um 2–3 Wochen.

etwa 3 mm), von der ich 23 voll ausgebildete Nymphen ablas. An einer andern Wurzel von etwa 5 cm Länge zählte ich an die 100 Schmarotzer mit den typischen Flügeltaschen. Dichtgedrängt, oft Kopf an Kopf saßen die Tierchen auf den frischen Anschwellungen der saftigen Faserwurzeln und auffallenderweise bis in eine Tiefe von 30 und mehr Zentimeter. Die kleinste Nymphe, die ich auffand, maß — beiläufig bemerkt — 0,74 mm, die längste dagegen 1,72 mm<sup>1</sup>.

Bald (22. Juli) erschienen auch die ersten Geflügelten und stellten sich schließlich in solcher Zahl ein, daß ich nach 14 tägigem fleißigem Suchen im Besitz von annähernd 200 derselben war. Alle wurden sorgfältig konserviert. Als Fixierungsflüssigkeiten benutzte ich mit Erfolg: Absoluten Alkohol und die APÁTHYSche Lösung (3—4 g Sublimat,  $\frac{1}{2}$  g Kochsalz, 100 ccm 50%igen Alkohol). Andere Mittel, die ich ebenfalls versuchte, benetzten schwer und lieferten, so viel ich zurzeit absehen kann, nicht besonders gute Präparate.

Es ist mir durchaus noch nicht klar, auf welche Weise die zahllosen Nymphen aus Tiefen von 20, 30 und mehr Zentimeter, durch oft steinharten Boden, ins Freie gelangen können. Die Annahme, sie möchten, den Wurzeln entlang kriechend, den Stamm zu gewinnen suchen, dürfte am meisten Wahrscheinlichkeit haben, trotzdem ich die Stadien mit Flügelsätzen am zahlreichsten im sog. »Stieg« fand, also im Erdreich zwischen den Stockreihen und nicht in unmittelbarer Nähe der Hauptwurzel.

Der Weg von diesen peripheren Teilen der Pflanze zum Stamm scheint mir aber ein weiter und schwieriger zu sein, besonders in kompaktem Boden, wie wir ihn zum Teil — und gerade in den in Betracht fallenden Gebieten — besitzen, wo jedenfalls zahlreiche und bedeutende Hindernisse den Wandernden in den Weg treten. Weniger glaubwürdig erscheint mir ein direktes Durchdringen der Insekten nach oben, wenn nicht Risse, Lücken usw. zur Flucht geradezu einladen.

Von späteren Flügen der *Phylloxera vastatrix* habe ich diesmal sozusagen nichts gefangen, da die stockweisen Untersuchungen — der sehr günstigen Witterung wegen — relativ früh beendet waren. Bei einigermaßen gründlich durchgeführter Arbeit aber hat das Suchen nach Geflügelten nachträglich wenig Aussicht auf Erfolg. Ein Versuch, den ich trotzdem machte, ließ an einem ganzen Nachmittag

<sup>1</sup> Neun weitere von mir genau gemessene Zwischenstadien vermitteln sozusagen lückenlos zwischen diesen Extremen, doch soll auf diesbezügliche Beobachtungen hier nicht weiter eingegangen werden.

ein einziges Exemplar erbeuten; zu weiteren Exkursionen fehlte mir die Zeit. Ich halte aber dafür, daß gerade die Verhältnisse bei den geflügelten Generationen viel verwickelter sind, als wir gewöhnlich annehmen — ich glaube im folgenden einige Beweise dafür erbringen zu können — und daß nur erneute, gründliche Untersuchungen Aufschluß zu geben imstande sind über den komplizierten Entwicklungszyklus der Reblaus. Höchstwahrscheinlich werden sich hierbei ähnliche Parallelreihen auffinden lassen, wie sie schon längst bei der verwandten, einheimischen *Chermes* konstatiert sind<sup>1</sup>.

Sämtliche geflügelte Individuen, die ich einfing, wurden sofort genau gemessen und ergaben bei 50 facher Vergrößerung folgende Längen: 4,0 4,3 4,9 5,2 5,3 5,4 5,5 5,6 5,7 5,75 5,8 5,9 6,0 6,1 6,2 6,3 6,35 6,4 6,5 6,55 6,6 6,7 6,8 6,9 7,0 7,1 7,3 7,7 8,0 8,15 und 8,3 cm.

Zwei Fragen waren es ganz besonders, deren Beantwortung ich zunächst anstrebte:

- 1) Feststellung der genauen Lage des statischen Organs und
- 2) Orientierung desselben am Körper des Insektes.

Ein Teil der im Sommer 1904 gesammelten Geflügelten wurde ferner mit spezifischen Reagentien auf nervöse Elemente behandelt, doch mußten diese Präparate wieder zurückgelegt werden. Es ist eben zu berücksichtigen, daß die genaue Untersuchung der statischen Apparate von *Phylloxera* und *Chermes* weniger harmlos ist, als sie vielleicht aussehen mag und daß eine Exkursion in dieses Gebiet regelmäßig mit einer vollständigen Ermüdung der Augen endet, die nur durch längeren Unterbruch der mikroskopischen Tätigkeit wieder gehoben werden kann. Aus diesem Grunde habe ich mir auch hier bloß ein Teilziel gesteckt.

Tingierte Präparate konnten zum Studium der vorgemerkten zwei Fragen nicht benutzt werden. Die hierzu verwendeten Objekte wurden nur in Xylol aufgehellt und dann in Kanadabalsam eingeschlossen. In Fig. 1, Taf. XXII ist ein auf diese Art behandeltes Tier — mit ABBE möglichst genau gezeichnet — in 45 facher<sup>2</sup> Vergrößerung dargestellt. Die Fig. 2, 3 und 4 repräsentieren drei andre ge-

<sup>1</sup> LEUCKART hat die Existenz solcher Parallelreihen für *Phylloxera* schon im Jahr 1875 als wahrscheinlich bezeichnet. Siehe: LEUCKART, Die Fortpflanzung der Blatt- und Rindenläuse. Mitteil. des landwirtschaftl. Instituts d. Universität Leipzig. 1875. 1. Heft. Vgl. auch: L. DREYFUSS, Neue Beobachtungen bei den Gattungen *Chermes* L. und *Phylloxera* Boyer de Fons., in: Zoolog. Anzeiger 1889. Nr. 300.

<sup>2</sup> Das Original wurde bei 90 facher Vergrößerung gezeichnet.

flügelte Individuen, ebenfalls genau gezeichnet, bei derselben Vergrößerung. Zunächst fällt der bedeutende Größenunterschied auf. Die in Fig. 1 abgebildete *Phylloxera* mißt nur 0,8 mm, Nr. 4 dagegen annähernd 1,4, Nr. 3 sogar 1,5 mm, ist somit fast doppelt so lang wie Nr. 1. Die Flügel der großen Formen sind aber kaum absolut, geschweige denn relativ größer, als diejenigen der kleineren Verwandten — in beiden Fällen messen sie in der Länge etwa 1,5 mm — so daß das Verhältnis zwischen Körper- und Flügeloberfläche bei den Zwergformen wesentlich zugunsten der Flügel ausfällt. Auch scheint mir der Thorax bei Nr. 1 kräftiger zu sein, als bei Nr. 2 3 und 4 und das erste Segment desselben ist auffallend schmal im Vergleich mit den drei andern Geflügelten. Während ferner Fig. 1 noch keine Spur von Fortpflanzungsprodukten aufweist, sind die Tierchen Nr. 2 und 4 in dieser Beziehung viel weiter differenziert, trotzdem der Altersunterschied zwischen diesen Formen nach meinen Beobachtungen nicht groß sein kann.

Die in den Fig. 2 und 4 dargestellten Phylloxeren bergen verschiedene Eier. Diejenigen des Individuums Nr. 2 — 4 an Zahl — sind unter sich gleich groß und gleich gestaltet; sie messen in der Länge 0,03 mm, in der Breite etwa die Hälfte. Was aus ihnen wird, weiß ich nicht, möglicherweise entstehen gewöhnliche Wurzelläuse daraus.— Das Tier Nr. 4 dagegen enthielt nur zwei Eier, die sowohl in der Größe wie in der Form erheblich voneinander abweichen. Das größere der beiden Eier ist 0,37 mm lang und 0,2 mm breit, schwach gelblich, das kleinere dagegen mißt nur 0,23 mm auf 0,14 mm. Das größere weist eine dicke Eihaut auf, während bei dem andern ein solches Merkmal nicht auffiel und endlich ist das größere Ei elliptisch, das kleinere dagegen birnförmig mit einem dem spitzeren Ende aufgesetzten, deutlich abgegrenzten Teil. Ich habe keinerlei Züchtungsversuche angestellt und kann also auch über die Bestimmung dieser Eier nichts Bestimmtes sagen; doch wird nur ein Ausweg übrig bleiben, nämlich die Annahme, daß das vorliegende Geschöpf zweierlei Nachkommen erzeugt: Aus dem größeren Ei möchte ein Geschlechtsweibchen, aus dem kleineren ein männliches Tier entstehen und die Angaben von MORITZ (Arbeiten aus dem kaiserlichen Gesundheitsamt, Bd. XII, S. 661—685) stützen meine Vermutung. Nach seinen Beobachtungen sind die Eier der Geflügelten, aus denen sich Geschlechtsweibchen entwickeln, ziemlich groß, mattgelb gefärbt und von langgestreckter, zylindrischer Form. Zwei derselben, die gemessen wurden, waren je 0,39 mm lang und 0,19 bzw. 0,2 mm

breit. Die Eier dagegen, aus denen sich männliche Geschlechtsiere entwickeln, sind nach MORITZ »bedeutend kleiner, als die weiblichen, nur 0,26 mm lang und 0,13 mm breit, eiförmig, nach der einen Seite zugespitzt. Sie sind stark glänzend, hellgelb gefärbt und besitzen an der Spitze einen deutlich abgegrenzten, matt weißlich-gelb gefärbten Teil«. — In meinem Präparat Nr. 4 ist allerdings das kleinere Ei etwas dunkler als das größere und sein Inhalt wolzig, besonders an dem spitzen Ende; doch könnten diese Erscheinungen allenfalls auf die Einwirkung der Reagentien zurückgeführt werden. Dagegen sollen nach MORITZ die Geschlechtsiere zwei verschiedenen Geflügelten entstammen, was meinen eigenen Beobachtungen allerdings nicht entspricht.

Trotzdem die vorstehenden Erörterungen streng genommen nicht zu unserm Thema zu gehören scheinen, konnte ich sie unmöglich entbehren; denn wenn mich nicht alles täuscht, so kommt das Gleichgewichtsorgan nicht allen Geflügelten zu und ich glaube oben sowohl die Träger des Apparates, wie diejenigen Formen, denen er fehlt, kurz charakterisiert zu haben: Von den in den Fig. 1, 2, 3 und 4 gezeichneten *Phylloxeren* besitzt nur Nr. 1 einen statischen Apparat.

Die erste Abhandlung über dieses Organ (s. Allgemeine Zeitschrift für Entomologie, 1903, Bd. VIII, Nr. 2/3, 4) konnte noch keine Auskunft darüber geben, ob es vielleicht möglich wäre, dasselbe aus der Chitinhülle des Thorax direkt herauszupräparieren; die Tiere wurden deshalb mit dem Mikrotom geschnitten und es blieb dem Zufall überlassen, ob auf diese Weise der Apparat intakt erhalten werden konnte oder nicht. Die ersten der im Sommer 1904 am Immenberg gefangenen geflügelten Rebläuse wurden zunächst alle so behandelt, aber ohne Erfolg: In den Präparaten konnte ich keine Spur eines statischen Organs auffinden, trotzdem die Objektträger wiederholt gründlich abgesucht wurden. Ich schrieb den Mißerfolg in erster Linie der Methode zu, die ja auch in der Tat nichts weniger als zuverlässig ist und möglicherweise gingen auf diesem Wege Organe verloren. Die Sorgfalt bei der Präparation wurde daher gesteigert; namentlich suchte ich zu vermeiden, daß die Objekte durch das Xylol weggeschwemmt werden konnten. Die Schnittreihen hätten nun allerdings zu diesem Zwecke mit einer feinen Haut bedeckt werden können, dann wäre aber ein Rollen des Apparates unmöglich geworden; ich umgab daher die Schnitte, von denen ich jeweils nur wenige auf einen Objektträger brachte, mit einem Wall von

Kanadabalsam, so daß das Xylol, mit welchem das Paraffin gelöst wurde, gar nicht abfließen konnte. Trotzdem fand sich in drei aufeinander folgenden Serien von je 10 Tieren wiederum kein einziger Apparat vor. Nun hätte ja schließlich das winzige Ding auch unter Umständen am Mikrotom-Messer hängen bleiben können, obschon nicht recht einzusehen war, weshalb dies jetzt 50mal nacheinander passieren sollte, während früher ähnliche Verluste offenbar viel weniger zu beklagen waren. Es blieb daher — meiner Ansicht nach — nur noch eine Annahme übrig: die der Präparation unterworfenen Geschöpfe besaßen entweder den Apparat überhaupt nicht, oder er fehlte doch sicher dem größten Teil derselben.

Daraufhin verließ ich die Schnittmethode und verlegte mich auf die Untersuchung ganzer Tiere, von denen mir noch annähernd 100 meist in Alkohol fixierter und in Xylol aufgehellter Individuen zur Verfügung standen. Meine Vermutung bestätigte sich: während in einigen Fällen (s. Fig. 1) die Anwesenheit eines statischen Organs relativ leicht konstatiert werden konnte, gelang mir dies in andern Fällen trotz hartnäckigsten Suchens nicht. Es fehlt, wie mir scheint, bei den großen, schweren, oft mit Eiern gefüllten Exemplaren, von denen wir in den Fig. 2, 3 und 4 Beispiele kennen lernten, während die kleineren, leichteren und weniger differenzierten Geschöpfe, wie Fig. 1 eines demonstriert, den Apparat besitzen. — Andererseits ist allerdings zu bedenken, daß, nach der Eingangs erwähnten Skala, ein eigentlicher Gegensatz zwischen großen und kleinen Geflügelten nicht zu bestehen scheint, da ja alle möglichen Zwischenstufen konstatiert sind. Möglicherweise aber würde sich ein solcher Gegensatz — sowohl in bezug auf Größe als auf Differenzierung — nach dem vollständigen Auswachsen sämtlicher Individuen einstellen, so daß endgültig nur zwei oder drei verschiedene Generationen geflügelter Phylloxeren entstünden, denen alsdann auch verschiedene Bestimmungen zukämen. Es ist zum mindesten nicht ausgeschlossen, daß die großen plumpen Tiere — ob gleichartige oder ungleichartige Eier enthaltend — ihre Fortpflanzungsprodukte in der näheren Umgebung deponieren, während die kleinen, leichten Geschöpfe den Flug auf größere Distanzen wagen, und unterdessen geschlechtsreif werden. Diesen — den eigentlichen Emigranten — würde offenbar ein statischer Apparat weit mehr nützen, als den stationären Formen.

Das in Fig. 1, Taf. XXII dargestellte Tier zeigt — wenigstens auf der einen Seite — das Gleichgewichtsorgan so deutlich, daß starke (1000 fache) Vergrößerung möglich war und verschiedene Details

genau verfolgen ließ. Ich bin nunmehr überzeugt, daß der Apparat direkt aus dem Thorax herauspräpariert werden kann, falls jemand die hierzu erforderliche Geduld besitzt. Die neuen Untersuchungen bestätigen ferner die früheren Angaben über die Lage des Organs: Es sitzt am Grunde der Vorderflügel, an der Grenze von Pro- und Mesothorax. Dagegen habe ich die Erfahrung gemacht, daß das Instrument von der Rückenseite der Reblaus besser zu sehen ist, als von der Bauchseite und wohl nur deshalb fiel es mir zuerst bei der Besichtigung einer *Phylloxera* von unten auf, weil letztere zufällig fast durchsichtig war.

Es wurde soeben darauf aufmerksam gemacht, daß der Apparat in Fig. 1 nicht auf beiden Seiten des Tieres gleich gut zu sehen sei; der rechte Vorderflügel ist nämlich etwas stärker an den Insektenleib gezogen, wobei seine Basis das Organ so verdeckt, daß es nur spärlich hindurchschimmern kann. Allfälligen neuen Beobachtern solcher Einrichtungen ist daher zu empfehlen, nicht nur eine möglichst günstige Lage des Insektenkörpers, sondern auch eine günstige Stellung der Flügel zu wählen, um über An- oder Abwesenheit des statischen Organs bestimmt entscheiden zu können. Ich habe in dieser Beziehung speziell mit Nr. 1 zahlreiche Versuche angestellt und konstatiert, daß geringe Drehungen des Tieres nach links oder rechts genügen, um den sonst glänzenden Statolithen undeutlich werden oder ihn ganz verschwinden zu lassen.

In Fig. 5, Taf. XXII ist der vordere Teil der *Phylloxera* Nr. 1 in 240facher, in Fig. 6 der statische Apparat allein in 420facher, in Fig. 7 in 1000facher Vergrößerung dargestellt. Bevor wir aber eine Vergleichung dieser Abbildungen mit den in der ersten Arbeit über statische Organe enthaltenen Befunden vornehmen können, muß berichtigend erwähnt werden, daß sowohl die Zeichnungen in Bd. VIII, wie diejenigen in Bd. IX (*Chermes*) der Z. f. Entomologie — so weit sie zu 900facher Vergrößerung taxiert sind — bei genau 1000facher Vergrößerung entworfen wurden und daß die unrichtige Angabe auf ein kleines Versehen in der benutzten Skala zurückgeführt werden muß.

Schon bei 90facher Vergrößerung erkennt man ganz deutlich sowohl den »Stiel« wie das Bläschen mit dem Statolithen; selbst den im Stiel verlaufenden Nerv kann man, bevor er in die Statocyste eintritt, eine kurze Strecke weit verfolgen. Die 240fache Vergrößerung (Fig. 5) dagegen zeigt bereits die Gabelung des Nerven und bei 420facher Vergrößerung (Fig. 6) treten einzelne »Narben«

deutlich hervor. Am besten aber sind die Verhältnisse bei 1000 facher Vergrößerung zu studieren.

Das Bläschen ist etwa 0,038 mm breit und 0,034 mm hoch, allseitig geschlossen und — wie der »Stiel« — von einer ziemlich dicken, aber ganz hyalinen, Chitinschicht umhüllt, ganz so, wie dies schon in der ersten Abhandlung über dieses Organ mitgeteilt wurde. — Mit Sorgfalt spürte ich auch hier der Fixierung des Statolithen nach und ich ließ mich um so weniger schnell befriedigen, als unterdessen bei *Chermes* Einrichtungen bekannt geworden sind, die bei *Phylloxera* keine Analogie finden. Ich bin aber nach vielfacher genauer Durchsicht meiner Präparate zur Überzeugung gekommen, daß der früher beschriebene Aufhängeapparat wirklich existiert; denn wieder sehe ich dieselben Spangen von der Bläschenwand sich abheben und auf den Stein zu biegen; wieder sind mir die kleinen Kraterchen aufgefallen, in die sich die zerfaserten Spangen versenken und nirgends bin ich Stacheln oder Borsten begegnet, wie dies beim statischen Apparat von *Chermes* der Fall war. Daß von den drei bogenförmigen Leisten eine ( $r_3$ ) nicht mit wünschenswerter Deutlichkeit verfolgt werden konnte, kann nicht schwer ins Gewicht fallen; denn das vorliegende Organ konnte eben nicht gerollt werden und der Hintergrund war z. T. sehr dunkel. Doch erkennt man im Präparat auf dem Scheitel der Statocyste deutlich die Rinne, in welcher die Spange  $r_3$  entspringt und auch auf dem Stein kann letztere noch beobachtet werden. Weitaus am besten nimmt man den Reifen  $r_1$  wahr, während gerade dieser bei der Stellung des Organs, bei der ich die Fig. 1 und 2 der ersten Abhandlung zeichnete, am schwersten zu konstatieren war.

Diese Spangen nun befestigen, wie man sieht, den Statolithen von oben, so daß letzterer in der Statocyste hängt, wie der Schwengel in einer Glocke, eine Fixierung, die zum vornherein als die wahrscheinlichste angesehen wurde (loc. cit. S. 33).

Der Statolith ist auch hier ein Körperchen von hohem Glanz, so daß es — wie oben bemerkt — bei geeigneter Lage des Inhalts schon bei 90facher Vergrößerung deutlich gesehen werden kann, mit deutlicher Gelbfärbung und ohne eine Spur konzentrischer oder radiärer Streifung. Seine Länge beträgt etwa 0,025 mm, seine Breite etwa 0,018 mm. Von oben gesehen ist also das Körperchen stark oval, genau so, wie Fig. 4 der ersten Untersuchung dasselbe zur Darstellung bringt. — Ob die in Fig. 7 gezeichnete Seite die Schmalseite des Statolithen ist und ob dieser, wie früher konstatiert wurde, eine

Breitseite mit annähernd kreisförmigem Umriß entspricht, kann ich nicht entscheiden, glaube es aber gestützt auf die große Übereinstimmung der verglichenen Objekte annehmen zu dürfen.

Es ist schon hervorgehoben worden, daß der Nerv  $n$  (Fig. 6 u. 7), der die Statocyste innerviert, schon im Stiel ein Stück weit zu verfolgen sei und zwar als sehr stark lichtbrechende, doppelt kontourierte Linie. Unmittelbar unter dem Boden des Bläschens gabelt er sich in die Nerven  $n_1$  und  $n_2$ , von denen der erste in großem Bogen über den Statolithen hinaufsteigt, während der andre Ast unter dem Steinchen nach vorn geht. Die Übereinstimmung zwischen der vorliegenden Fig. 7 und der Darstellung auf Tafel I der früheren Abhandlung ist augenfällig: die beiden Nervenäste  $n_1$  und  $n_2$  unsrer neuen Abbildung entsprechen durchaus den Nerven  $n_1$  und  $n_2$  der älteren Darstellung.

Der Nerv  $n_2$  konnte nicht weiter verfolgt werden, da er sich bald im dunkeln Innern der Statocyste verlor; dagegen ist der andre Ast  $n_1$  in seinem ganzen Verlauf über den Statolithen sehr schön zu sehen. Auf diesem Wege gibt er 2mal je ein Paar Nervenfasern ab, die in rundliche Gruben münden, welche ich früher »Narben« nannte. Ebenso kann man mit Sicherheit konstatieren, daß die Enden dieser Nervenfasern, bevor sie sich in die Narben versenken, anschwellen, also kolbenförmig werden. Weitere Details ließen sich begreiflicherweise nicht feststellen.

Vergleichen wir in diesen Punkten die neuen Befunde mit den alten, so ergibt sich wiederum völlige Übereinstimmung sowohl in bezug auf die Anzahl und Anordnung der Seitenäste des Nervs  $n_1$ , wie mit Rücksicht auf die Nerven-Endigungen. Von den Verästelungen des Nervs  $n_1$  konnte ich früher allerdings nur eine sicher und bis zur Versenkung in eine Narbe verfolgen, weil es mir damals nicht gelang, das Objekt in jede beliebige Stellung zu bringen.

Dagegen ist es mir nicht möglich, die in der ersten Arbeit verzeichneten Ganglien  $g_1$  und  $g_2$  wieder aufzufinden. Der Nerv  $n_1$  zeigt in Fig. 7 keine Spur von Anschwellung und ich bin überzeugt, daß in den ersten Präparaten starke Varicositäten mir Ganglienschwellungen vortäuschten; wahrscheinlich fehlt auch Ganglion  $g_4$ .

Dem Nerv  $n_1$  entspringt ferner eine Nervenfaser  $n_3$  (Fig. 7), welche in die Narbe  $a$  taucht; dieser Ast ist in den älteren Zeichnungen unschwer aufzufinden, obschon ich damals glaubte, er entspringe aus dem Nerv  $n_2$ .

Der Bogen, den der Nerv  $n_1$  über den Statolithen beschreibt, bleibt, nachdem jener den Stein verlassen, ein Stück weit unsichtbar,

da der Körper des Tieres an der betreffenden Stelle sehr dunkel ist; erst weiter rechts und hinten erblicke ich zahlreiche Nervenfasern, die offenbar dem Nerv  $n_1$  entspringen, ganz so, wie dies bei der ersten Untersuchung schon konstatiert werden konnte. Einige Enden solcher Fasern — wiederum kolbig angeschwollen — sehe ich in Narben münden, welche oberhalb der Spange  $r_2$  liegen, so daß letztere auch im vorliegenden Präparat höchst wahrscheinlich von einer doppelten Narbenreihe begleitet wird.

Im Hintergrunde der Statocyste endlich, rechts oben, unter den vorhin genannten Nervenfasern, bemerkt man schon bei 420facher Vergrößerung (Fig. 6) einen hellen Fleck ( $f$ ), der sich bei 1000facher Vergrößerung (Fig. 7) in eine Gruppe stark lichtbrechender Kugeln auflöst, in denen ich das Ganglion  $g_3$  meiner früheren Abhandlung glaube wiedergefunden zu haben. — Weitere Details waren nicht zu konstatieren. Epithelzellen habe ich keine gesehen; ich bin überzeugt, daß sie fehlen.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXII.

Durchgehende Bezeichnungen:

*ei*, Eier; *n*, Nerv; *s*, Statolith; *gr*, Narben;  $r_1, r_2, r_3$ , Spangen; *st*, Stiel.

Fig. 1. Geflügeltes Exemplar von *Phylloxera vastatrix* Pl. in 45facher Vergrößerung. Oberseite. Statische Organe bei *O* und *O'*.

Fig. 2. Geflügeltes Exemplar von *Phylloxera vastatrix* Pl. in 45facher Vergrößerung. Oberseite.

Fig. 3. Geflügeltes Exemplar von *Phylloxera vastatrix* Pl. in 45facher Vergrößerung. Oberseite. Die Flügel der rechten Seite sind weggelassen, diejenigen der linken Seite nur in ihren Umrissen angedeutet.

Fig. 4. Geflügeltes Exemplar von *Phylloxera vastatrix* Pl. in 45facher Vergrößerung. Unterseite. Die Flügel sind nur ganz kurz angedeutet, Stechapparat und das hinterste Bein der rechten Körperseite sind weggelassen.

Fig. 5. Kopf und Thorax der in Fig. 1 dargestellten Reblaus bei 240facher Vergrößerung von oben. Die rechte Seite ist nicht vollständig gezeichnet, die linke Seite zeigt den statischen Apparat.

Fig. 6. Der statische Apparat der Fig. 1 bei 420facher Vergrößerung. *f*, Fleck.

Fig. 7. Derselbe Apparat wie in Fig. 6 bei 1000facher Vergrößerung. *k*, Kraterchen, in welche die zerfaserten Spangen münden. Narbe *a*. Ganglion *g*.

# Über den Bau des Dipterenhodens.

Von

**N. Cholodkovsky,**

St. Petersburg.

---

Mit Tafel XXIII und XXIV.

---

Während über den Bau der Eiröhren der Insekten sehr viele Arbeiten existieren, ist der Insektenhode bis jetzt verhältnismäßig sehr wenig untersucht. Bei den älteren Autoren (HEGETSCHWEILER, DUFOUR, SUCKOW u. a.) finden wir zwar zahlreiche Angaben über die Zahl und die äußere Gestalt der Hoden verschiedener Insekten; über den inneren Bau des Hodens erfahren wir aber von ihnen gar nichts oder sehr wenig, was auch begreiflich ist, da dieser Bau ohne Anwendung der Schnittmethode fast gar nicht untersucht werden konnte. Aber auch die neueren Autoren (BÜTSCHLI, LA VALETTE ST. GEORGE, TICHOMIROW, TOYAMA u. a. — siehe das Literaturverzeichnis) haben sich mit dem Bau des Testikels selbst und mit der Verteilung verschiedener Elemente im Inneren desselben meist sehr wenig beschäftigt, indem sie beim Untersuchen der Insektenhodens ihre Aufmerksamkeit fast ausschließlich dem Studium der Spermatogenese widmeten. Dementsprechend lauten die Angaben der Autoren über den Bau des Insektenhodens recht verschieden: indem z. B. die einen die innere Wandung des Hodens mit Epithel ausgekleidet werden lassen, finden die andern gar kein solches Epithel; oder betrachten die einen die Höhle des einzelnen Hodenfollikels als einen einheitlichen Raum, während die andern eine Teilung derselben in zahlreiche Kammern beschreiben usw. Die einzige Arbeit, die sich speziell mit dem Bau des Hodens selbst (nicht aber mit spermatogenetischen Fragen) beschäftigt, ist wohl meine Arbeit über den männlichen Geschlechtsapparat der Lepidopteren (5); da aber diese Arbeit in russischer Sprache geschrieben und den meisten Fachgenossen nur nach einem sehr kurzen deutschen Auszug bekannt

ist, so wurde dieselbe fast unberücksichtigt gelassen und enthalten die zoologischen und entomologischen Lehrbücher nach wie vor meist ganz falsche Beschreibungen des Lepidopteren-Hodens.

Wenn aber der Insektenhode überhaupt sehr wenig erforscht ist, so gilt das speziell für den Hoden der Dipteren im höchsten Grade. Über den männlichen Geschlechtsapparat der Dipteren besitzen wir zwar ziemlich ausführliche und umfassende Arbeiten vom unermüdlichen L. DUFOUR (9) und von H. LOEW (14), sowie einzelne Beschreibungen und Notizen von SWAMMERDAM (20), HEGETSCHWEILER (12), SUCKOW (19), BURMEISTER (3), MEIGEN (17); was speziell den Hoden anbetrifft, finden wir in diesen Arbeiten natürlich fast ausschließlich Beschreibungen der äußeren Beschaffenheit desselben. In der neueren Literatur existieren zwei Arbeiten über *Calliphora erythrocephala*, von LOWNE (15, 16) und von BRÜEL (2). In der ersten Auflage seiner Arbeit (15) sagt LOWNE, daß ein jeder Testiculus aus einem von einer strukturlosen Membran gebildeten Sack besteht, welcher von einer rötlich-braunen, aus verschmolzenen Pigmentzellen bestehenden Membran ausgekleidet (»lined«) sein soll. Diese Pigmentzellen liegen nach der Vorstellung des Verfassers offenbar nach innen von der strukturlosen Membran, da weiter unten Ähnliches über die ebenso gefärbten accessorischen Drüsen (»albumen glands«) ausdrücklich behauptet wird. In der zweiten, stark vermehrten Auflage seines Buches (16) gibt der Verfasser eine etwas anders lautende Beschreibung des *Calliphora*-Hodens. Die Wandung des Follikels soll aus pigmentiertem Epithelium bestehen, dessen Zellen äußerst dünn seien. Von außen ist der Testikel von einer dicken Schicht kleiner, meist vielkerniger Zellen umgeben, welche nichts andres als erschöpfte oder halberschöpfte (»exhausted or semi-exhausted«) Fettzellen seien. Das Innere des Testis ist in Fächer abgeteilt, welche durch die von der epithelialen (also von der pigmentierten — da dieselbe nach LOWNES Beschreibung die einzige epitheliale Hülle des Hodens ist) Schicht entspringenden Septa gebildet werden; diese Septa sind äußerst zart und umgrenzen irreguläre Räume, von denen die im blinden Ende des Follikels liegenden »spermatogenetischen Zellen«, die näher dem Vas deferens liegenden aber vollständig entwickelte Spermatozoen enthalten. Was die Entwicklung des Hodens anbetrifft, so teilt LOWNE mit, daß am dritten Tage des Puppenstadiums der Hode aus kleinen, dicht aneinander gedrängten und radial geordneten Zellen besteht und von einer deutlich differenzierten, aus Mesoblastzellen bestehenden Kapsel umgeben ist. Nach BRÜEL

(2) hat der Hode von *Calliphora* vier Hüllen: außen eine Fettkörperzellenschicht, dann eine rötliche pigmentierte Hülle, die »aus Fettzellen-derivaten durch Einlagerung von Pigment entsteht«, darunter eine äußerst dünne mit kaum wahrnehmbaren Kernen und endlich eine innere, »wenigstens an dem Orificium des Hodens deutlich ausgebildete« von epitheliale Charakter; beide innersten Hüllen setzen sich in die Wand des Vas deferens fort. Das Hodeninnere ist (mit LOWNE) durch Septa vom Epithel aus in viele Fächer geteilt.

In den Jahren 1892 und 1897 erschienen dann kurze vorläufige Mitteilungen von mir (6, 7) über den Bau des Hodens von *Laphria* und andern Dipteren, — und damit ist alles erschöpft, was wir bis jetzt über den Bau des Dipterenhodens wissen.

Den Anstoß zu meinen Untersuchungen über diesen Gegenstand gaben mir die interessanten Verhältnisse, die ich im Jahre 1891 im Hoden von *Laphria* gefunden habe. Seitdem habe ich allmählich ziemlich viele Dipteren-Arten untersucht, sehr zahlreiche Schnittserien angefertigt und, wie ich glaube, nicht uninteressante Resultate erhalten, dieselben aber bis heute nicht ausführlich publiziert, — aus verschiedenen Gründen. Erstens war ich nämlich unsicher in betreff der Deutung einiger Bilder, zweitens hatte ich ursprünglich die Absicht, wenigstens einige Fälle entwicklungsgeschichtlich zu prüfen (welche Absicht ich aber aus Mangel an Zeit aufgeben mußte), drittens wurde ich durch andre Arbeiten, insbesondere durch meine *Chermes*-Forschungen von diesem Thema vielmals abgelenkt. So vergingen Jahre nach Jahren und endlich entschloß ich mich, das gesammelte Material so, wie es ist, mit allen seinen ungelösten Rätseln, dem wissenschaftlichen Publikum zu übergeben, in der Hoffnung, daß vielleicht ein anderer dieses Thema aufnehmen und weiter, als es mir möglich war, bearbeiten wird.

Ehe ich nun zur Darlegung meiner Befunde übergehe, halte ich für nicht überflüssig, über die von mir angewendeten technischen Methoden einige Worte zu sagen. Die Testikel wurden möglichst rasch in physiologischer Kochsalzlösung herauspräpariert und sogleich mit verschiedenen Reagentien fixiert. Zum Fixieren gebrauchte ich: 1) die heiße gesättigte Lösung von Sublimat in Wasser, mit Zugabe von etwa 0,005 starker Essigsäure, 2) Alkohol mit Essigsäure nach CARNOY (Eisessig 1 T., absol. Alkohol 3 T.), 3) die PERÉNYISCHE Flüssigkeit, 4) heiße Jodjodkalium-Lösung (LUGOL), 5) die starke FLEMMINGSche Flüssigkeit. Alle diese Fixiermittel erwiesen sich als gut. Nach Fixierung mit der FLEMMINGSchen Flüssigkeit wurden die

Schnitte mit Safranin gefärbt und mit Pikro-Alkohol (Alcohol absolutus mit Zugabe von 1—2 Tropfen starker wässriger Lösung von Pikrinsäure) differenziert; bei den übrigen Fixierungsmethoden wurden die Objekte meist in toto mit Boraxkarmin oder Hämalaun gefärbt.

Ich beginne also zunächst die Darstellung meiner Resultate bei einzelnen Familien, Gattungen und Arten.

### I. Asilidae.

#### *Laphria (gibbosa, gilva, flava).*

Bei diesen schönen stattlichen Fliegen besteht jeder der beiden Testikel aus einer sehr langen spiralig gewundenen Röhre, die mit einer kolbenförmigen Anschwellung anfängt, am entgegengesetzten Ende aber in das Vas deferens übergeht. Beide Testikel sind von einer dunkelroten, tracheenreichen gemeinsamen Hülle lose umgeben, unter welcher noch eine Fettkörperschicht sich befindet die nur am blinden kolbenartigen Ende der Hodenröhre an der Wand derselben eng anliegt<sup>1</sup>, indem sie im übrigen nur lockere Fettzellenansammlungen zwischen den Windungen der Röhre bildet. Die eigentliche Wand der Röhre besteht aus einer dünnen aber festen, kleine flache Kerne enthaltenden Membran, unter welcher sich noch eine sehr dünne Epithelschicht befindet, welche im proximalen (hinteren) Teile der Testikelröhre immer höher wird, um zuletzt in das Zylinderepithel des Samenleiters überzugehen. Die feste Membran sowohl als die Epithelschicht des Hodens werden in der Richtung nach dem vorderen (aufgetriebenen) Ende der Hodenröhre immer dünner und verlieren ihre Kerne, so daß von der Epithelschicht endlich nur die strukturlose Membrana propria übrig bleibt. Die Hüllen des Hodens sind sehr reich an Tracheen, die jedoch nirgends in das Lumen des Hodens hineindringen.

Im blinden Ende der Hodenröhre liegt eine große, schon dem bloßen Auge sichtbare, viele große Kerne enthaltende Protoplasma-masse, die der sogenannten VERNON'Schen Zelle von Lepidopteren entspricht und die ich (mit GRÜNBERG) als Apicalzelle bezeichnen will (Fig. 1). Das Protoplasma dieser Zelle färbt sich mit Karmin, Hämatoxylin und Safranin nicht (durch Einwirkung der Pikrinsäure nimmt sie eine gelbe Färbung an), enthält bisweilen stellenweise

<sup>1</sup> In meiner vorläufigen Mitteilung (6) ist die entsprechende Stelle der Beschreibung des *Laphria*-Testikels infolge der Druckfehler stark entartet.

Vacuolen und weist öfters — besonders an der Peripherie — eine faserige Struktur auf. Die in dieser Zelle enthaltenen Kerne sind ihrer Zahl und ihrer Gestalt nach sehr verschieden, was offenbar mit verschiedenen Tätigkeitszuständen derselben in Zusammenhang steht. Bald sind nämlich die Kerne rundlich oder oval und in einem ziemlich dichten Häufchen im Zentrum der Zelle angesammelt (Fig. 1), bald liegen sie zerstreut, haben unregelmäßige Form und senden pseudopodienartige Fortsätze aus (Fig. 3). Solche Bilder können eine Vorstellung veranlassen, daß diese Kerne amitotisch sich vermehren; unzweifelhafte Bilder einer amitotischen Teilung habe ich aber an denselben nie beobachtet. Außer diesen großen, bald blaß, bald intensiv sich färbenden Kernen finden sich im Plasma der Apicalzelle zahlreiche kleine Chromatinkörperchen, die öfters zu kleinen Häufchen vereinigt und meist von einem hellen vacuolenartigen Hof umgeben sind. Bisweilen liegen je zwei solche Chromatinhäufchen paarweise nebeneinander, so daß sie eine dem Dyasterstadium der mitotischen Kernteilung ähnliche Figur bilden, oder aber erscheinen sie in der Gestalt von einzeln oder paarweise liegenden, bogenförmig gekrümmten Chromosomen; eine achromatische Spindelfigur zwischen denselben habe ich aber nie beobachten können (Fig. 2). Früher (aber auch dann mit einer Reserve) war ich geneigt in diesen Bildern einen Beweis zu sehen, daß die Kernteilung in der »großen Spermatogonie« von *Laphria* nicht amitotisch sich vollzieht (wie es VERSON für *Bombyx mori* beschreibt), sondern eine typische mitotische Teilung ist (6); jetzt will ich diese Ansicht nicht mehr verteidigen. Zu dieser Frage werde ich aber weiter unten nochmals zurückkehren.

Die Apicalzelle ist von mehreren Schichten kleiner Samenzellen oder Spermatogonien umgeben, deren erste — der Apicalzelle unmittelbar anliegende — Schicht mit derselben in direkte Verbindung tritt, so daß die Spermatogonien an der Apicalzelle gleichsam wie auf einer gemeinsamen Rhachis (bzw. Fußzelle oder Cytophor) sitzen. Schon in dieser Schicht kommen öfters mitotische Kernfiguren vor, welche in der zweiten, dritten, usw. Schicht der Ursamenzellen noch zahlreicher werden. Das ist offenbar die sogenannte »Keimzone« der Spermazellen, die von einer »Wachstumszone« umgeben ist. Weiter (entgegengesetzt dem blinden Ende des Testikels) liegen die Spermatocysten (= Spermatischenzone) und noch weiter die jungen und fertigen Samenfadendbüdel, die weitaus den größten Teil der Testikelröhre anfüllen. Es sind also bei *Laphria* im Imagozustande alle Stadien der Spermatogenese vollständig zu beobachten und so

bildet der Hode dieser Fliege (wie auch viele andre lange, röhren- oder schlauchförmige Testikel der Insekten) ein vorzügliches Objekt zum Studium der Samenbildung.

Zwischen den Spermatogonien und Spermatocystengruppen sind auf Schnitten zahlreiche feine, sich mehrfach verästelnde, flache Kerne führende Scheidewände zu sehen, welche mit dem flachen wandständigen Epithel in Verbindung stehen und wohl zweifellos epithelialen Ursprungs sind. An der Grenze zwischen der Wachstums- und der Spermatocystenzone liegt ein rätselhaftes, ziemlich umfangreiches Gebilde (Fig. 3x), eine meist vacuolarisierte, körnige, mit Karmin und andern Farbstoffen mehr oder weniger sich färbende Protoplasmamasse. Die Herkunft dieser Masse ist mir unbekannt geblieben; vielleicht stellt dieselbe ein Conglomerat verschmolzener etwaiger Nährzellen dar. Diese Frage, wie auch die Frage nach dem Ursprung der Apicalzelle bei *Laphria*, kann offenbar nur auf entwicklungsgeschichtlichem Wege gelöst werden.

*Asilus* (mehrere nicht näher bestimmte Species).

Die Testikel dieser Gattung sind denjenigen von *Laphria* sehr ähnlich gebaut. Hier wie dort hat der Hode die Gestalt einer langen, spiralig gewundenen Röhre, nur sind beide Hodenröhren von keinem gemeinsamen pigmentierten »Scrotum« (L. DUFOUR) bedeckt, sondern liegen frei in der Bauchhöhle, nur vom Fettkörper lose umgeben. Die feste, mit kleinen Kernen versehene eigne Hülle des Hodens ist bei *Asilus*-Arten braun oder rötlich pigmentiert, während dieselbe bei *Laphria* farblos ist. Nach innen von dieser Hülle liegt ebenfalls eine dünne Epithelschicht, die in die Höhle des Testikels sich verästelnde Septa entsendet. Die Verteilung von Elementen im Innern des Hodens ist im ganzen dieselbe wie bei *Laphria*; es findet sich auch hier im blinden Ende der Röhre eine riesenhafte Apicalzelle, die zahlreiche Kerne und zerstreute Chromatinkörperchen enthält und ebenso wie bei *Laphria* von Spermatogonien umringt wird. Die rätselhafte vacuolarisierte Plasmamasse an der Grenze der Wachstums- und der Spermatocystenzone habe ich aber bei *Asilus* nie gesehen.

## II. Leptidae.

### *Leptis scolopacca.*

Der zarte weißliche Testiculus von *Leptis* hat eine birnförmige Gestalt und ist von einer dünnen, tracheenreichen Hülle umgeben, die aus umgewandelten Fettkörperzellen zu bestehen scheint. Nach

innen von derselben befindet sich eine ziemlich dicke, aber immerhin flache Epithelzellschicht, die eine unmittelbare Fortsetzung des Epithels des Samenleiters bildet. Im blinden vorderen Ende des Testikels entsendet das Epithel zellige, verhältnismäßig sehr dicke, sich verästelnde Balken ins Innere des Hodens, zwischen welchen Samenbündel liegen (Fig. 4). Der ganze übrige Innenraum des Testikels ist von einem unregelmäßig geformten Klumpen von durcheinander verwickelten Samenfäden eingenommen, zwischen welchen verschieden gestaltete, meist rundliche oder ovale, große Zellen zerstreut sind. An einigen Schnitten sieht man deutlich, daß die zelligen Balken des Vorderendes des Hodens nach hinten in mehrere Längsreihen von immer größer werdenden Zellen übergehen; diese Zellenreihen zerfallen endlich in einzelne rundlich-ovale Zellen, die sich im Klumpen der Samentäden zerstreuen. Auf mit der FLEMMINGSchen Flüssigkeit fixierten und mit Safranin gefärbten Schnitten erscheint das Plasma der Epithelzellen und Balken sowohl als der einzeln zwischen den Samenfäden liegenden Zellen grau gefärbt (Fig. 5). Die letztgenannten Zellen enthalten bald einen, bald zwei oder sogar drei große Kerne und außerdem öfters noch eine große Vacuole und sind wahrscheinlich Nährzellen des Hodens. Sie stammen offenbar von den oben erwähnten zelligen Balken und sind also Derivate des Hodenepithels.

### III. Therevidae.

#### *Thereva annulata.*

Die birnförmigen Testikel dieser Fliege sind sehr eigentümlich gebaut. Von außen ist der Hode von einer Fettkörperschicht bedeckt, unter welcher eine ziemlich dicke und feste, kernhaltige, braun pigmentierte Hülle (die Hodenkapsel) sich befindet. Im blinden erweiterten Vorderende des Hodens liegt eine Protoplasmamasse, in welcher zahlreiche rundliche oder ovale Kerne und öfters auch Chromatinbröckel und Körnchen verteilt sind, die bisweilen mitotischen Kernteilungsfiguren sehr ähneln (Fig. 6 und 7). Rings um diese Plasmamasse herum liegen mehrere Schichten von Zellen mit rundlichen Kernen (Spermatogonien). Der übrige Innenraum der Hodenkapsel erscheint auf Längsschnitten durch zahlreiche, große Kerne enthaltende quere Scheidewände in viele aufeinander folgende enge Kammern geteilt (Fig. 7 und 8), und erst im engeren hinteren Teil des Hodens sehen wir einen größeren einheitlichen Raum, der in die Höhle des Samenleiters sich fortsetzt. Zwischen den soeben ge-

nannten Scheidewänden liegen Samenbündel, stellenweise auch schwach sich färbende dotterähnliche Kugeln verschiedener Größe und einzelne rundliche Zellen (Fig. 9). Die im blinden Ende der Hodenkapsel liegende kernhaltige Plasmamasse ist offenbar der oben beschriebenen Apicalzelle der Asiliden gleichzustellen; was aber den übrigen Inhalt des Testikels anbetrifft, so lassen die auf Schnitten zu beobachtenden Bilder verschiedene Deutungen zu. Es schien mir nämlich früher (7), daß von der Apicalzelle ein spiralig gewundener, gegen das Vas deferens allmählich sich verlierender Zellenstrang abgeht, dessen breite, flach aneinander sich legende Windungen das Trugbild der queren Scheidewände vorstäuschen sollten; um diesen Strang herum und zwischen den Windungen desselben wären dann die Samenfäden und andre Elemente des Hodens verteilt. Allmählich habe ich mich aber überzeugt, daß die Sache sich anders verhält. Untersuchen wir nämlich den oben erwähnten hinteren, in den Samenleiter (Vas deferens) sich fortsetzenden Teil der Hodenhöhle näher, so sehen wir, daß er eine eigne, zahlreiche, ziemlich große Kerne enthaltende Wand besitzt und daß diese Wand einerseits in das Epithel des Samenleiters übergeht, anderseits (nach vorn zu) aber den ganzen Hodeninhalt umhüllt und in das Gewebe der Scheidewände sich fortsetzt (Fig. 8). Die Scheidewände existieren also in der Tat und bilden Fortsetzungen des flachen wandständigen Hodenepithels, das die Hodenkapsel von innen auskleidet und von derselben durch die Wirkung der Fixiermittel meist in der Gestalt eines kontinuierlichen kernhaltigen Häutchens sich abhebt. Diese Septa sind aber unvollständig und umgrenzen kleine wahre Kammern; sie bilden vielmehr ein System von flachen sich durchkreuzenden und stellenweise verästelten Balken, zwischen welchen die Samenfäden und die übrigen Elemente des Hodeninhalts liegen.

#### IV. Empidae.

##### *Empis tessellata.*

Die Testikel dieser Species haben ebenfalls eine sehr eigentümliche innere Struktur. Der Hode ist länglich-oval, nach vorn etwas zugespitzt und von einer ziemlich dicken, braun pigmentierten, große Kerne enthaltenden Kapsel umgeben, unter welcher noch eine viel dünnere, flache Kerne enthaltende Hülle liegt, die nach hinten in die Wand des Samenleiters sich fortsetzt. In seinem hinteren Ende, von welchem das Vas deferens entspringt, ist der Hode inwendig von einem deutlichen Epithel ausgekleidet, welches aber nach vorn

immer niedriger wird (Fig. 11) und sich bald ganz verliert; vielleicht bleibt von ihm nur noch die Basalmembran (*Membrana propria*) übrig, welche ich hier aber nicht deutlich konstatieren konnte. Vom vorderen bis zum hinteren Ende des Hodens erstreckt sich durch die Höhle desselben ein unregelmäßig geformter dicker Strang anscheinend bindegewebiger Natur, der aus einer protoplasmaähnlichen stark vacuolarisierten Substanz besteht, in welcher zahlreiche kleine Zellen zerstreut sind (Fig. 10, 12). Die Grundsubstanz dieses Achsenstranges färbt sich mit Karmin, Hämatoxylin und Safranin nicht; bei der Bearbeitung der Schnitte mit Pikro-Alkohol nimmt sie eine gelbliche Färbung an. Die darin zerstreuten Zellen haben verschiedene Formen, — bald sind dieselben rundlich oder oval, bald sogar amöboid; ihr Plasma ist feinkörnig und färbt sich ziemlich intensiv mit den Farbstoffen; viele dieser Zellen haben je zwei kleine Kerne, die meisten aber nur einen (Fig. 13). Außer diesen Zellen sind in der Grundsubstanz des Achsenstranges noch zahlreiche, blaß sich färbende, verschieden große, dotterähnliche Kugeln verteilt; außerdem liegen hier und dort in dieser Substanz noch einzelne, bisweilen sehr große runde Zellen mit einem großen Kern und stark sich färbendem Plasma (Fig. 13 B). Im Vorderende des Hodens glaubte ich früher eine der Apicalzelle von *Laphria* entsprechende Bildung zu sehen, habe mich aber überzeugt, daß es sich hier nur um eine Erweiterung des Achsenstranges handelt, in welcher die kleinen Zellen besonders dicht zusammengehäuft sind. Der ganze Raum zwischen dem Achsenstrange und der Wand des Testikels ist von Samenbündeln erfüllt, wobei die Köpfe der Samenfäden nach außen, d. h. nach der Wand des Hodens gerichtet sind (Fig. 10, 12). Zwischen den Samenbündeln liegen Fortsätze (Verzweigungen) des Achsenstranges und zahlreiche kleine Zellen derselben Art, wie in den zentralen Teilen des Stranges.

Die Bedeutung und Herkunft dieses Achsenstranges und der darin enthaltenen Elemente ist mir unklar und kann offenbar ohne Kenntnis der Entwicklungsgeschichte des *Empis*-Hodens auch nicht mit Sicherheit ergründet werden. Es ist jedenfalls sehr wahrscheinlich, daß der Achsenstrang und einige (größere) seiner Zellen sowie die dotterähnlichen Kugeln zur Ernährung der Samenelemente dienen. Andererseits ist auch möglich, daß die kleineren Zellen einer zweiten (funktionslosen) Art der Spermatozoen entsprechen, welche, wie BEARD (1) neulich aufmerksam gemacht hat, bei vielen Insekten vorkommen.

## V. Dolichopodidae.

### *Dolichopus aeneus.*

Der Hode von *Dolichopus* ist im ganzen birnförmig, hinter der Mitte etwas eingeschnürt. Er ist von einer dicken, aus 2—3 Zellschichten bestehenden dunkelviolet pigmentierten, sehr tracheenreichen Kapsel (Fig. 14—16) umhüllt; darunter liegt, wie bei vielen andern Brachyceren, eine dünne Epithelschicht. Der größte Teil der Testikelhöhle ist von langen, gewundenen, reifen Spermatozoenbündeln angefüllt. Im blinden vorderen Ende des Hodens liegt ein großer Knäuel von Samenfäden, innerhalb dessen mehrere große, rundliche oder polygonale Zellen eingeschlossen sind (Fig. 14 $z^1$ ). Eine Gruppe ähnlicher Zellen liegt im hinteren, in den Samenleiter überführenden Ende des Hodens, an der Stelle, wo das Epithel des Testikels in dasjenige des Vas deferens übergeht. Hier bemerkt man öfters im Plasma dieser Zellen einen großen, rundlich-ovalen, anscheinend harten Körper, wahrscheinlich eine Nährsubstanz (Fig. 15  $Nz$ ); die Zellen scheinen also Nährzellen zu sein. Etwas nach vorn von dieser Zellengruppe liegt noch eine Gruppe anders gestalteter großer Zellen (Fig. 14 $z$ ); die letzteren sind länglich-oval oder birnförmig, haben helles feinkörniges Plasma und einen runden, scharf begrenzten Kern. Was die Bedeutung dieser Zellen ist, bleibt natürlich ohne Kenntnis ihrer Herkunft völlig unklar. Die epithelialen Scheidewände oder Balken scheinen in der Höhle des Hodens zu fehlen; nur ausnahmsweise habe ich eine Reihe von anscheinend epithelialen Zellen einem Samenbündel entlang ins Innere des Hodens folgen sehen (Fig. 15  $ep^1$ ).

## VI. Syrphidae.

### *Volucella bombylans.*

Der rundlich-birnförmige Hode ist von einer dicken kernhaltigen, braun pigmentierten Kapsel umgeben, deren Kerne so groß sind, daß sie sich auf der Außenseite der Kapsel (natürlich von einer dünnen Plasma-Schicht bedeckt) hervorbauhen (Fig. 17). Inwendig ist die Kapselwand von einer dünnen, ebenfalls ziemlich große Kerne enthaltenden Epithelschicht (ohne deutliche Zellgrenzen) ausgekleidet. Im blinden, stark erweiterten vorderen Ende des Testikels geht diese Epithelschicht in ein dickes Polster über, in welchem die Zellgrenzen ebenfalls nicht deutlich zu unterscheiden sind, welches aber zahlreiche große, rundliche, blasse Kerne und Häufchen von kleineren

Zellen mit stark sich färbenden Kernen enthält. Dieses Polster erscheint bisweilen auf Schnitten (vielleicht infolge der unregelmäßig kontrahierenden Wirkung der Fixiermittel) in zwei oder mehr Schichten gesondert (Fig. 17 *pl*). Am entgegengesetzten, in den Samenleiter überführenden Teil des Hodens geht die wandständige Epithelschicht unmittelbar in das Epithel des Vas deferens über. Die einheitliche Höhle des Testikels ist von einem dicken Klumpen von durcheinander gewickelten Spermatozoen eingenommen, indem zwischen den Samenfäden zerstreut zahlreiche kleinere und größere, ein-, zwei- oder vielkernige rundliche Zellen liegen, bisweilen aber auch ziemlich große, scharf begrenzte, mit einer Plasmaschicht umgebene helle Räume auftreten (Fig. 17 *nv*). Diese Räume erscheinen auf den ersten Blick Tracheenquerschnitten nicht unähnlich; erstens fehlt aber in denselben die cuticulare Chitinauskleidung, zweitens zeigt die Untersuchung der aufeinander folgenden Schnitte, daß es sich einfach um Vacuolen handelt, die innerhalb einer großen Zelle entstehen. Wahrscheinlich sind alle diese zwischen den Samenfäden zerstreuten Elemente nichts anderes, als verschiedene Formen von Nährzellen des Hodens.

*Xylota segnis.*

Der Testikel hat bei dieser Species die Gestalt eines ziemlich langen, etwas gewundenen Schlauches, dessen Vorderende etwas zugespitzt ist. Die äußere Hülle (Kapsel) des Hodens ist dunkelbraun pigmentiert und sehr dick. Auf der Innenseite derselben liegt eine flache syncytiale Epithelschicht, die gegen das Hinterende des Hodens immer höher wird, um schließlich in ein typisches Zylinderepithel überzugehen, welches unmittelbar in den Epithelbelag des Samenleiters sich fortsetzt. Im blinden vorderen Ende des Hodens liegen zahlreiche mitotisch sich teilende Spermatogonien, die sich radiär um einen hellen Fleck gruppieren, welcher wahrscheinlich einem Reste der Apicalzelle entspricht und in welchem ich auf einigen Schnitten auch einen rundlichen Kern beobachtet habe. Weiter nach hinten folgen die Spermatozysten und endlich junge und reife Spermatozoenbündel, die weitaus den größten Teil der Testikelhöhle einnehmen. Zwischen einzelnen Gruppen von Spermatogonien und Spermatozysten, teilweise auch zwischen den Spermatozoenbündeln erstrecken sich feine, mehrfach sich teilende und verästelnde, flache Kerne führende Scheidewände oder Balken, die mit der wandständigen Epithelschicht in Verbindung stehen und die Höhle des Testikels in zahlreiche miteinander kommunizierende unregelmäßige

Räume teilen. Die Spermatozoenbündel sind von einer eignen Membran umhüllt, in welcher hier und da (ähnlich wie bei den Lepidopteren) große rundliche Kerne sich erblicken lassen.

### VII. Conopidae.

#### *Myopa ferruginea.*

Der Testikel besteht aus einer langen, eigentümlich gewundenen Röhre, deren Wand von einer ziemlich dicken gelbbraun pigmentierten Kapsel gebildet wird, unter welcher eine flache Epithelschicht liegt, die, wie bei vielen andern Dipteren, nach innen feine zellige, sich mehrfach verästelnde Balken entsendet. In dem von diesen Balken gebildeten Maschengewebe liegen nun die Spermatozoenbündel, welche die ganze Höhle des Hodens anfüllen.

### VIII. Muscidae.

#### *Sarcophaga haemorrhoidalis.*

Der ziemlich lange, etwas bogenförmig gekrümmte und nach vorn zugespitzte Testikel hat eine dunkelbraun pigmentierte, tracheenreiche und — wie bei andern Dipteren — rundliche Kerne enthaltende, ziemlich dicke Kapselwand, welche innen vom flachen Epithel ausgekleidet wird, das nach vorn immer niedriger wird und an der Spitze des Hodens ganz zu verschwinden scheint. Im vorderen Ende des Hodens liegen zahlreiche, lebhaft mitotisch sich teilende Spermatogonien, die sich radiär um einen hellen Plasmafleck gruppieren (Fig. 18), welcher offenbar einem Reste der Apicalzelle entspricht und in welchem bisweilen mehrere stark sich färbende Kerne sich befinden. Weiter in der Richtung nach der Abgangsstelle des Samenleiters liegen die Spermatozysten, junge und reife Spermatozoenbündel und dazwischen noch dotterähnliche Kugeln. Zellige Scheidewände zwischen den Spermatogonien, Spermatozysten und Samenbündeln sind bei dieser Species zwar vorhanden, aber schwach entwickelt.

#### *Scatophaga stercoraria.*

Der Testikel ist ebenso wie bei *Sarcophaga* gebaut.

#### *Calliphora erythrocephala.*

Der birnförmige, etwa hinter der Mitte mehr oder weniger quer eingeschnürte Hode ist von einer gelblich-roten, ziemlich dicken pigmentierten Kapsel bedeckt und außerdem noch von einem be-

sonderen Fettkörpersäckchen umgeben. Im kleineren, hinter der Einschnürung liegenden, in das Vas deferens überführenden Teil des Hodens ist die Kapselwand (Fig. 19 *ep*), die nach vorn immer niedriger wird und im vorderen (größeren) Teile des Hodens gänzlich fehlt, indem hier von derselben nur die Basalmembran (Membrana propria) übrig bleibt<sup>1</sup>. In der vorderen Hälfte des Hodens, besonders im blinden Vorderende desselben, liegen mehrere Haufen von Spermatogonien, von denen viele sich lebhaft teilen; weiter nach hinten liegen Samencysten und Samenfadenbündel. Zellige Scheidewände oder Balken zwischen den Samenelementen, die bei andern Dipteren, wie wir sahen, bisweilen sehr deutlich auftreten, sind hier sehr zart, wenig entwickelt und schwer zu konstatieren. Zwischen den Spermatozysten und Spermatozoenbündeln bemerkt man hier und da in coagulierter Hodenflüssigkeit zerstreute große Kerne; etwas kleinere rundliche Kerne kommen in der Hülle der unreifen Samenbündel vor.

*Musca domestica* und andre Muscidenarten.

Der von einer dicken dunkelbraunen Kapsel umhüllte Hode hat im ganzen dieselbe innere Struktur und dieselbe Verteilung der Samenelemente, wie derjenige von *Calliphora*. Auch bei andern, nicht näher determinierten, aber sicher nahe stehenden Arten habe ich das gleiche beobachtet; bisweilen findet man im blinden vorderen Ende des Hodens die Spermatogonien radial um eine helle Stelle gruppiert, die wahrscheinlich einem Reste von Apicalzelle entspricht.

**Tipulidae.**

*Tipula* (mehrere nicht näher determinierte Arten).

Bei *Tipula*-Arten hat der zarte weißliche Testiculus eine birnförmige Gestalt (Fig. 20). Von außen ist er von einer feinen kernhaltigen, leicht zerreißbaren Hülle umgeben, an deren Innenseite eine Schicht niedriger Epithelzellen liegt, die nach hinten direkt in das ganz ähnliche Epithel des Samenleiters übergehen. In der Höhle des Testikels liegen durcheinander gewickelte Spermatozoen, zwischen welchen zahlreiche rundliche dotterähnliche Körner verschiedener Größe zerstreut sind. Diese Körner bilden sich in

<sup>1</sup> Die epitheliale Schicht des hinteren Teils des Hodens entspricht der »vierten Hülle« BRÜELS (2), die Membrana propria aber seiner »dritten Hülle« da sie ineinander übergehen, so besteht die Wand des *Calliphora*-Hodens nicht aus vier, wie BRÜEL es beschreibt, sondern nur aus drei Schichten (einschl. die Fettkörper-Hülle).

Epithelzellen des Hodens (Fig. 21), wo dieselben sehr oft in Vacuolen liegend anzutreffen sind; indem sie sich aus diesen Vacuolen befreien, fallen sie in die Testikelhöhle. Ähnliche Körner finden sich auch im Epithel des Samenleiters.

### Culicidae.

#### *Culex annulatus.*

Der kleine länglich ovale Hode ist dicht von einer Fettkörperhülle bedeckt. Seine eigentliche Wand besteht aus einer syncytialen Lage flacher Epithelzellen mit großen rundlich-ovalen Kernen und setzt sich nach hinten unmittelbar in die ähnlich gebaute Wand des Samenleiters fort (Fig. 22). In der Höhle des Testikels liegen durcheinander sich windende Samenfäden, zwischen welchen stellenweise einzelne große Kerne und eigentümliche rundliche Körper, deren Peripherie stark mit Hämalaun sich färbt, verteilt sind.

### Allgemeines.

Wie aus dem Obigen erhellt, zeigt der Dipterenhode und sein Inhalt manche interessante und zurzeit teilweise noch unverständliche Eigentümlichkeiten. Ich zweifle auch nicht, daß, wenn eine größere Anzahl von Arten aus verschiedenen Familien der vielgestaltigen Ordnung der Zweiflügler untersucht werden wird, noch sehr viele interessante Befunde an den Tag kommen werden. Offenbar verdient also der Insektenhode viel mehr Aufmerksamkeit, als ihm bis jetzt zuteil geworden ist.

Bei allen bis jetzt untersuchten Dipterenarten besteht der Hode aus einem einzigen Follikel, der nicht selten lang und röhrenförmig ist (*Asilus*, *Laphria*, *Myopa*), häufiger aber eine viel kürzere und mehr gedrungene Gestalt hat (*Musca*, *Calliphora*, *Leptis*, *Dolichopus*, *Empis*, *Volucella*, *Thereva*, *Tipula*, *Culex* u. a.): Die Wand des Testikels ist verschieden gebaut. Sehr konstant ist eine dicke und feste, meist pigmentierte Hodenkapsel, welche bei gewissen Arten durch eine viel dünnere und mehr lockere Haut ersetzt wird (*Tipula*), selten aber ganz zu fehlen scheint (*Culex*). Fast ebenso konstant ist die wandständige Epithelschicht, die mit dem Epithel des Vas deferens zusammenhängt, selten aber in der ganzen Peripherie des Hodens gleichmäßig entwickelt ist (*Tipula*, *Culex*, *Volucella*), indem das Epithel nach vorn meist immer niedriger wird, um in vielen Fällen im

blinden Vorderende des Hodens ganz zu verschwinden (*Calliphora*, *Laphria*, *Asilus*, *Sarcophaga*, *Empis* u. a.). In den meisten Fällen sendet dieses Epithel zellige Fortsätze in die Innenhöhle des Hodens, in welcher dieselben ein System von unvollständigen verästelten Scheidewänden bilden, die bei verschiedenen Dipteren in sehr verschiedenem Grade (sehr stark z. B. bei *Thereva*, auffallend dick bei *Leptis*) entwickelt sind. Außer diesen zwei Schichten (Hodenkapsel und Epithel) kann die Wand des Hodenfollikels noch durch Fettkörperzellen und durch eine äußere (bei *Laphria* beide Hodenröhren gemeinsam umfassende) Pigmenthülle verstärkt werden. Im letzteren Falle erreicht das Hüllensystem des Dipterenhodens eine Kompliziertheit, welche wir z. B. bei Lepidopteren vielfach finden. Ich werde mir also erlauben, hier meine vom Jahre 1886 datierende Beschreibung von Hüllen des Lepidopteren-Hodens (5) und ihrer Herkunft in deutscher Übersetzung anzuführen.

»Es gibt vier Arten dieser Hüllen, und zwar zwei gemeinschaftliche für alle Hodenfollikel (deren eine — äußere — meist durchsichtig ist und Reste von Kernen führt, die andre — innere — aber aus Fettkörperzellen besteht), und zwei separate für jeden Hodenfollikel: eine tracheenreiche und zahlreiche Kerne enthaltende, meist pigmentierte Hülle und die strukturlose Membrana propria. Von diesen vier Hüllen kann die aus Fettkörperzellen bestehende fehlen (z. B. bei *Lycaena*, bei *Limenitis populi*). Diese Hüllen weisen verschiedenen Entwicklungsgrad bei verschiedenen Species auf. So besteht z. B. bei gewissen Arctiiden die äußere (gemeinsame) Hülle hauptsächlich aus einem Geflecht plattgedrückter Tracheenstämme, die noch Luft führen können und deren zellige (hypodermale) Schicht nur stellenweise zu einer durchsichtigen Membran verschmilzt. Etwas weiter geht die Entwicklung dieser Hülle in den Hoden verschiedener Noctuiden vor sich, wo der Hode schon von einer ununterbrochenen kernhaltigen Membran umhüllt ist, in welcher platte Tracheenstämme sich verlieren. Noch höher ist diese Hülle z. B. bei *Papilio Machaon*, *Limenitis populi* und vielen andern Arten entwickelt, wo dieselbe schon keine Tracheen enthält, da die zum Hoden herantretenden feinen Tracheenäste rasch in kleine Zweige sich teilen, deren hypodermale Schicht in diese chitinöse, Reste von Kernen enthaltende Membran übergeht. Bei *Vanessa urticae* gehen auch diese Kernreste verloren, und die Membran ist zu einer dünnen, durchsichtigen, ziemlich festen chitinösen Hülle geworden. Diese gemeinsame äußere Hülle, deren tracheale Herkunft deutlich in den Hoden

von *Hepialus*, *Lycaena*, *Nemeophila*, *Agrotis* u. a. zu sehen ist, nenne ich also die tracheale Hülle.

Die andre, jeden Hodenfollikel mit seiner strukturlosen Membrana propria separat bekleidende Hülle enthält ebenfalls sehr viele Tracheen, zwischen deren Verzweigungen zahlreiche Kerne liegen, welche Kerne in pigmentierten Hoden von ringförmigen Ansammlungen körnigen Pigments umgeben werden. Auf Schnitten erscheint diese Hülle öfters geschichtet. Ich bin überzeugt, daß dieselbe chitinöser Natur ist, da sie offenbar aus Concrescenz der hypodermalen (zelligen) Schicht der Tracheen (mit nachfolgender Chitinablagerung) entsteht. Beim Untersuchen dieser Hülle fällt unwillkürlich die Ähnlichkeit ihrer Pigmentansammlungen mit Pigmenthäufchen im Hypoderma von Insekten in die Augen. Dabei ist noch zu beachten, daß die Farbe des Hodenhüllenpigments stets genau dieselbe ist, wie die Farbe des Hypodermapigments der betreffenden Insektenart: so ist z. B. bei *Vanessa urticae* das Pigment des Hypoderma und des Hodens rot, bei vielen Sphingiden grünlich-blau, bei vielen Geometriden rötlich-gelb usw. In einigen, kein körniges Pigment enthaltenden Hoden hat die entsprechende Hülle eine gelblich-braune, für dünne Chitinhüllen charakteristische Färbung. Ich nenne dieselbe also die chitinöse Hülle.«

Was hier über die Lepidopteren gesagt ist, findet auch auf die Dipteren in vielen Fällen Anwendung. Wie aus den angeführten Worten erhellt, bin ich seinerzeit zum Schlusse gekommen, daß gewisse Hüllen des Insektenhodens chitinöser Natur sind. Gegenwärtig will ich das nicht für alle Fälle behaupten, bin vielmehr geneigt anzunehmen, daß bei gewissen Lepidopterenarten (z. B. bei *Bombyx mori*) auch das Bindegewebe im Aufbaue der Hodenhüllen stark beteiligt ist; daß aber jedenfalls die zellige, oft pigmentierte, Schicht der Tracheen flache sich ausbreitende Membranen und Hüllen bilden kann, unterliegt für mich keinem Zweifel. Einen solchen Ursprung hat wahrscheinlich die äußere Pigmenthülle des *Laphria*-Hodens; auf einem solchen Wege ist wahrscheinlich auch die pigmentierte, — bisweilen, wie bekannt, sehr feste — Hodenkapsel entstanden.

Was die Membrana propria der Hodenfollikel anbetrifft, so beschrieb ich dieselbe (für die Lepidopteren), wie oben gesagt, als ganz strukturlos. Später habe ich mich aber überzeugt, daß dieselbe kleine Kerne enthalten kann, und noch mehr, — daß dieselbe hier und da in das Innere des Hodens zellige Auswüchse entsendet. Diese

Auswüchse sind aber bei den Lepidopteren meist schwer zu konstatieren und überhaupt viel weniger entwickelt als bei den Zweiflüglern. Die »bindegewebigen« Septa innerhalb des Hodenfollikels von *Bombyx mori* sind von TICHOMIROW (22) beschrieben, der dieselben von der VERSONSchen Zelle herleitet; daß aber solche Scheidewände nicht bindegewebigen, sondern rein epithelialen Ursprungs sind, zeigt der oben beschriebene Bau des Dipterenhodens erst recht.

Ich gehe nun zur Besprechung des inneren Inhalts des Dipterenhodens über. Hier lenkt an erster Stelle die Apicalzelle unsere Aufmerksamkeit auf sich. Dieses Gebilde, das bei den Zweiflüglern ziemlich verbreitet zu sein scheint und der sogenannten VERSONSchen Zelle der Lepidopteren entspricht, ist am stattlichsten bei *Asiliden* (*Laphria*, *Asilus*) und etwas weniger bei *Thereva* entwickelt, während dasselbe bei Musciden (*Musca*, *Sarcophaga*, *Scatophaga*) nur als eine Spur der wahrscheinlich in früheren Entwicklungsstadien stärker entwickelten Apicalzelle erscheint. Es ist überhaupt sehr merkwürdig, daß die Apicalzelle bei *Laphria* und *Asilus* im Imagostadium in voller Tätigkeit sich erhält, während dieselbe bei den Lepidopteren nur dem Larven- oder Puppenstadium eigen ist. Den weit verbreiteten Namen »VERSONSche Zelle« halte ich für ganz ungerechtfertigt. Nicht VERSON, sondern SPICHARDT hat entsprechende Gebilde zuerst gefunden und unter dem wenig passenden Namen »Keimstelle« beschrieben (18); da aber seine Arbeit in einer sehr wenig bekannten Zeitschrift erschien, so ist sie fast allen Fachgenossen unbekannt geblieben; sogar ERLANGER (10) erwähnt dieselbe in seiner speziell den »spermatogenetischen« Fragen gewidmeten Übersicht der Literatur mit keinem Worte. Da die betreffende Zelle stets im apicalen Teile des Hodenfollikels liegt, so hat GRÜNBERG (11) meines Erachtens dieselbe sehr richtig Apicalzelle genannt, weshalb ich diese Bezeichnung in der obigen Beschreibung verschiedener Dipterenhodens auch angenommen habe. Auch was die morphologische und physiologische Rolle dieser Zelle anbetrifft, scheint mir die von GRÜNBERG vertretene Auffassung vollkommen richtig zu sein. Früher habe ich (mit VERSON) die Apicalzelle für eine Ursamenzelle des Hodenfollikels gehalten, besonders da ich in derselben mitotische Kernteilungen gefunden zu haben glaubte; das Lesen der schönen Arbeit GRÜNBERGS hat mich aber überzeugt, daß die von mir im Plasma der Apicalzelle beobachteten Chromosomen nichts anderes als Teile von Kernen der von der Apicalzelle verschluckten Nachbarzellen waren. In der letzten

Zeit habe ich auf Präparaten der Testikel von *Bombyx mori* und andern Lepidopteren Bilder gesehen (Fig. 23), welche die Ansicht GRÜNBERGS auf das überzeugendste bestätigen. Die Apicalzelle hat also eine nutritive und phagocytäre Bedeutung; in morphologischer Hinsicht ist dieselbe (wenigstens bei den Lepidopteren, höchstwahrscheinlich aber auch bei andern Insekten) zwar den Ursamenzellen gleichwertig, da sie aber eine spezielle physiologische Rolle übernommen hat, so stammen von derselben keine Spermatiden mehr.

Was den übrigen Inhalt des Dipterenhodens anbelangt, so verdienen die zwischen den Spermatozoen und Spermabündeln zerstreuten Zellen und die dotterähnlichen Kugeln, — die bis jetzt im Hoden der Insekten von den Autoren entweder gar nicht beschrieben oder nur flüchtig erwähnt waren, — eine besondere Beachtung. Wie ich oben mehrmals gesagt habe, kann die Natur dieser Zellen in den meisten Fällen ohne eine entwicklungsgeschichtliche Untersuchung nicht näher bestimmt werden, so daß darüber nur Mutmaßungen möglich sind. Nur bei *Leptis* stammen die im Inneren des Hodens befindlichen Zellen wohl unzweifelhaft vom Epithel des Hodens her. Diejenigen Zellen, die in ihrem Protoplasma dotterähnliche Kugeln enthalten (*Dolichopus*, Fig. 15) oder stark vacuolarisiert sind (*Volucella*, Fig. 17), sind wahrscheinlich Nährzellen des Hodens; andre, die keine solche Einschlüsse tragen, stellen vielleicht die zweite (funktionslose) Form der Spermatozoen (*Empis*, Fig. 13) dar. Was die frei zwischen den Spermatozoen liegenden dotterähnlichen Kugeln betrifft, so stammen dieselben bei *Tipula* (Fig. 21) deutlich vom Hodenepithel; in andern Fällen ist aber die Herkunft derselben unbekannt. Völlig rätselhaft ist auch die Herkunft und Bedeutung des merkwürdigen Achsenstranges im *Empis*-Hoden.

TICHOMIROW (21) und Verson (27) beschreiben für *Bombyx mori* zahlreiche in die Höhle des Hodenfollikels hineindringende und daselbst zwischen den Samenzellen sich verästelnde Tracheen. Nach TICHOMIROW »treten die Tracheenzweige direkt an die Samencysten heran, so daß häufig einige von Samencysten auf feinen Tracheenzweigen aufgehängt zu sein scheinen«. Da ich solche Bilder auf meinen zahlreichen Präparaten der Lepidopterenhoden niemals zu sehen bekam, so äußerte ich einige Zweifel über die Richtigkeit der Angaben TICHOMIROWS. Da er nämlich seine Objekte in Glycerinseife geschnitten hat, welche Präparate sorgfältig im Wasser gewaschen und erst nachher gefärbt werden müssen, so war es nicht nur möglich, sondern fast unumgänglich, daß Stücke von Tracheen

aus den überaus tracheenreichen Hüllen des Hodens herausfielen und in die Höhle des Hodenfollikels gelangten. Später hat aber VERNON auf Grund eigener Untersuchungen die Beschreibung TICHOMIROWS fast wörtlich wiederholt und TICHOMIROW selbst eine neue Arbeit veröffentlicht, in welcher er seine früheren Angaben nicht nur aufrecht erhält, sondern noch erweitert, indem er Tracheenendzellen innerhalb des Hodens zwischen den Spermatocysten beschreibt und abbildet (22). Er teilt aber auch für diesmal nicht mit, ob er die Objekte in Paraffin oder Celloidin geschnitten und die Schnitte gehörig aufgeklebt hat, ohne welches die Tracheen immer aus den Hüllen herausfallen können (was wahrscheinlich auch VERNON passierte), so daß meine Zweifel zu Recht bestehen bleiben, und dies um so mehr, als ich seitdem auch mehrere Schnittserien von *Bombyx mori*-Hoden angefertigt und nach Tracheen innerhalb der Hodenfollikel wiederum immer vergebens gesucht habe. In den Hoden von Dipteren und andern Insekten habe ich ebenfalls die Tracheen ausschließlich in den Hüllen, niemals aber in der Höhle der Hodenfollikel gesehen. Der einzige Fall, wo ich mich vom Hineinwachsen der Tracheen ins Innere des Hodenfollikels überzeugen konnte, ist derjenige von *Tenebrio molitor*-Larve, bei welcher DEMOKIDOFF (8) die durch die eigentümliche »Linse« in den Hodenfollikel hineinwachsenden Tracheen beschrieben hat. Aber auch hier scheinen die Tracheen nicht nackt in der Höhle des Follikels zu liegen, sondern von einer (bindegewebigen?) Membran umhüllt zu sein.

Hiermit beschließe ich meine Mitteilungen über den Bau des Dipterenhodens und empfehle nochmals dieses Thema den für die Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Insekten sich interessierenden Forschern, die bei der Bearbeitung desselben sicher viel Interessantes finden werden.

---

### Literaturverzeichnis.

1. BEARD, The determination of sex in animal development. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie. Bd. XVI. 1902.
2. BRÜEL, Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Geschlechtsausführwege samt Annexen von *Calliphora erythrocephala*. Zoologische Jahrbücher, Abt. f. Anatomie. Bd. X. 1897.
3. BURMEISTER, Handbuch der Entomologie, 1832. Bd. I. S. 215—236. (Angaben über *Laphria*, *Asilus*, *Musca*, *Dolichopus*.)
4. BÜTSCHLI, Nähere Mittheilungen über die Entwicklung und den Bau der Samenfäden der Insecten. Diese Zeitschrift. Bd. XXI. 1871.

5. CHOLODKOVSKY, Der männliche Geschlechtsapparat der Lepidopteren, eine vergleichend-anatomische Untersuchung. Beilage Nr. 4 zum LII. Bande der Denkschriften (Sapiski) der Kais. Akademie der Wissenschaften zu St. Petersburg (russisch).
6. — Zur Kenntnis der männlichen Geschlechtsorgane der Dipteren. Zoologischer Anzeiger, Nr. 391. 1892.
7. — Zur Frage über den Bau des Insektenhodens. Arbeiten der St. Petersburger Naturforscher-Gesellschaft. Bd. XXX, Lief. 1. 1897.
8. DEMOKIDOFF, Zur Kenntnis des Baues des Insektenhodens. Zoologischer Anzeiger. Bd. XXV. 1892.
9. DUFOUR, Recherches anatomiques et physiologiques sur les Diptères. Mémoires présentés par divers savants à l'Académie des Sciences de Paris. T. XI. 1851.
10. ERLANGER, Spermatogenetische Fragen. Zoologisches Zentralblatt. Bd. III. 1896.
11. GRÜNBERG, Untersuchungen über die Keim- und Nährzellen in den Hoden und Ovarien der Lepidopteren. Diese Zeitschrift. Bd. LXXIV. 1903.
12. HEGETSCHWEILER, Dissertatio inauguralis zootomica de insectorum genitalibus. Turici. 1820.
13. HENNEGUY, Les Insectes. Morphologie, reproduction, embryogénie. Paris. 1904. (Structure du testicule et spermatogénèse — p. 644—671). Zahlreiche Literaturangaben.
14. H. LOEW, Beitrag zur anatomischen Kenntnis der inneren Geschlechtsteile der zweiflügeligen Insekten. GERMARS Zeitschrift f. Entomologie, Bd. III, 1841. (Horae anatomicae, Abt. 1, Entomotomien, Heft 1 und 2. Posen. 1841.
15. LOWNE, The anatomy, and physiology of the blow-fly (*Musca vomitoria*). London 1870 (p. 101—102, Plate IX).
16. — The anatomy, physiology, morphology and development of the blow-fly (*Calliphora erythrocephala*), Vol. II. London 1893—95 (p. 660—662, 687, Plate XLVIII).
17. MEIGEN, Systematische Beschreibung der bekannten europäischen zweiflügeligen Insekten, 1818—1838, Taf. XXXIV, XXXV und XLIII (*Sarcophaga*, *Dexia*, *Musca*, *Psilopus*, *Sybistroma*, *Medeterus*, *Dolichopus*).
18. SPICARD, Beitrag zu der Entwicklung der männlichen Genitalien und ihrer Ausführgänge bei Lepidopteren. Verhandlungen des naturhistorischen Vereins des preussischen Rheinlandes, Jahrg. 43, 1886 (Bonn).
19. SUCKOW, Die Geschlechtsorgane der Insekten. HEUSINGERS Zeitschrift für organische Physik. Bd. II. 1828. (*Tipula*, *Musca*.)
20. SWAMMERDAM, Bibel der Natur. 1752. Taf. XLII (*Stratiomys*), Taf. XLIII (*Piophila*).
21. TICHOMIROW, Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (*Bombyx mori*) im Ei. Nachrichten der Kais. Gesellschaft für Naturgeschichte, Anthropologie und Ethnographie. Moskau. Bd. XXXII, Lief. 4 (russisch).
22. — Zur Anatomie des Hodens des Seidenspinners. Nachrichten des Komitee für Seidenbau. Bd. I, Lief. 5. Moskau. 1895 (russisch).
23. TOYAMA, On the spermatogenesis of the silk-worm. Bull. Coll. Agriculture Univ. Tokyo. Vol. II. 1894.
24. LA VALETTE ST. GEORGE, Spermatologische Beiträge. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 27. 1886.

25. LA VALETTE ST. GEORGE, Zellteilung und Samenbildung bei *Forficula auricularia*. Festschrift für Kölliker. 1887.  
 26. — Zur Samen- und Eibildung beim Seidenspinner. Arch. f. mikr. Anatomie. Bd. 50. 1897.  
 27. Verson, La spermatogenesi nel *Bombyx mori*. R. Stazione bacologica sperimentale. Padova. III. 1889 (p. 20).

### Erklärung der Abbildungen.

Durchgängige Buchstaben-Bedeutung:

<i>ap</i> , Apicalzelle;	<i>n</i> , Kerne in der Apicalzelle;
<i>ax</i> , Achsenstrang;	<i>Nz</i> , Nährzellen des Hodens;
<i>ch</i> , freie Chromosomen und Chromatinkörper in der Apicalzelle;	<i>p</i> , äußere pigmentierte Hülle;
<i>dt</i> , dotterähnliche Kugeln;	<i>sp</i> , Spermatogonien;
<i>ep</i> , Epithel;	<i>spt</i> , Scheidewände (Septa) im Innern des Hodens;
<i>fk</i> , Fettkörperschicht;	<i>spz</i> , Spermatozoen;
<i>me</i> , Hodenkapsel (Membrana externa);	<i>vd</i> , Vas deferens (Samenleiter).
<i>mp</i> , Membrana propria;	<i>z</i> , freie Zellen im Innern des Hodens.

### Tafel XXIII.

Fig. 1. Ein Schnitt durch das blinde Vorderende der Testikelröhre von *Laphria flava*. ZEISS, D, 2.

Fig. 2. Ein Teil desselben Schnittes (Apicalzelle) bei stärkerer Vergrößerung. REICHERT, 7, 4.

Fig. 3. Ein Schnitt durch das kolbenförmige Vorderende der Testikelröhre von *Laphria*. ZEISS, D, 2.

Fig. 4. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Leptis scolopacea*. REICHERT, 4, 4.

Fig. 5. Ein schiefer (das durch Septa durchsetzte Vorderende des Hodens nicht treffender) Schnitt durch den Hoden von *Leptis scolopacea* (FLEMM. Flüss., Safranin). ZEISS, D, 2.

Fig. 6. Aus einem Schnitt durch das apicale Ende des Hodens von *Thereva annulata*. REICHERT, 7, 4.

Fig. 7. Ein schiefer Längsschnitt durch den Hoden von *Thereva annulata*. ZEISS, D, 2.

Fig. 8. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Thereva annulata*. REICHERT, 2, 4.

Fig. 9. Ein Teil desselben Schnittes bei stärkerer Vergrößerung. REICHERT, 6, 4.

Fig. 10. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Empis tessellata*. ZEISS, A, 2.

Fig. 11. Ein Längsschnitt durch das Hinterende vom Hoden von *Empis tessellata*, um das hohe Epithel *ep* zu zeigen. ZEISS, A, 4.

Fig. 12. Ein Querschnitt durch den Hoden von *Empis tessellata*. ZEISS, A, 4.

### Tafel XXIV.

Fig. 13. *A* und *B*. Zwei Stellen aus dem Querschnitte Fig. 12 bei starker Vergrößerung. REICHERT, Hom. Imm. 1/18, 4.

Fig. 14 und 15. Zwei Längsschnitte durch den Hoden von *Dolichopus aeneus*; *q*, Querschnitt der Samenbündel; *z'*, Zellen im Innern eines Knäuels von Spermatozoen und um denselben herum; *ep'*, ein Epithelzellenstreifen, ins Innere des Hodens sich erstreckend. REICHERT, 2, 4.

Fig. 16. Ein Stückchen der Pigmenthülle des Hodens von *Dolichopus aeneus*. REICHERT, Hom. Imm. 1/18, 4.

Fig. 17. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Volucella bombylans*; *pl*, das Zellenpolster im apicalen Ende des Hodens; *zt*, die Zellenhäufchen in diesem Polster; *nv*, eine große Vacuole in einer Nahrungszelle. REICHERT, 4, 4.

Fig. 18. Ein Schnitt durch das apicale Ende des Testikels von *Sarcophaga haemorroïdalis*; *me'*, die innere, schwächer pigmentierte Schicht der Hodenkapsel. REICHERT, 7a, 4.

Fig. 19. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Calliphora erythrocephala*; *me'*, Stellen, wo die Hodenkapsel (infolge der Wirkung der Fixiermittel) in mehrere Schichten sich getrennt hat. REICHERT, 4, 2.

Fig. 20. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Tipula spec.* REICHERT, 2, 4.

Fig. 21. Ein Teil desselben Schnittes bei stärkerer Vergrößerung. REICHERT, Hom. Imm. 1/18, 4.

Fig. 22. Ein Längsschnitt durch den Hoden von *Culex annulatus*; *k'* einer der eigentümlichen runden Körper im Innern des Hodens. ZEISS, D, 2.

Fig. 23. Apicalzelle aus dem Hoden einer Raupe von *Bombyx mori*; *me'*, die Verbindungsstelle der Apicalzelle mit der Hülle des Hodenfollikels; *nap*, der zentrale Kern der Apicalzelle; *k*, die von der Apicalzelle aufgenommenen Kerne der Nachbarzellen; diese Kerne scheinen nach dem zentralen Kern sich zu bewegen, indem sie von demselben herangezogen werden. REICHERT, 8, 4:

Die Vergrößerungsangaben sind so zu verstehen, daß bei der angegebenen Vergrößerung die allgemeinen Umriss der Abbildung gemacht wurden; einige Details sind dann allenfallsig mit Hilfe stärkerer Systeme eingetragen worden.

# Physiologische Untersuchungen an Schmetterlingen.

Von

**Dr. M. Gräfin von Linden**

(Bonn).

---

Mit Tafel XXV.

---

Die Ergebnisse der zahlreichen Experimente, die seit DORFMEISTER (1) und WEISMANN (10) angestellt worden sind, um die Abänderungsfähigkeit der Flügelzeichnung bei Schmetterlingen kennen zu lernen, haben mehr und mehr der Überzeugung Bahn gebrochen, daß das Falterkleid unabhängig von dem Einfluß der Selektion entstanden sei. Es hat sich immer deutlicher gezeigt, daß die Mannigfaltigkeit der Farben und Farbenverteilung, die wir besonders in der Gruppe der Tagfalter bewundern, als der Ausdruck von Stoffwechselvorgängen im Raupen- und Puppenorganismus anzusehen ist, die in allernächster Beziehung zu den Lebensbedingungen stehen, unter denen der Falter seine Entwicklung durchläuft. Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge sind durch alle äußeren Einflüsse veränderlich, die die Lebensprozesse der Raupe und besonders diejenigen der Puppe in nicht kompensierbarer Weise alterieren. Werden z. B. der Raupe Nahrungsstoffe entzogen, aus denen sich ihre, oder des werdenden Falters Epidermispigmente aufbauen, so erscheint uns die Färbung und Zeichnung der Raupe oder des Schmetterlings verändert. So zeigte uns POULTON (9) durch sein gelungenes Experiment an Raupen von *Agrotis pronuba*, daß ein Teil ihrer Körperpigmente sich von den Farbstoffen des Chlorophyllkornes ableitet, denn die Raupen konnten weder grüne noch braune Pigmente bilden, wenn sie während ihrer Entwicklung Chlorophyll- oder Etiolin-freie Nahrung bekamen.

Andererseits kann die Nahrung von Einfluß auf die Färbung der Schmetterlinge werden, wenn ihr Stoffe beigemischt sind, die der normalen Nahrungspflanze fehlen, vorausgesetzt, daß sie von der

Raupe assimiliert werden, und nicht als unnütze oder gar schädliche Belastung des Organismus zur Ausscheidung gelangen. Auf diese Weise führt ein Futterwechsel bei der Raupe zu anders gefärbten und gezeichneten Schmetterlingen, wie in neuerer Zeit besonders die konsequent fortgeführten und auf mehrere Generationen desselben Faltes ausgedehnten Experimente PICTETS bewiesen haben.

Von noch viel sichtbarerem Erfolg begleitet als die Fütterungsversuche, waren von Anfang an die Temperaturexperimente mit Schmetterlingspuppen. Während bei den Fütterungsversuchen die der Raupe mit der Nahrung zugeführten Stoffe vom Organismus leicht wieder eliminiert werden können, so ist es dem Puppenorganismus kaum möglich, sich den abnormen thermischen Reizen zu entziehen, sobald sie eine bestimmte Höhe erreichen. Hier wo der Reiz gleichzeitig die gesamten den Organismus konstituierenden lebenden Zellen trifft, ist eine Reaktion unausbleiblich, deren Spuren, wenn die Puppe den Reiz überlebt, in der Regel in charakteristischen Veränderungen des Flügelkolorits zum Ausdruck kommen.

Diese Temperaturexperimente<sup>1</sup>, deren Ergebnisse zum erstenmal von DORFMEISTER und WEISMANN zum Gegenstand einer Veröffentlichung gemacht worden sind, wurden in den letzten zwanzig Jahren namentlich durch STANDFUSS (8) in systematischer Weise fortgeführt und vervollkommenet. STANDFUSS erzielte namentlich dadurch ganz unerwartete Erfolge, daß er nicht nur wie bisher geschehen mit Warmhaustemperaturen bis 40° C und Keller- bzw. Eisschranktemperaturen zwischen + 4 und 0° operierte, sondern die Versuchstiere auch abnorm hohen Wärmegraden von 40—45° und Kältegraden von — 1 bis — 20° aussetzte. Zum Unterschied von den älteren Wärme- bzw. Kälteexperimenten, bezeichnete er die neuen Versuchsanordnungen als Hitze- und Frostexperimente. Nächst STANDFUSS war es hauptsächlich einer seiner Schüler E. FISCHER (2), dann aber auch noch eine größere Zahl namentlich englischer und deutscher Forscher, die mit gleich gutem Erfolg auf dem Gebiet des Temperaturexperimentes gearbeitet haben; deren Arbeiten sind an der vorher erwähnten Stelle eingehend besprochen worden, so daß ich von einer wiederholten Aufzählung derselben hier Abstand nehmen zu dürfen glaube. Es seien hier nur die hauptsächlichsten Ergebnisse der Temperaturexperimente ganz allgemein zusammengefaßt und die wichtigsten

<sup>1</sup> Bezüglich der Literatur über Temperaturexperimente verweise ich auf meine ausführliche Zusammenstellung in: Zool. Centralbl., IX. Jahrg., S. 581 bis 584, 1902.

aus denselben abgeleiteten Folgerungen kurz mitgeteilt. In erster Linie werden die Resultate zu berücksichtigen sein, die sich aus den eigentlichen Wärme- und Kälteexperimenten mit mäßiger Temperaturerhöhung und Erniedrigung ergeben haben. Es hatte sich gezeigt, daß Schmetterlingspuppen, welche schon in den ersten Stunden des Puppenstadiums in Warmhaus- oder Keller- bzw. Eisschranktemperatur verbracht und längere Zeit unter diesen Bedingungen belassen wurden, Falter ergaben, die im einen Fall südlichen, im andern Fall nördlichen Varietäten des betreffenden Schmetterlings ähnlich waren. Kolorit, Zeichnung der Flügel, Größe des Falters zeigten südliches bzw. nördliches Gepräge. Es gelang z. B., um einen bekannten Fall zu nennen, aus unserm kleinen Fuchs, *Vanessa urticae*, dadurch, daß die Puppen des Falters einen Teil ihrer Entwicklungszeit im Keller oder im Eisschrank verbrachten, die in Lappland heimische Varietät dieses Falters die *Vanessa urticae* var. *polaris* zu erziehen. Umgekehrt lehrte der Versuch, daß die Falter der *Vanessa urticae*, deren Puppen einer konstant hohen Temperatur von 32—38° C ausgesetzt waren, sowohl bezüglich ihres Farbtones als auch in betreff ihrer Zeichnung und Körpergröße mit der auf Korsika und Sardinien einheimischen *V. urticae* var. *ichnusa* identisch waren. Ein Vergleich der durch Wärme gezeitigten Falter mit den in kühler Umgebung herangewachsenen Schmetterlingen läßt uns sofort erkennen, daß sich der Einfluß der Temperatureize in ganz spezifischer Weise geltend macht. Entsprechend der verschiedenartigen physiologischen Wirkung der angewandten Reize, schlagen auch die ihnen ausgesetzten Insektenorganismen einander entgegengesetzte Entwicklungsrichtungen ein. Unter dem Einfluß der den Stoffwechsel steigernden Wärme erlangt die Grundfarbe des Falters ein feurigeres, satteres Kolorit als es bei unsrer heimischen *Vanessa urticae* angetroffen wird, es herrschen in der Grundfarbe der *V. ichnusa* mehr braunrote statt gelbrote Töne vor. Die die Atmung der Puppe herabsetzenden Temperaturerniedrigungen bewirken im Gegensatz zur *V. ichnusa*, bei der Kälteform *V. polaris* ein Vorherrschen gelbroter Töne in der Grundfarbe der Flügel und gleichzeitig die Vermehrung schwarzer Beschuppung. Die dunkeln Bänderflecke am Flügelvorderrand werden bei der var. *polaris* breiter und länger und verbinden sich mit den am Flügelhinterrand befindlichen Zeichnungen zu einem Streifen, der senkrecht zur Flügellängsachse und parallel zur Körperachse des Falters verläuft. Je ausgesprochener der südliche und nördliche Typus zur Entwicklung kommt, desto mehr kontrastieren

natürlich die Falter in Zeichnung und Färbung. Die Experimente ergeben jedoch gewöhnlich neben nur wenigen extrem entwickelten *ichnusa*- und *polaris*-Formen eine große Anzahl von Übergängen zu unsrer normalen *Vanessa urticae*, denn nicht alle Individuen reagieren in genau derselben Weise auf gleiche äußere Reize, die einen sind empfindlicher und dadurch auch abänderungsfähiger wie die andern. Bei diesen labileren Naturen wird das Produkt aus Konstitution und Reiz ein andres sein als bei den stabiler veranlagten Individuen und so gelangen wir bei allen diesen Versuchen zu Reihen von Übergangsformen, die, je nachdem sie mehr oder weniger lückenlos sind, ein vollkommeneres oder weniger vollkommenes Bild ergeben der von der Stammform zur Varietät führenden Einzelverschiebungen in Farbe und Zeichnung.

Die im vorhergehenden für *Vanessa urticae* beschriebenen durch thermische Reize hervorgerufenen Veränderungen gelten auch allgemein für die übrigen Vanessenarten. Fast bei allen ruft Wärme eine Verdunklung, Kälte eine Aufhellung der roten Grundfarbe hervor, während die Entwicklung der schwarzen Zeichnungselemente durch Wärme unterdrückt, durch Kälte begünstigt wird. Nur *Vanessa levana-prorsa* scheint hierin eine Ausnahme zu machen, denn bei ihr tritt die dunklere Form im Hochsommer, die heller gefärbte im Frühjahr auf. Jedenfalls hatte es sich bei den Wärme- und Kälteversuchen, die auch noch mit vielen Vertretern anderer Schmetterlingsgattungen unternommen worden sind, übereinstimmend ergeben, daß Kälte und Wärme die Farbenbildung in spezifischer Weise beeinflusst, da die in höheren Temperaturen erzogenen Falter sich in entgegengesetzter Weise von der Stammform unterschieden, wie die, welche sich bei niedriger Temperatur entwickelt hatten. Man hätte danach erwarten sollen die Unterschiede im Kleid der Wärme- und Kältefalter dadurch noch zu vergrößern, daß man die Puppen noch höheren oder noch tieferen Wärmegraden aussetzte. Der Versuch ergab indessen das Gegenteil. Sobald von den Experimentatoren Temperaturen über 40° und unter 0° zur Anwendung kamen, entstanden anstatt sehr abweichend gestaltete Wärme- und Kältefalter, Schmetterlinge von in hohem Maß aberrativer Zeichnung und Färbung, aber untereinander von gleichartigem Aussehen. Von einer entgegengesetzten Wirkung der hohen und niederen Temperaturgrade war hier nicht mehr die Rede. Dieses unerwartete Ergebnis verursachte großes Aufsehen und E. FISCHER (2) zog daraus den Schluß, daß von einem spezifischen Temperatureinfluß auf die Farbenbildung in der Schmetterlingspuppe,

überhaupt nicht mehr die Rede sein könne. Nach seiner Ansicht war der thermische Reiz nur dadurch wirksam, daß er der Stammesgeschichte des Schmetterlings angehörige, während der Puppenentwicklung sich wiederholende Zeichnungsstadien zur Auslösung brachte. So sollte mäßige Kälte die Zeichnung der Eiszeitform unsres Schmetterlings fixieren, durch das Frostexperiment sollten noch ältere Zeichnungsmuster, die des Miocäns zur Entwicklung gelangen, und ebenso wie Frost, so sollte auch Hitze, d. h. Temperaturen über 40° hemmend auf die Zeichnungsfolge im Puppenflügel einwirken. Denn in einer Entwicklungshemmung der in der Puppe angelegten Zeichnungsmuster suchte FISCHER die Ursache der Aberrationsbildung. Neue Zeichnungsvarietäten ohne atavistische Tendenz sollten nach seiner Anschauung ganz allein durch mäßige Wärme unter 40° C hervorgerufen werden. STANDFUSS konnte sich dieser gewagten Hypothese nicht anschließen, er blieb nach wie vor der Meinung, daß die Wärme- und Kälteformen der Schmetterlinge durch die spezifisch verschiedene Wirkung des die Puppe treffenden Wärme- und Kältereizes gezeitigt würden. Die aus den Hitze- und Frostexperimenten hervorgehenden Aberrationen, die ja auch ab und zu, wenn auch selten in freier Natur angetroffen werden, erklärte er für Färbungsanomalien individueller Natur, für Neubildungen ohne atavistische Bedeutung. Wir werden aus dem Folgenden ersehen, daß diese Anschauung STANDFUSS' durch die Art und Weise, wie sich die Aberrationsbildung vollzieht, wie sich die Zeichnungsmerkmale entwickeln, wesentlich gestützt wird.

Die Untersuchungen, deren Ergebnisse im folgenden mitgeteilt werden, wurden einmal zu dem Zweck begonnen, um einen Einblick in die physiologischen Vorgänge zu gewinnen, die der Varietätenbildung bei Schmetterlingen zugrunde liegen. Außerdem erwartete ich von diesen Experimenten weitere Aufschlüsse über den Chemismus der Flügelfarben, namentlich über die gegenseitigen Beziehungen des roten und schwarzbraunen Vanessenpigmentes. Der rote Vanessenfarbstoff ist, wie es sich aus früheren Untersuchungen ergeben hat, ein physiologisch sehr interessanter Körper. Seinen Reaktionen nach muß er als die Verbindung eines Eiweißkörpers von der Kategorie der Albumosen und eines Farbstoffes betrachtet werden, der dem Harn- und Gallenfarbstoff nahe steht. Der Ort seiner Bildung läßt darauf schließen, daß er ein Abkömmling der Farbstoffe des Chlorophyllkornes ist, dessen Muttersubstanz durch den Darm resorbiert in das Blut gelangt und mit dem Blut im ganzen Körper

des Insekts verbreitet wird. Aus dem Blut wird er meist in grüner oder grüngelber Modifikation in den Raupen- und Puppengewebe abgelagert und kann hier mit dem Grad seiner Oxydation die Farbe wechseln. Er ist meistens an kleine plasmatische Granulationen gebunden, die mit reduzierenden Mitteln behandelt einen blauroten Farbenton annehmen, durch nachfolgende Oxydation aber ebenso in ihre vorhergehende rotgelbe oder braunrote Modifikation zurückverwandelt werden können.

Während es sich nun einesteils darum handelt, den chemischen Nachweis zu erbringen, daß der rote Vanessenfarbstoff ein Abbauprodukt des Chlorophyllkornes darstellt, so ist es auf der andern Seite von Wichtigkeit, festzustellen, ob der rote Vanessenfarbstoff in unmittelbarer Beziehung zum schwarzbraunen Schuppenfarbstoff dieser Faltergruppe steht, ob der schwarzbraune Farbstoff aus dem roten hervorgeht.

Bei allen Experimenten, die bisher gemacht worden sind, um die Variationsrichtungen der Schmetterlingszeichnung kennen zu lernen, handelt es sich entweder um eine Verdrängung des roten Schuppenpigmentes durch schwarzbraunes, oder umgekehrt um ein Überhandnehmen der roten Grundfarbe auf Kosten der schwarzen. Dieses Verhalten ließe fast einen derartigen Zusammenhang beider Pigmente vermuten, kann aber nicht als ein Beweis dafür angesehen werden. Auch einzelne Beobachtungen an mikroskopischen Präparaten, die ich gelegentlich meiner Farbstoffuntersuchungen gemacht habe, legten mir den Gedanken nahe, daß das rote Vanessenpigment im Darm der Puppe unter Umständen in braunschwarzen Farbstoff übergeführt wird; da ich aber nur das nebeneinander Vorkommen, nie die Umwandlung selbst beobachtet hatte, so blieb die Deutung des Gesehenen auch in diesem Fall fraglich. Diese Vermutung wurde allerdings in unerwarteter Weise gestützt, als es mir gelang, durch Einleiten peptischer Verdauung eine rote Farbstofflösung in eine dunkelbraune, an der Luft sich schwärzlich verfärbende Masse zu verwandeln und auf gleiche Weise denselben Farbenwechsel in den roten Schuppen der Grundfarbe eines *Vanessa urticae*-Flügels hervorzurufen. Diese schwarzbraunen Pigmente zeichnen sich je älter sie sind um so mehr durch Unlöslichkeit aus und gleichen auch dadurch den auf natürlichem Wege entstandenen dunkeln Vanessenpigmenten. Ehe aber der chemische Nachweis erbracht ist, daß tatsächlich die melanotischen Pigmente der Vanessen mit diesem auf künstliche Weise aus dem roten Farbstoff gewonnenen schwarzbraunen Pigment identisch sind, kann

natürlich nicht mit Bestimmtheit behauptet werden, auch bei dem lebenden Falter entstände der schwarzbraune Schuppenfarbstoff durch eine Zersetzung des roten, aber immerhin gewinnt diese Vermutung durch das Verdauungsexperiment an Wahrscheinlichkeit. Würde sie sich bestätigen, so müßte daraus gefolgert werden, daß auch normalerweise am Schluß der Puppenruhe, wenn die melanotischen Pigmente auftreten, roter Farbstoff zerstört wird und ein schwarzbraun gefärbtes Oxydationsprodukt hinterläßt. Es wäre das ein vollkommen analoger Vorgang, wie er bei der Bildung dunkler Pigmente aus dem Saft bestimmter Pflanzen beobachtet wird, wie er auch von v. FÜRTH und SCHNEIDER (3a) als Ursache der Dunkelfärbung des Blutes bei Schmetterlingen erkannt worden ist. In beiden Fällen wird die Verfärbung der Körpersäfte durch die Wirkung eines eigenartigen oxydativen Fermentes einer »Tyrosinase« auf ein Chromogen, einer aromatischen Substanz, hervorgerufen. Nun ist es bei den Pflanzen, deren Säfte sich an der Luft in dunkelgefärbte Produkte verwandeln, höchst eigentümlich, daß zu gewissen Zeiten, bei der ganz jungen Pflanze und während der Fruchtreife, keine melanotischen Pigmente erzeugt werden, und es gelang nachzuweisen, daß zu jener Zeit wohl das oxydative Ferment zugegen ist, daß aber dann das die dunkel gefärbten Oxydationsprodukte bildende Tyrosin, die chromogene aromatische Substanz fehlt. Auch beim Schmetterling in der Puppe werden erst am Schluß der Puppenruhe dunkle Schuppen gebildet und es scheint mir von sehr wesentlicher Bedeutung für das Verständnis des Ausfärbungsprozesses und für die gegenseitige Beziehung der Pigmente zu untersuchen, ob auch in dieser Richtung zwischen Tier und Pflanze Analogien bestehen. Um hierüber ins klare zu kommen und gleichzeitig den gewünschten Aufschluß über die physiologischen Prozesse bei der Varietätenbildung zu erhalten, wurden die Experimente in der verschiedensten Weise angeordnet und die Fragestellung möglichst variiert.

Zu allererst suchte ich festzustellen, welche Einflüsse die Pigmente der Puppe bzw. des werdenden Falters direkt verändern, und welche derselben einen indirekten Einfluß ausüben, indem sie den Stoffwechsel der Raupe, der Puppe oder des Falters in der einen oder andern Weise verändern. Ich studierte die Wirkung der thermischen Reize, des Feuchtigkeitsgehaltes der Luft, künstlich in den Raupen- und Puppenorganismus eingeführter aromatischer Substanzen, den Einfluß der Atemluft, namentlich des Sauerstoffmangels und schließlich die Wirkung von Radiumstrahlen auf die Entwicklung der Puppe

und auf die Gestaltung des Falters. Die Versuche wurden im Monat Mai des vergangenen Jahres begonnen und bis in den August fortgeführt.

Als Versuchsobjekte dienten mir die Raupen und Puppen der gewöhnlich in drei Generationen vorkommenden *Vanessa urticae* und die Raupen und Puppen der zwei ersten Generationen der *V. io*.

Durch die Liberalität der Kgl. Preußischen Akademie der Wissenschaften zu Berlin war ich in der Lage mir das zu diesen Untersuchungen notwendige Versuchsmaterial und die für die Experimente unentbehrlichen Apparate zu beschaffen und ich möchte nicht verfehlen der hohen Akademie an dieser Stelle meinen ganz ergebenden Dank für die meinen Arbeiten gewährte Unterstützung auszusprechen.

## Experimente.

### 1. Die Wirkung thermischer Reize.

Temperaturen unter 40°.

Am 5. Juni 1904 wurde eine Anzahl Raupen von *Vanessa urticae* auf den Thermostaten in eine Temperatur von 32—35° C. verbracht. Die Raupen krochen schon nach kurzem Aufenthalt lebhaft in dem Behälter umher und fraßen eifrig. Am folgenden Tag hatten sich die normalerweise gelb oder grünlich gefärbten Stellen an den Seiten des Raupenkörpers deutlich rot pigmentiert. Am 6. Juni verpuppte sich die erste Raupe, die andern folgten in den nächsten vier Tagen. Diese in hoher Temperatur gebildeten Puppen unterschieden sich in doppelter Hinsicht von den normalen *urticae*-Puppen, einmal durch ihre meist viel geringere Größe, dann aber auch in sehr auffallender Weise durch gänzlichen Mangel dunkler Pigmentierung (Taf. XXV, Fig. 5). Die Puppenhüllen schillerten in den schönsten Perlmutterfarben und entbehrten der schwarzen Zeichnung vollkommen, wenn die Raupen mehrere Tage der höheren Temperatur ausgesetzt gewesen waren. Am 12. Juni schlüpfte der erste Schmetterling, der letzte am 15. Juni. Die Puppenruhe war also eine sehr kurze gewesen, ihre Dauer berechnet sich im Durchschnitt auf 5—6 Tage, während gleichalterige unter normalen Bedingungen gehaltene Puppen in diesen Tagen zu ihrer Entwicklung 12—13 Tage nötig hatten.

Die ausgekommenen Falter entsprachen, wie zu erwarten, in mehr oder weniger ausgesprochener Weise der *Vanessa urticae* var. *ichnusa*, und die Merkmale der südlichen Verwandten waren um so charakteristischer entfaltet, je länger die Raupen unter erhöhter Tem-

peratur gelebt hatten (Taf. XXV, Fig. 4). Die Grundfarbe aller Falter war ein feuriges sattes Gelbrotbraun. Bei einigen Exemplaren hatten sich auch die am Vorderrand des Flügels gelegenen, die schwarzen Bänderflecke trennenden gelben Flecken nahezu ganz rot gefärbt. Von den elf erhaltenen Faltern hatten zwei die dunkeln Seitenrandzelleflecke vollkommen verloren, bei drei Exemplaren war noch eine Andeutung davon zu beobachten und bei allen übrigen waren die Flecke sehr erheblich reduziert im Vergleich zu den normal aufgewachsenen Kontrollschmetterlingen. Auch die schwarzen Flecke am Flügelvorderrand waren schmaler wie gewöhnlich, die blauen Flecke meist nur im Hinterflügel deutlich entwickelt.

Die Spannweite des kleinsten Falters betrug 36 mm, die des größten 46 mm. Bei den gleichzeitig geschlüpften Kontrollfaltern war die Spannweite des kleinsten Falters 44 mm. Wir sehen aus diesem Versuch, daß Wärme unter  $40^{\circ}$  entschieden anregend auf die Lebensäußerungen der Schmetterlingsraupe einwirkt. Die Raupe bewegt sich lebhafter, gleichzeitig wird aber hierdurch die Ernährungszeit abgekürzt, das Wachstum der Raupe dadurch beeinträchtigt und die Entstehung kleiner unpigmentierter lebhaft schillernder Puppen bedingt. Auch auf die Entwicklung der Puppen wirkt Wärme beschleunigend. Die Puppenruhe wird schon bei  $32\text{--}35^{\circ}$  Umgebungstemperatur um die Hälfte der Zeit verkürzt. Die Falter, die im vorliegenden Fall schon nach 5—6 Tagen entwickelt waren, blieben, wie zu erwarten, in ihrer Größe hinter den normalen Stücken zurück und zeichneten sich durch eine Vermehrung der roten Schuppen der Grundfarbe gegenüber dem Gelb und Schwarz der Zeichnung aus.

Ich habe noch selten etwas so Auffallendes beobachtet, wie die Färbungsverschiedenheiten der in der Wärme und in Zimmertemperatur gebildeten Puppenhüllen. Die einen in den prächtigsten Perlmutterfarben glänzend, nahezu frei von schwarzem Pigment, nach dem Auskriechen des Falters ein zartes, durchsichtiges Häutchen bildend, die andern in Zimmertemperatur entstandenen, wenig glänzend, je nach der herrschenden Temperatur heller oder dunkler pigmentiert und von derberer Beschaffenheit (Taf. XXV, Fig. 2). Die dunkelsten Puppenhüllen erhielt ich während der kalten Herbsttage. Die Beleuchtungsverhältnisse waren für die im Zimmer und auf dem Thermostaten entstandenen Puppenhüllen dieselben gewesen, sowohl die einen, wie auch die andern befanden sich in der Nähe eines nach S.-W. gehenden Fensters und waren an sonnigen Tagen den ganzen Nachmittag über durch einen Vorhang vor der direkten Einwirkung

der Sonnenstrahlen geschützt. Es ist danach anzunehmen, daß die in der Natur vorkommenden perlmutterglänzenden Puppenhüllen nicht auf Rechnung der Beleuchtung, wie es vielfach behauptet wird, sondern auf Rechnung der Wärmestrahlung zu setzen sind.

Die Tatsache, daß erhöhte Temperatur das Entstehen dunkler Pigmente sowohl in der Puppenhülle wie auch in der Färbung des Falters verhindert, ist um so interessanter, weil auch die Melanose des Blutes bei Insektenlarven durch Temperaturerhöhung nicht befördert, sondern im Gegenteil verhindert wird (vgl. v. FÜRTH, S. 93). Das Verhalten der Schmetterlingspuppen bei Temperaturen über 40° C. spricht allerdings wieder gegen die Annahme eines der melanotischen Verfärbung ähnlichen Prozesses, denn während die noch höheren Temperaturen wie 40° C. die Melanose im Blut vollkommen inhibieren, indem sie die Tyrosinase zerstören, bewirken im Gegenteil bei der Schmetterlingspuppe Hitzegrade, wie wir bereits erwähnt haben, eine Zunahme dunkler Zeichnung.

#### Temperaturen über 40°.

Diese zweite Versuchsserie wurde hauptsächlich deshalb angestellt, um zu beobachten, wie sich Raupen und Puppen in ihren Lebensäußerungen diesen hohen Wärmegraden gegenüber verhalten, dann war es mir auch daran gelegen zu verfolgen, in welcher Weise die Flügelzeichnung während ihrer Entwicklung in der Puppe von den Hitzegraden beinflußt wird, denn es war ja zu entscheiden, ob die Hitzeaberrationen, wie FISCHER es meint, durch Hemmung der Zeichnungsentwicklung oder durch Verfärbung, d. h. durch direkte Umwandlung der Flügelpigmente bzw. deren im Blut enthaltener Muttersubstanzen, entstehen.

Versuch: Am 5. Juni 1904 wurden 32 Puppen vom 4. Juni und 21 Puppen vom 29. Mai nebst einigen Raupen, die am Verpuppen waren, in den Thermostaten bei 40—43° C. gebracht. Schon nach 5—8 Minuten fingen die jungen Puppen an sich sehr energisch zu bewegen. Die Bewegungen, die in einem schnellen Hin- und Herschlagen des Hinterleibes bestanden, dauerten etwa  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{3}{4}$  Stunden; dann wurden die Puppen ruhig und fingen an sich rot zu färben. Am folgenden Morgen waren die jungen Puppen vollkommen eingetrocknet, die Feuchtigkeit im Thermostaten betrug 22°, außerhalb desselben 54°. Die älteren, schon erhärteten Puppen waren noch lebendig und beweglich. Auch die Raupen waren, als sie in die hohe Temperatur gebracht wurden, sehr lebhaft und auf-

geregt, was sich in raschem Herunkriechen und hastigem Umhertasten an den Blättern zu erkennen gab. Auch die Epidermis der Raupen hatte eine ausgesprochen rote Färbung angenommen. Am folgenden Morgen saßen die meisten Raupen ziemlich still auf den ganz verwelkten Blättern, eine derselben hatte sich in eine Puppe verwandelt. Sobald die Raupen mit frischem Futter versehen und statt in den Thermostaten auf denselben verbracht worden waren, erholten sie sich sehr schnell wieder von den Folgen der Hitze und Trockenheit. Es ergab sich also, daß sowohl die Raupen, wie auch die Schmetterlingspuppen durch die starke und plötzliche Temperaturerhöhung in ein heftiges Erregungsstadium versetzt wurden, das bei den Raupen in hastigem Hin- und Herlaufen, bei den Puppen in schnellem Hin- und Herschlagen des Hinterleibes zum Ausdruck kam. Eintritt von Lethargie, Lähmung oder Starre habe ich, namentlich wenn in dem Thermostaten für genügende Feuchtigkeit gesorgt war, nie beobachtet. Wurden die Puppen nach der Exposition herausgenommen, so bewegten sie sich auf Reiz meist sehr lebhaft, vorausgesetzt, daß sie beim Einlegen in den Thermostaten bereits erhärtet, also nicht mehr zu jung waren. Weiche Puppen gehen in höherer Temperatur, wie wir sahen, sehr leicht durch Austrocknen zugrunde.

Es war mir auch interessant, den Verlauf der Verpuppung bei höherer Temperatur zu beobachten. Der ganze Vorgang wird durch hohe Wärmegrade bedeutend abgekürzt. Bei einer Raupe, die kurz vor ihrer Verwandlung in den Thermostaten eingelegt worden war, dauerte die Metamorphose kaum eine Minute. Der ganze Hinterleib der jungen Puppe war schön karminrot gefärbt.

Ein weiterer Versuch wurde in derselben Zeit mit 8 Tage alten Puppen von *V. urticae* angestellt und zwar diesmal bei einer Temperatur von 45° C. Die Flügel der Puppen waren beim Einlegen in den Thermostaten, wie sich an Stichproben ergeben hatte, mit Schuppen versehen, die aber noch gleichmäßig weißlich gefärbt erschienen. Schon nach Verlauf einer Stunde befanden sich die Flügel in dem von VAN BEMMELEN sogenannten »roten Stadium«, d. h. die Schuppenzellen und Stützepithelien der Schuppenzellen waren alle mit karminrotem Farbstoff erfüllt. Viele Schmetterlingspuppen, darunter auch *Vanessa urticae* durchlaufen dieses rote Stadium auch während ihrer normalen Entwicklung unter gewöhnlichen Verhältnissen. Am Nachmittag, etwa 4 Stunden nach Beginn des Experimentes, beobachtete ich bei zwei der eingelegten Puppen das erste Auftreten dunkeln Pigmentes und zwar befanden sich die schwarzen Schuppen in beiden

Fällen auf dem Vorderrand der Vorderflügel. Es ist dies bemerkenswert, da normalerweise die ersten dunkeln Schuppen in den Seitenrandzellecken aufzutreten pflegen, während sich der Flügelvorderrand stets zuletzt ausfärbt. Am folgenden Morgen waren die roten Pigmente aus den Flügeln verschwunden, die Grundfarbe hatte einen gelben Ton angenommen und die schwarze Zeichnung hatte sich noch weiter ausgebreitet und zwar in der für die Hitze- und Frostaberrationen charakteristischen Weise. Die dunkeln Flecke am Flügelvorderrand waren ganz oder teilweise zu einem schwarzen, dem Vorderrand parallel laufenden Bande vereinigt, die Adern waren z. T. dunkel bestäubt und es fehlten bei der Mehrzahl der Puppen die dunkeln Seitenrandflecke, deren Abwesenheit ja bekanntlich sowohl für *Vanessa ichnusa* wie für *Aberratio ichnusoides* charakteristisch ist. Mit andern Worten: Die hohe Temperatur hatte keineswegs ein früher auftretendes Zeichnungsstadium auf dem Puppenflügel fixiert, sondern im Gegenteil die Entwicklung der Zeichnung außerordentlich beschleunigt, indem ältere Zeichnungsstadien übersprungen wurden und die neueren zu einer weiteren Ausbreitung gelangten, als es normalerweise der Fall ist. Leider gingen mir die Puppen nach einigen Tagen ein, sie waren vertrocknet. Die unter normalen Bedingungen belassenen Kontrollpuppen zeigten erst zwei Tage später (am 8. Juni) die ersten Farben.

Ich wiederholte denselben Versuch, suchte aber diesmal das Vertrocknen der Puppen dadurch zu verhindern, daß ich mit Wasser gefüllte Schalen in den Thermostaten einstellte und die Puppen selbst auf nasse Watte legte. Auf den Vorgang der Ausfärbung der Puppen hatte der erhöhte Feuchtigkeitsgrad der Atmosphäre keinen Einfluß; sämtliche nicht infizierten Puppen entwickelten sehr bald roten Farbstoff in ihren Epidermiszellen und auch der schwarze Farbstoff kam in derselben Weise zur Ausbildung wie vorher.

Es ist bei diesen Experimenten auffallend, daß die schwarze Zeichnung des Puppenflügels früher auftritt wie die rotgelbe Grundfarbe, ganz im Gegensatz zum Verhalten bei normaler Entwicklung, daß hier überhaupt rotgelbe Grundfarbe gar nicht zur Ausbildung kam. Diese Umkehrung der Farbenfolge bei der Ausfärbung des Schmetterlingsflügels würde, da es mir nicht gelungen ist die im Thermostaten verfärbten Puppen zum Ausschlüpfen zu bringen, von untergeordneter Bedeutung für die Beurteilung der Aberrationsbildung sein, wenn nicht STANDFUSS dieselbe Erscheinung, dieselbe umgekehrte Farbenfolge bei der Entstehung lebensfähiger Aberrationen

beobachtet hätte. Aus diesem merkwürdigen, aber charakteristischen Verhalten schloß er, daß die Aberrationen als Färbungsanomalien individueller Natur zu betrachten seien und wir sehen, daß seine Folgerung berechtigt ist, daß die *ichnusoides*-Zeichnung auch dann zur Ausbildung gelangt, wenn hohe Temperatur den eigenartigen Verfärbungsprozeß im Puppenflügel selbst einleitet. Der ganze Vorgang der Verfärbung trägt hier, wo wir ihn von Anfang an beobachten können, ein entschieden fortschrittliches Gepräge, denn Färbungsstufen, die der normale Falter innerhalb von Tagen durchläuft, folgen sich hier innerhalb von Stunden. Wir beobachten hier eine abgekürzte Entwicklung, keine Entwicklungshemmung der Zeichnung.

Ich habe schon im vorhergehenden erwähnt, daß sich eine der in 45° C. verbrachten Raupen im Thermostaten verpuppt hatte, diese Puppe verblieb noch etwa 2 Stunden in der hohen Temperatur, wurde aber darauf hin mit noch zwei andern frischen Puppen in Zimmer-temperatur gebracht. Die Schmetterlinge, die sich aus diesen Puppen entwickelten, weichen alle etwas von der normalen *V. urticae* ab. Besonders auffallend sind bei ihnen die stark vergrößerten blauen Seitenrandflecke im Vorder- und Hinterflügel, ganz ähnlich, wie es bei Kältevarietäten angetroffen wird. Daß indessen von einem Übergang zu *polaris* hier nicht die Rede sein kann, beweist das Verhalten der Zeichnung am Flügelvorderrand, wo überall eine ausgesprochene Verdunklung zu bemerken ist, bei gleichzeitiger Aufhellung der Flügelspitze. Bei einem der drei Schmetterlinge ist der Übergang zur *ichnusoides*-Zeichnung deutlich ausgeprägt. Die Vergrößerung der blauen Flecke ist somit kein ausschließliches Kriterium der Kälteformen, sondern stellt sich auch bei den Übergängen zu *ichnusoides* ein, wie aus dem Folgenden noch deutlicher hervorgehen wird. Bei den beiden andern weniger dunkel gefärbten Faltern fiel eine ziemlich erhebliche Reduktion der roten Grundschuppen im Mittelfeld der Vorderflügel auf. Ich dachte mir, daß diese Veränderung der Beschuppung vielleicht dem Einfluß der Trockenheit zuzuschreiben sei, denn der Feuchtigkeitsgrad im Thermostaten war mehr wie um die Hälfte niedriger wie im Zimmer.

## 2. Einfluß trockener Atmosphäre.

Um den Einfluß trockener Atmosphäre allein ohne Temperatursteigerung auf die Entwicklung der Schmetterlingspuppen kennen zu lernen, verbrachte ich die für das Experiment bestimmten Puppen in einen Behälter, in dem sich eine größere Schale mit engl. Schwefel-

säure befand, und die durch einen eingeschliffenen Stöpsel luftdicht verschlossen werden konnte. Der Deckel des Gefäßes, in das die an Papier festgesponnenen Raupen und Puppen an seidenen Fäden aufgehängt waren, wurde von Zeit zu Zeit gelüftet um frische Luft in den Puppenbehälter eindringen zu lassen, der einen Rauminhalt von 145 ccm hatte.

In erster Linie wollte ich sehen, ob die Verpuppung der Raupen in trockener Atmosphäre in normaler Weise stattfindet. Von den am Nachmittag des 30. Mai über Schwefelsäure gebrachten Raupen, die, wie erwähnt, kurz vor der Verpuppung standen, waren am folgenden Tag gegen 9 Uhr vorm. drei Exemplare verpuppt, eine weitere Puppe kam in der Zeit von  $\frac{1}{2}9$ — $\frac{1}{2}11$  Uhr zustande, die letzte Raupe verwandelte sich noch später. Die Puppen hatten vollkommen normales Aussehen, die Braunfärbung der Puppenhülle trat verhältnismäßig rasch ein, die um  $\frac{1}{2}11$  Uhr gebildete Puppe war bereits nach weiteren 2 Stunden dunkel pigmentiert. Ich stellte mir ferner die Frage, ob wohl die Dauer der Puppenruhe durch Trockenheit in irgend einer Weise beeinflußt werden könne und hatte, um darüber ins klare zu kommen, eine zweite Serie gleichaltriger Puppen zur Kontrolle unter normalen Bedingungen gelassen. Es ergab sich, daß durch die veränderten Feuchtigkeitsbedingungen weder eine Entwicklungsverzögerung noch eine Entwicklungsbeschleunigung zu konstatieren war. Die über Schwefelsäure gehaltenen Schmetterlinge schlüpfen gleichzeitig wie die unter normalen Bedingungen belassenen Tiere, von beiden Serien erhielt ich die ersten Falter am 9. Juni. Die aus diesem Versuch hervorgegangenen Schmetterlinge zeigten in bezug auf Färbung, Zeichnung und Beschaffenheit der Schuppen keinen wesentlichen Unterschied im Vergleich zu den normalen Tieren.

### 3. Wirkung der Raupe und Puppe zugeführter aromatischer Substanzen.

Ich hatte früher schon beobachtet, daß die Lösungen des roten Vanessenfarbstoffs in eine dunkelbraun gefärbte Flüssigkeit verwandelt wurden, wenn ihnen Hydrochinon zugesetzt worden war. Ein ähnlicher Farbenwechsel trat nicht ein, wenn statt des Hydrochinons Tyrosin verwendet wurde. Ich schloß daraus, daß in der sauren Lösung des Vanessenpigmentes ein Körper anwesend sei, der die Oxydation phenolartiger Substanzen zu vollziehen imstande ist, eine Oxydase, wie sie bereits im Insektenblut gefunden wurde. Im beschriebenen Fall spielte das Hydrochinon die Rolle des Chromogens und es erschien mir nicht ausgeschlossen, daß wenn der Chromogen-

gehalt des Insektenkörpers künstlich erhöht würde, eine Veränderung der Flügelfärbung des Schmetterlings oder der Epidermispigmente der Raupe hervorgerufen werden könnte. Zu diesem Zweck wurde eine Anzahl Raupen mit Brennesselblättern gefüttert, die zuerst mit Hydrochinonkristallen bestreut worden waren. Die Raupen nahmen die Nahrung an und ertrugen sie auch gut, vorausgesetzt, daß der Hydrochinongehalt kein zu großer war. Ich hatte den Versuch am 26. Mai mit 20 fast erwachsenen Raupen von *Vanessa urticae* begonnen. Schon nach wenigen Tagen war zwischen den mit *Hydrochinon* gefütterten und den normal gehaltenen Tieren ein ausgesprochener Unterschied in der Färbung der äußeren Haut zu bemerken. Ganz ähnlich wie die in höherer Temperatur auf dem Thermostaten gehaltenen *Vanessa urticae*-Raupen enthielt die Zeichnung der mit Hydrochinon gefütterten Tiere viel roten Farbstoff und zwar trat dieses Pigment überall da auf, oder war wenigstens an denjenigen Stellen sichtbar, wo die Raupe normalerweise grünlich und gelblich gefärbt ist, so besonders zwischen den Körperringen und an den Abdominalfüßchen. Bei einer zweiten Serie in gleicher Weise behandelter Raupen fingen dieselben schon am folgenden Tag an sich rot zu färben.

Die Verwandlung in die Puppe geschah bei den mit Hydrochinon gefütterten Tieren später als bei den gleichaltrigen normal gehaltenen Raupen; diese hatten sich alle längst verpuppt als die erste Puppe der zum Experiment verwendeten Raupen erschien. Die Färbung der Hydrochinonpuppen war gelblich rosa, die der Kontrolltiere braungrau. Die ersteren nahmen nach dem Trocknen einen ziemlich ausgesprochenen Metallglanz an, ähnlich wie wir es bei den Puppen der in höherer Temperatur herangewachsenen Raupen beobachtet haben. Die Puppen, deren Raupen am längsten mit Hydrochinon gefüttert worden waren, zeigten den Metallglanz am ausgesprochensten. Die Falter, die aus diesen Puppen auskamen, waren in Färbung und Zeichnung vollkommen normal.

Da die Hydrochinonfütterung der Raupen ohne Einfluß auf die Färbung des Schmetterlings geblieben war, wohl aber diejenige der Raupe und Puppe beeinflußt hatte, versuchte ich es, die aromatische Substanz der Puppe direkt einzuverleiben und hoffte auf diese Weise Veränderungen im Falterkleid zu erzielen. Von einer 1%igen Hydrochinonlösung wurden wenige Tropfen durch Einstich mittels einer feinen Glaskapillare zwischen den Hinterleibsringen in den Puppenkörper eingeführt. Die Puppen waren drei Tage alt. Sie bewegten sich nach der Injektion noch mehrere Stunden lang sehr lebhaft.

Ich wiederholte den Versuch auch noch mit älteren Puppen und machte bei dieser Gelegenheit die Beobachtung, daß das Blut der Puppen von *Vanessa urticae* am Anfang der Puppenruhe, wenn es an der Luft steht, weniger melanotisches Pigment bildet wie später. Ein Tropfen Blut einer jungen Puppe von *Vanessa urticae* ist beim Ausfließen grün und bildet, wenn es auf einem Objektträger aufgefangen mit der Luft in Berührung tritt, nach Verlauf von 3 Stunden einen grüngelben Fleck mit schwärzlichem Hof. Diese schwärzliche Verfärbung des Blutes wird immer ausgesprochener, je älter die Puppe war, der das Blut entnommen wurde, und tritt auch zeitlich früher ein, mit andern Worten: die Bildung melanotischer Pigmente nimmt mit dem Alter der Puppe zu. Auch bei Pflanzen ist es, wie schon erwähnt, beobachtet worden, daß nicht zu allen Zeiten ihres Wachstums die melanotische Verfärbung der Säfte in gleicher Weise vor sich geht. So beobachtete GONNERMANN (4), daß hier auch junge Pflanzensäfte an der Luft viel weniger nachdunkeln, wie ältere und es stellte sich heraus, daß bei den jungen Pflänzchen wohl das die Oxydation bedingende Enzym, nicht aber das Chromogen, die die Farbe bildende aromatische Substanz, vorhanden war. Das Tyrosin, das hier die chromogene Substanz darstellt, trat erst später auf und dann ging auch die Verfärbung der Säfte an der Luft vor sich. GONNERMANN schloß hieraus, daß stickstoffhaltige Verbindungen (Albuminate) durch die vorhandenen Enzyme im Pflanzenkörper zunächst in Tyrosin umgewandelt werden und daß dieses dann weiterhin durch die vorhandenen Enzyme im Pflanzenkörper so verändert wird, daß es nur des Sauerstoffs der Luft bedarf, um die Dunkelverfärbung der Säfte entstehen zu lassen.

Bei der Schmetterlingspuppe liegen offenbar ganz analoge Verhältnisse vor. Auch hier sind in dem Blut der jungen Puppe die Enzyme bereits vorhanden, aber die chromogene Substanz tritt erst später auf. Fügen wir nämlich zu einem Tropfen des grünen Blutes einer jungen Puppe eine Spur der Hydrochinonlösung hinzu, so nimmt das Blut fast augenblicklich eine rotgelbe Färbung an, die sich nach wenigen Stunden in dunkelbraunrot und später in schwarzbraun verändert. Allein nicht nur außerhalb des Organismus wird das Puppenblut durch Hydrochinon in dieser Weise beeinflusst, auch in den Körper der Puppe eingeführt behält die chromogene Substanz ihre Wirkung. Wird nämlich einige Zeit nach der Injektion der Schmetterlingspuppe Blut entnommen, so verfärbt sich der Tropfen sofort, wie es sonst nur bei älteren Puppen beobachtet wird. Im

Körper der Puppe selbst findet nach Hydrochinonaufnahme bereits nach 24 Stunden eine Vermehrung der roten Epidermis und Darm-pigmentes statt. Das Blut solcher Puppen ist mit roten Farbstoffzellen beladen, Darm und Epidermis sind ebenso intensiv gefärbt, wie vorher bei den mit Hydrochinon gefütterten Raupen, aber auf die Färbung des Falters blieb die Hydrochinonbehandlung von fraglicher Bedeutung, weil sie keinen einzigen gesunden Falter ergeben hat. Verschiedene Puppen, die an den Folgen des Experimentes eingegangen waren, enthielten Schmetterlinge, deren Flügel schwarzbraun gefärbt waren und in deren Körper sich Ablagerungen schwarzbraunen Pigmentes in allen Geweben vorfanden. Bei jünger injizierten Puppen waren die Flügel meist stellenweise braunschwarz gefärbt; bei Puppen, die schon in vorgerückten Entwicklungsstadien zum Experiment verwendet wurden, traten keinerlei Veränderungen in der Flügelzeichnung auf.

Wenn es nach diesen Versuchen auch fraglich erscheint, ob das Hydrochinon im Organismus der Raupe oder Puppe derart verarbeitet wird, daß es die Flügel färbung des Falters wesentlich beeinflusst, so hat es sich doch sowohl bei der Raupe, wie bei der Puppe übereinstimmend ergeben, daß die Bildung roter Pigmente im Insektenorganismus durch Einführung des genannten aromatischen Körpers wesentlich gefördert wird.

#### 4. Wirkung radioaktiver Strahlen.

Nach den bisherigen Erfahrungen über den Einfluß der Radiumstrahlen auf die Gestaltung in ihrer Entwicklung begriffener Organismen war zu erwarten, daß, wenn Schmetterlingspuppen am Anfang ihrer Entwicklung mit einem radioaktiven Körper in Berührung kämen, dieselben Störungen in ihrem Wachstum erfahren würden, die den Charakter von Entwicklungshemmungen tragen. Es schien mir nicht ausgeschlossen, daß der hemmende Einfluß sich besonders deutlich in einer Umgestaltung der Falterzeichnung äußern und auf diese Weise zum Kriterium der von FISCHER vertretenen Hemmungstheorie werden könnte. Herr DR. KOERNIKE hatte die große Liebenswürdigkeit mir 5 mg eines als sehr aktiv erprobten Radiumpräparates »Radiumbromid« so lange zur Verfügung zu stellen, daß ich eine zusammenhängende Versuchsreihe mit Puppen jeden Alters anstellen konnte. Das Radiumsalz befand sich in einem zylindrischen Glasröhrchen und die Puppen wurden in der Weise um die Röhre gruppiert, daß sie dieselbe vollkommen ein-

hüllten. Die Lage der Puppen zu dem Röhrechen wurde genau notiert, um später feststellen zu können, ob die Spuren der Radiumstrahlenwirkung auf die berührten Körperstellen beschränkt seien oder nicht. Wie schon erwähnt, wurden Tiere jeden Alters zu dem Versuch verwendet, Raupen, die unmittelbar vor der Verpuppung standen bis zu den Puppen, die unmittelbar vor dem Ausschlüpfen waren. Die verschiedenen Serien wurden zum Teil während 3 Stunden, zum Teil während 12 Stunden exponiert. Die Puppen reagierten meist sehr lebhaft durch rasches Bewegen des Hinterleibes, sobald sie mit dem Röhrechen in Berührung kamen, eine Reaktion, die aber ebensogut wie in der Radiumwirkung ihre Ursache in der Lageveränderung der Tiere haben konnte. Die entwicklungshemmende Wirkung, die ich von dem Einfluß der Radiumstrahlen erwartet hatte, blieb in sämtlichen Versuchen aus. Die Puppenruhe der verwendeten Insekten war eine vollkommen normale; die Falter, die sich aus den Versuchen ergaben, verließen gleichzeitig die Puppenhülle mit den Schmetterlingen, die ich zur Kontrolle unter normalen Bedingungen hatte aufwachsen lassen. Auch die Verwandlung der Raupe zur Puppe wurde durch die Radiumwirkung nicht behindert. Die unter den geschilderten Verhältnissen erhaltenen Schmetterlinge zeigten in ihrer Zeichnung keine Abweichungen; die einzige Veränderung, die bei einzelnen Stücken zu beobachten war, betraf die Nuancierung der roten Grundfarbe, die öfters einen fleischfarbenen statt rotgelben Ton angenommen hatte.

Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß sich bei längerer Exposition günstigere Resultate erzielen lassen, und werde die Versuche wiederholen.

### 5. Wirkung der Atemluft.

In dem Archiv für Rassen- und Gesellschaftsbiologie<sup>1</sup> wurden Versuche beschrieben, die ich im Herbst 1903 mit Raupen und Puppen von *Vanessa urticae* gemacht hatte und aus denen sich die interessante Tatsache ergab, daß sowohl die Raupe wie auch die Puppe und sogar der Vanessenfalter einen 12—36 stündigen Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre ohne ernstliche Gefährdung des Lebens aushalten kann. Die Raupen, Puppen und Schmetterlinge zeigten sich in reiner Kohlensäureatmosphäre verhältnismäßig schnell betäubt, ihre willkürlichen Bewegungen waren bald aufge-

<sup>1</sup> 1. Jahrg. 4. Heft. 1904. S. 509.

hoben, während die Reflexe noch längere Zeit bestehen blieben. Sobald die Insekten in atmosphärische Luft zurückgebracht wurden, so kehrten auch die Lebensäußerungen wieder zurück und zwar konnten die Reflexe oft schon unmittelbar nach dem Herausnehmen wieder ausgelöst werden, während sich die willkürlichen Bewegungen erst später einstellten. Raupen, die kurz vor ihrer Verpuppung standen, wurden durch den Aufenthalt in Kohlensäure so wenig geschädigt, daß sie sich nach dem Versuch in ganz normale Puppen verwandelten. Auch von den Puppen, die am Anfang ihrer Entwicklung waren, wurde sogar ein längerer Aufenthalt von 24—48 Stunden in Kohlensäure gut ertragen. Sie reagierten nach dem Herausnehmen früher oder später wieder auf äußere Reize und entwickelten sich zu gesunden wenn auch aberrant gezeichneten Faltern.

Die Farbe des Blutes, des Fettgewebes und der in den Körper- und Darmepithelien abgelagerten Pigmente wurde durch längeres Verweilen in Kohlensäure in charakteristischer Weise verändert. Blut und Fettgewebe verloren ihre normalerweise grüngelbe Farbe und nahmen einen ausgesprochen hochgelben Ton an, während die in den Epithelien der Körperbedeckung enthaltenen grüngelben und graubraunen Granulationen karminrot wurden, gerade so wie bei den Puppen, die auf dem Thermostaten in erhöhter Temperatur gestanden hatten, oder deren Epidermis mit reduzierenden Mitteln behandelt worden war.

Der Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre verhinderte bei jungen Puppen das Erhärten der Puppenhülle und bei frisch geschlüpften Faltern das Erhärten der Flügel und ebenso die Bildung melanotischer Pigmente im Blut oder in der Puppenhülle. Dieses Verhalten zeigt, daß weder Puppe noch Schmetterling imstande sind bei Abwesenheit von Sauerstoff Chitin zu bilden und, daß das Hartwerden der Puppenhülle auf keinem Austrocknungsprozeß, sondern auf einem Lebensprozeß beruht.

Am wichtigsten aber für die Lösung der uns interessierenden Fragen ist ohne Zweifel die Tatsache, daß sich aus den jungen mit  $\text{CO}_2$  behandelten Puppen aberrative Falter entwickelten, Falter, deren Kleid dieselben Veränderungen aufzuweisen hat wie die Frost- und Hitzeaberrationen. Die Beschaffenheit der Atemluft ist also von großem Einfluß auf den Farbenbildungsprozeß in der Schmetterlingspuppe und zwar werden wir aus dem Folgenden ersehen, daß dabei namentlich die Sauerstoffentziehung von ausschlaggebender Bedeutung ist.

## a) Versuche in Kohlensäureatmosphäre.

Je neun Puppen von *Vanessa urticae*, die sich am 29., 30. und 31. Mai 1904, bzw. am 1. und 2. Juni desselben Jahres verwandelt hatten, wurden auf Drahtnetze gelegt und mit diesen in einen entsprechend großen anatomischen Präparatenzylinder eingesetzt. Der Zylinder wurde mit Kohlensäure, die durch die Einwirkung von Salzsäure auf Marmor gewonnen worden war, gefüllt und darauf luftdicht verschlossen. Die Puppen, von denen die jüngeren sehr lebhaft durch Hin- und Herbewegen des Hinterleibes reagierten, wurden hierauf 24 Stunden lang in dem wohlverschlossenen Glaszylinder gelassen. Nach dieser Zeit wurden dieselben dem Behälter entnommen und bis zu ihrem Ausschlüpfen unter normalen Bedingungen an einem vor direkter Sonne geschützten Ort in meinem Arbeitszimmer gehalten. Der Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre hatte den Puppen sehr wenig geschadet; sie reagierten nach kurzer Zeit wieder ganz lebhaft auf äußere Reize, und von den ganz frischen noch nassen Puppen waren einige eingegangen. Ein kleiner Teil der Puppen zeigte sich von Tachinenlarven infiziert. Immerhin ergaben sich aus den 45 zum Versuch verwendeten Puppen 34 Falter, von denen 28 gespannt werden konnten; bei drei Schmetterlingen waren die Flügel schlecht entfaltet und drei waren ausgefärbt in der Puppenhülle stecken geblieben. Von diesen 34 Schmetterlingen waren 19 Stück normal oder fast normal gefärbt und gezeichnet, 15 waren aberrativ gestaltet und zum Teil in typische *Aberr. ichnuroides* verwandelt. Es ist nun interessant zu sehen, daß die Puppen, die sich am 29. und 30. Mai verwandelt hatten, die also bei Beginn des Versuches 3—4 Tage alt waren, fast nur ganz normal gefärbte und gezeichnete Schmetterlinge ergeben hatten, während die Falter aus den jüngsten Puppen, vom 31. Mai bis 2. Juni in der Mehrzahl abgeändert waren; die Serie vom 2. Juni lieferte auch, wie schon erwähnt, die meisten Toten. Wir ersehen hieraus, daß ganz junge am besten 24 Stunden alte Puppen mit Erfolg für das Experiment verwendet werden können; bei älteren Puppen ist der Einfluß der Sauerstoffentziehung viel geringer. Einzelne Merkmale zeichnen allerdings auch die als normal gestaltet bezeichneten Schmetterlinge vor den unter gewöhnlichen Bedingungen erzogenen Faltern aus; zu diesen rechne ich einen eigentümlichen Fettglanz der Flügel und die Aufhellung der Grundfarbe, so sehen wir, daß sich bei einzelnen Tieren der rotgelbe Streif im Hinterflügel in fahles Hellgelb verändert.

Numerisch verteilen sich die normalen Falter und die abgeänderten Formen auf die verschiedenen Puppenserien wie folgt.

Falter aus den Puppen vom

29. Mai: Neun normale Schmetterlinge, bei zwei von ihnen ist das rötgelbe Band im Hinterflügel hellgelb geworden;
30. Mai: Neun normale Falter, bei dreien davon ist im Hinterflügel, bei zweien auch im Vorderflügel das Rot in Gelb verwandelt.
31. Mai: Ein normaler, vier aberrative Falter, davon zwei ganz ausgesprochene Aberratio *ichnusoides*.
1. Juni: Kein normal gestalteter Falter, sechs aberrativ, davon vier ausgesprochene Aberr. *ichnusoides*.
2. Juni: Kein normaler Schmetterling, fünf aberrativ, zwei davon als Puppe eingegangen, drei geschlüpft, zwei davon ausgesprochene Aberr. *ichnusoides*. Eine dritte sehr schöne *ichnusoides* war in den beiden nicht ausgekommenen Puppen enthalten.

Die aberrativen Falter bringen, wie schon erwähnt, dieselben Eigentümlichkeiten in der Flügelzeichnung zum Ausdruck, wie die durch die Einwirkung von Hitze- und Frosttemperaturen erhaltenen Formen (Taf. XXV, Fig. 6, 8, 10). Charakteristisch ist für die einen wie für die andern das Zusammenfließen der dunklen Flecke am Flügelvorderrand, das Verschwinden der schwarzen Seitenrandflecke und die Verlängerung der in die Seitenrandzellen einspringenden Zacken der Seitenrandbinde. Diese Zacken können entweder dunkelbeschuppte, gelblich- oder blaugefärbte, von dunkeln Schuppen begrenzte Keilflecken darstellen, so daß der Flügelseitenrand bei den einzelnen Tieren einen ganz verschieden nuancierten Eindruck macht. Bei einzelnen Stücken ist diese Zackenbinde in zwei durch einen gelblich gefärbten Streifen getrennte, mit dem Seitenrand parallel verlaufende dunkle Binden aufgelöst. Diese Umgestaltung der Seitenrandzeichnung im Vorderflügel kann bei der von mir erhaltenen Serie von Aberrationen stufenweise verfolgt werden. Als erste Veränderung tritt eine Vergrößerung der blauen Seitenrandflecke auf, die besonders in der Nähe der Flügelspitze weit in die Seitenrandzellen einspringende blaue Keile bilden. Der übrige Teil der Binde ist noch intensiv geschwärzt. Mit dem Schwinden der schwarzen Schuppen verlieren auch die Keilflecke ihre schöne blaue Farbe und werden gelblichweiß, manchmal sogar noch heller schmutzigweiß. Das Schwinden der blauen Randflecken ist in diesem Fall

nur die Folge der Aufhellung der dunkeln Seitenrandbinde, denn die blaue Farbe kommt hier bekanntermaßen nur durch das Zusammenwirken milchweißer Schuppen auf dunkler Grundlage zustande, wobei die milchweißen Schuppen die Rolle trüber Medien spielen, von denen nur die Strahlen kürzerer Wellenlänge an der Oberfläche reflektiert werden. Wir beobachten nun, während der dunkle Hintergrund die roten und gelben Strahlen absorbiert, vielfach bei der *Ichnusoides*-Bildung, daß die dunkeln Schuppen der Seitenrandbinde nur in der unmittelbaren Umgebung der Flügeladern erhalten bleiben und im mittleren Teil der Seitenrandzellen, also da wo die blauen Randflecke liegen, schwinden. Überall wo diese Aufhellung erfolgt, finden wir dann die blauen Keile durch gelbe oder weißliche Keile ersetzt. Meistens zeigen sich die ersten Spuren dieser Veränderung an der Flügelspitze; ich finde aber unter meinen Schmetterlingen Exemplare, wo am ganzen Seitenrand lange weißliche Keilstreifen in die Seitenrandzellen einspringen; mitunter stehen am proximalen Ende dieser Flecken, wo diese an den dunkeln Bindensaum stoßen, noch einzelne blaue Schüppchen, so daß an einem und demselben Falter der ganze Vorgang der Aufhellung verfolgt werden kann.

Eine sehr hübsche Abweichung von der Mehrzahl der *Ichnusoides*-Aberrationen bildet ein Falter, bei dem nicht nur die dunkeln Flecke am Vorderflügelrand unter sich verschmolzen sind, bei dem dieselben außerdem mit der Seitenrandbinde und dem dunkeln Fleck am Hinterrand der Vorderflügel in Verbindung stehen (Taf. XXV, Fig. 6). Während die Beziehung zu der Seitenrandbinde durch eine keilförmige Verlängerung des Bindenflecks II, III (ELMER) hergestellt wird, entsteht die Verbindung mit dem Hinterrandfleck durch Bestäubung der Flügeladern. Auf diese Weise entsteht eine Zeichnung, die uns an *Vanessa polaris* erinnert und ich möchte aus dieser Übereinstimmung wie auch aus dem Vorkommen der vergrößerten blauen Randflecke bei den Übergängen zu *Vanessa ichnusoides* den Schluß ziehen, daß *Vanessa ichnusoides* wenigstens in bezug auf einzelne Merkmale als eine höher entwickelte *Vanessa polaris* zu betrachten ist.

Bei einem andern durch Kohlensäureatmung entstandenen Falter, der bezüglich der Verteilung der schwarzen Zeichnungselemente vollkommen mit *Vanessa ichnusoides* übereinstimmte, war die Grundfarbe in sehr charakteristischer Weise verändert. Statt orangerot finden wir die Flügel intensiv indischrot gefärbt, ein Farbenton, der bei sehr vielen tropischen Faltern angetroffen wird.

Schließlich sei noch erwähnt, daß die mit Kohlensäure behandelten normal gefärbten Falter zu ihrer Entwicklung genau so lange gebraucht haben, wie die aberrativ gefärbten; für beide betrug die Entwicklungszeit 12—13 Tage, sie war also ebensolang wie bei den übrigen Faltern, die sich Ende Mai letzten Jahres verpuppt hatten und unter normalen Verhältnissen aufgewachsen sind. Von einer Verlängerung der Puppenruhe durch 24—36 stündigen Aufenthalt in Kohlensäureatmosphäre kann also nicht die Rede sein und wir sehen, daß die Bildung der Aberr. *ichmusoides* unter den gewählten Bedingungen in derselben Zeit möglich ist, wie die des normal gefärbten Falters.

Ich habe denselben Versuch auch mit Puppen der zweiten und dritten *Vanessa urticae*-Generation wiederholt, aber mit viel weniger Erfolg. Bis auf ganz wenige Puppen waren diesmal alle durch Tachinenlarven infiziert, so daß ich nur noch aus der dritten Generation einen aberrativen Falter erhalten habe.

Die guten Resultate mit *Vanessa urticae* veranlaßten mich auch die Wirkung der Kohlensäureatmosphäre an *Vanessa io*-Puppen zu studieren. Leider waren die verwendeten Puppen fast alle infiziert, so daß ich nur einen Falter erhielt; dieser war freilich aberrativ gestaltet. Wie bei *Vanessa urticae* waren auch hier die dunkeln Flecken am Vorderrand des Vorderflügels zum Teil verschmolzen und die Augenzeichnung war etwas verändert. Die Unterseite beider Flügel war fast einfarbig schwarzbraun. Wir werden gelegentlich der Versuche in Stickstoffatmosphäre noch vollkommener Abänderungen dieser Art kennen lernen.

#### b. Versuche in Stickstoffatmosphäre.

Da die Versuche in Kohlensäure die Frage offen ließen, ob die beschriebenen Veränderungen im Kleide der Vanessen der Giftwirkung des verwendeten Gases oder der Sauerstoffentziehung zuzuschreiben sind, schien es mir wünschenswert, dieselben Experimente in einem Gas zu wiederholen, bei dem eine schädliche oder giftige Nebenwirkung auf den lebenden Organismus ausgeschlossen oder doch noch nicht beobachtet ist. Ich wählte als solches indifferentes Gas den Stickstoff. Die ersten Versuche machte ich Ende Juni (den 20. VI. 1904) mit vier ganz frischen noch grünen Puppen und fünf Raupen von *Vanessa urticae*, von denen zwei am Verpuppen waren. Der Behälter, in denen die Insekten eingeführt werden sollten, wurde unter Wasser mit Stickstoff

gefüllt und die Raupen und Puppen hierauf so schnell wie möglich eingeführt. Es war auf diese Weise natürlich unvermeidlich, daß sich der Stickstoff mit etwas atmosphärischer Luft mischte und nicht vollkommen sauerstofffrei war. Bei späteren Experimenten verfuhr ich deshalb in anderer Weise. Der Puppenbehälter wurde evacuirt, mit Stickstoff gefüllt, wieder evacuirt, wieder gefüllt und nun die Puppen oder Raupen schnell eingeführt und hierauf nochmals reiner Stickstoff durch den Apparat so lange hindurchgesaugt, bis das mit atmosphärischer Luft vermischte Luftquantum durch reinen Stickstoff ersetzt war.

Im Gegensatz zu dem Verhalten der Raupen und Puppen in Kohlensäureatmosphäre, zeigten sich dieselben in Stickstoff anfangs gar nicht erregt. Die Raupen krochen ganz lebhaft im Glas umher und auch die Puppen bewegten sich noch stundenlang nach Beginn des Versuchs, wenn sie angestoßen wurden. Der erste Versuch hatte um 12 Uhr 15 Min. vorm. begonnen, um 4 Uhr 15 Min. nachm. hatten sich die beiden vor der Verpuppung stehenden Raupen verpuppt und waren im Begriff die Raupenhaut abzustreifen, auch die übrigen Raupen bewegten sich noch und die Puppen hatten ihre Farbe verändert. Statt grün waren sie hellgelb geworden und zeigten auch schon bräunliche Flecke. Auch am folgenden Morgen waren die Raupen noch am Leben, zwei von ihnen hatten sich zur Verpuppung aufgehängt, lebten noch nachmittags um 6 Uhr, waren aber nicht mehr imstande sich in Puppen zu verwandeln. Am folgenden Morgen, nach 48stündigem Aufenthalt in Stickstoffatmosphäre waren alle Raupen tot, die Puppen schienen mit Ausnahme von einer noch lebendig zu sein. Beim Öffnen einer Puppe zeigte sich, daß die Farbe ihres Blutes kaum verändert war; es war gelbgrün und wurde an der Luft braun. Auch die Farbe des Fettkörpers war normal, nicht hochgelb, wie nach Behandlung mit Kohlensäure. Trotzdem, daß die Puppen durch den Einfluß der Stickstoffatmosphäre wenig alteriert erschienen, gingen alle bis auf eine zugrunde. Die überlebende verwandelte sich nach 14tägiger Puppenruhe in eine sehr schöne *Aberratio ichnusoides*.

Die Langlebigkeit der Raupen in Stickstoffatmosphäre, wie es in dem ersten hier mitgetheilten Experiment der Fall war, ist einigermäßen überraschend, läßt sich aber vielleicht dadurch erklären, daß bei dem Einführen der Raupen doch etwas atmosphärische Luft mit in den Behälter eingedrungen war. Als ich den Versuch in der vorher beschriebenen Weise mit mehr Cautelen wiederholte, hielten es die

Raupen meist nie länger wie 24 Stunden aus. Wurden junge Puppen zu dem Experiment verwendet, so vollzog sich weder die Erhärtung der Puppenhülle noch die Dunkelfärbung derselben, auch frisch gehäutete Raupen färbten sich in reiner Stickstoffatmosphäre nicht aus, ein Beweis dafür, daß die Dunkelfärbung der Epidermis auf Oxydationsprozessen beruht. Die Lebensfähigkeit der in Stickstoff gewesenen Schmetterlingspuppen war keine sehr große; ich möchte sogar behaupten, daß sie den Aufenthalt in Stickstoff weniger gut ertrugen wie in Kohlensäure. Von 23 *urticae*-Puppen, die ich in verschiedenen Serien in Stickstoffatmosphäre gebracht hatte, gingen mir bis auf den einen aberrativen Falter alle ein; zum Teil waren die Puppen allerdings infiziert, eine beträchtliche Anzahl erlag aber offenbar der Stickstoffmung. Auch bei *Vanessa io* hatte ich nicht sehr viel bessere Erfolge. Von 64 Puppen erhielt ich 17 ausgefärbte Falter, davon schlüpfen 16. Die Puppen waren 24—39 Stunden in Stickstoff gewesen; ein Teil derselben ging an Infektion, der andre offenbar wieder an den Folgen der Stickstoffbehandlung zugrunde.

Von den 17 ausgefärbten Faltern waren zwei extrem aberrativ gefärbt und gezeichnet. Wie bei *Vanessa urticae* hatten sich auch hier die schwarzen Flecke am Flügelvorderrand zu einem breiten, dem ganzen Vorderrand entlang laufenden schwarzen Band vereinigt, das in dem dunkeln Kernfleck des Auges endigte und die Augenzeichnung verwischte. Während so der proximale Teil der Augenzeichnung durch schwarze Schuppen verdeckt war, hatten sich auf der distalen Hälfte an Stelle der blauen weiße Schuppen gebildet, die keilförmige Flecke darstellten. Die blauen Flecke in der vierten und fünften Seitenrandzelle waren ebenfalls weiß bestäubt. Der dunkle Seitenrand der Vorderflügel war viel breiter als bei normalen *io*-Faltern, es hatte sich eine deutlich begrenzte schmale schwarze Binde gebildet, die längs dem Seitenrande verläuft und mit Binde I (EIMER), die bei *urticae* normalerweise auftritt, identisch ist. Außerdem war nahe der Abzweigungsstelle des ersten Medianaderastes ein schwarzer Fleck aufgetreten, der bei *Vanessa urticae* nie fehlt, bei *Vanessa io* indessen seltener angetroffen wird. Im Hinterflügel waren die rotbraunen Schuppen der Grundfarbe nahezu vollkommen durch schwarze verdrängt; die Augenzeichnung war ebenfalls erloschen und nur noch durch einen blassen graugelblichen Fleck angedeutet. Auf der Unterseite der Flügel war ebenfalls eine Zunahme der schwarzen Elemente zu konstatieren. Besonders charakteristisch sind die dunkeln Bindenflecke am Vorderrand des Vorderflügels. Bei Tieren, die unter

normalen Bedingungen heranwachsen, pflegen hier nur die Begrenzungslinien dieser Bindenstücke ausgeprägt zu sein.

Wenn wir nun diesen durch den Einfluß der Stickstoffatmosphäre mit den von *Vanessa io* bekannten Varietäten und Aberrationen vergleichen, so kommen wir sofort zu dem Schlusse, daß hier dieselbe Aberration vorliegt, die auch unter Frost- und Hitzewirkung entsteht. Unser Falter ist mit der Aberratio *belisaria* Oberth. so gut wie identisch (Taf. XXV, Fig. 9). Diese beiden extrem gestalteten Falter, von denen der eine leider in der Puppenhülle stecken geblieben ist, waren als 24—36 Stunden alte Puppen zu dem Experiment verwendet worden und hatten 39 Stunden in Stickstoffatmosphäre ausgehalten. Außer diesen beiden Aberrationen erhielt ich aus Puppen, die zwischen dem ersten und dritten Tag nach ihrer Verwandlung auf 24 Stunden in Stickstoff kamen, vier Übergänge zu *belisaria*. Eine dritte 1—2 Tage alte Puppenserie, die 31 Stunden in Stickstoff zugebracht hatte, ergab nahezu normale Falter. Die Puppenreihe der sich in Stickstoff entwickelnden *io*-Falter schwankte zwischen 11 und 16 Tagen und zwar hatte diesmal die Serie, aus der die schönen Aberrationen resultierten, die längste Puppenruhe.

### c. Versuche in luftverdünntem Raum.

Nachdem ich sowohl durch einen kürzeren Aufenthalt der jungen Schmetterlingspuppen in Kohlensäure- wie auch in Stickstoffatmosphäre dieselben Aberrationen der *Vanessa urticae* und *io* erhalten hatte, wie sie sich schon durch die Frost- und Hitzeexperimente ergeben hatten, war nicht mehr daran zu zweifeln, daß die Sauerstoffentziehung bzw. die Beschränkung der Oxydationsvorgänge in den ersten Tagen der Puppenruhe als die bewirkende Ursache der eigenartigen Koloritveränderungen anzusehen sei.

Ich stellte mir nun die Frage, ob nicht Ähnliches erreicht werden könnte, wenn wir die jungen Puppen statt in ein sauerstoffreiches Gas in einen luftverdünnten Raum verbringen würden, in dem die Sauerstoffspannung so gering wäre, daß sich keine Oxydationsprozesse mehr darin abspielen. Es schien mir natürlich fraglich, ob die Puppen überhaupt eine so erhebliche Herabsetzung des Luftdruckes aushalten können; ich sah indessen bald, daß diese Befürchtung grundlos war: die Puppen blieben nämlich noch entwicklungsfähig, selbst wenn sie sich 24 Stunden lang unter einem Quecksilberdruck von nur 15—20 mm befunden hatten. Das Verhalten der zu den Versuchen verwendeten Raupen und Puppen

von *Vanessa urticae* und *Vanessa io* war folgendes: Am Anfang des Evacuierens zeigten die Tiere keinerlei Zeichen des Unbehagens, die Raupen liefen lebhaft aber nicht hastig umher. Erst wenn die Luftverdünnung so stark wurde, daß das Quecksilber im Manometer zu sinken begann, machte sich eine starke Reaktion von seiten der Puppen und Raupen bemerkbar. Die Raupen liefen hastig umher und suchten zu entrinnen, die Puppen, die vorher ruhig gelegen hatten, bewegten ihren Hinterleib hin und her und eine Raupe, die sich bereits zum Verpuppen aufgehängt und ihr Vorderende aufgerollt hatte, streckte sich wieder in die Länge und fing an unruhig umherzukriechen. Als die Luftverdünnung auf 20—15 Quecksilberdruck angekommen war, fielen die Raupen plötzlich wie tot zu Boden und erbrachen grünen Darminhalt. Wurde dann wieder etwas Luft in den Exsiccator eingeführt, so erholten sich die Raupen bald wieder. Wurden Raupen und Puppen mehrere Stunden lang unter so niedrigem Druck gelassen, so zeigten sie sich aufgedunsen und meistens war auch an bestimmten Körperstellen Blut aus der Haut ausgetreten. Bei den Puppen fiel mir auf, daß sie besonders leicht an den Stellen bluteten, wo später die Puppenhülle aufspringt um den Falter zu entlassen. Bei erhärteten Puppen habe ich das Austreten von Blut nie beobachtet, wohl aber war die Peripherie des Körpers mit Blut durchdrängt, so daß der Puppenkörper schön grün gefärbt war, besonders an den Septen der Hinterleibsringe. Das ausgetretene Blut der Raupen und Puppen behielt, so lang es im Exsiccator unter niederem Druck stand, seine schöne grüne Farbe bei, wurde aber sofort in eine braune Flüssigkeit verwandelt, sobald die Luft in den Exsiccator einströmte. Hieraus ersehen wir, daß die Puppen im evacuierten Raum unter einer so niedrigen Sauerstoffspannung standen, daß eine Oxydation des in dem Insektenblut enthaltenen Chromogen nicht stattfinden konnte.

Wurden die Puppen nach 24 Stunden dem Exsiccator entnommen, so zeigte sich meistens, daß die älteren unter ihnen ganz unbeschädigt waren, während die jüngeren mit noch weicher Puppenhülle häufig Blut und Fettkörperzellen entleert hatten. Die noch weichen Puppenhüllen waren im Exsiccator weder erhärtet noch ausgefärbt; später färbten sich aber sämtliche im luftverdünnten Raum gewesene Puppen auffallend dunkel. Die Puppenhüllen waren also offenbar sehr stark mit Blut durchdrängt, dessen Chromogen sich entweder erst später an der Luft oxydierte oder erst später gebildet wurde.

Von der ersten Puppenserie von *Vanessa urticae*, die 24 Stunden

lang bei 15 mm Quecksilberdruck ausgehalten hatte, kam nach 12 Tagen Puppenruhe ein Falter zur Entwicklung, bei dem die dunkeln Vorderrandflecken teilweise verbunden waren; es hatte sich also ein Übergang zu *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides* gebildet. Die Flügel des Falters waren etwas verküppelt.

Von *Vanessa io* erhielt ich mehrere Falter, deren Flügel sich durch stellenweise völlige Schuppenlosigkeit auszeichneten, auch hier waren die Flügel verküppelt und konnten nicht gespannt werden.

Es ist möglich, daß wir bessere Resultate erzielen werden, wenn wir die Luftverdünnung nicht in dem Maße auf die Puppe einwirken lassen, wie es in diesen Versuchen geschehen ist; immerhin ersehen wir aus den bisherigen Experimenten, daß die durch die verminderte Sauerstoffspannung erzielten Kolorit- und Zeichnungsverschiebungen im Falterflügel in derselben Richtung verlaufen wie die durch Sauerstoffentziehung bedingten Veränderungen. Die Versuche sind aber auch deshalb interessant, weil sie uns die Widerstandsfähigkeit der Schmetterlingspuppe noch von einer neuen Seite kennen lehrt.

#### d. Einwirkung reiner Sauerstoffatmosphäre.

Ich möchte der Vollständigkeit halber noch eines Versuches Erwähnung tun, den ich vor Jahren mit gutem Erfolg gemacht und im vergangenen Sommer leider ohne Erfolg wiederholt habe, da die dazu verwendeten Puppen alle angestochen und infiziert waren. Im Sommer 1897 war ich zum erstenmal an die Prüfung der Frage herangetreten, ob die Zusammensetzung der von der Schmetterlingspuppe geatmeten Luft von Einfluß sei auf die Entwicklung oder auf die Gestaltung des Falters. Ganz besonders glaubte ich damals von einer vermehrten Sauerstoffzufuhr interessante Ergebnisse in bezug auf die Koloritänderung des Falterflügels erwarten zu dürfen.

Der Versuch war in folgender Weise angeordnet: Fünf bis sechs Tage alte Puppen von *Vanessa urticae* wurden in Kochflaschen gebracht, die mit Sauerstoff gefüllt worden waren. In den Flaschen befand sich ein Reagensglas, das kleine Stückchen Ätzkali enthielt, um den großen Feuchtigkeitsüberschuß — der Sauerstoff war unter Wasser in die Flaschen eingefüllt worden — und die von den Puppen abgegebene Kohlensäure zu absorbieren. Die Flaschen wurden alle drei Tage frisch mit Sauerstoff gefüllt, obwohl die Probe jedesmal ergab, daß die Flaschen noch genügend reinen Sauerstoff enthielten, um ein glühendes Streichholz zum Aufflammen zu bringen.

Die Puppenruhe der im Sauerstoff sich entwickelnden Falter

währte 9—12 Tage und war somit von durchaus normaler Dauer. Die Schmetterlinge schlüpfen in der Sauerstoffatmosphäre ohne Schwierigkeit aus und konnten auch als ausgebildete Falter darin leben. Die Veränderungen, welche sich an den ausgekommenen Faltern feststellen ließen, waren die folgenden (Taf. XXV, Fig. 3): die Färbung war bei allen Schmetterlingen viel weniger satt und viel weniger glänzend. Statt rotgelb, erschien die Grundfarbe der Flügel mehr hell-bräunlichgelb. Die Schmetterlinge sahen aus, wie wenn sie am Licht abgeschossen wären; alle Töne, auch die der schwarzen Flecke am Flügelvorderrand, waren verblichen und die Flügelunterseiten zeigten sich besonders aufgehellt. Bei einigen Exemplaren waren die dunkeln Seitenrandzelleflecke verschwunden oder sehr stark reduziert, wie es bei der Wärmevarietät des Falters, bei *Vanessa ichnusa*, gewöhnlich ist, bei andern waren sie vorhanden. Was indessen als die wichtigste aller Veränderungen anzuführen war, bezog sich auf die Ausbildung der chitinösen Teile des Schmetterlings. Die Flügelmembran und ebenso die Flügelrippen waren bei allen Faltern viel dünner und zarter als es normalerweise der Fall ist. Der Flügel selbst macht den Eindruck der Schuppenlosigkeit, weil die Schuppen des Mittelfeldes, also namentlich die roten, zu schmalen, nach aufwärts gerollten Gebilden geworden sind und nur ganz dünn gesät vorkommen, so daß an vielen Stellen die weiße seidenglänzende Flügelmembran durchschimmert. Auf der Unterseite der Flügel ist diese Schuppenreduktion nicht eingetreten. Was die Veränderungen im Kolorit der Flügel, besonders das Hellerwerden der Grundfarbe betrifft, so glaube ich diese Farbenveränderung schon früher mit Recht auf erhöhte Oxydationsprozesse zurückgeführt zu haben, auf denselben Vorgang, der auch das Ausbleichen der Schmetterlingsfarben im Licht bedingt. Auf eine erhöhte Stoffwechselfätigkeit meinte ich damals auch die auffallende Reduktion der epidermalen Organe beziehen zu können. Heute, wo sich aus einer großen Reihe gasanalytischer Untersuchungen ergeben hat, daß auch der atmosphärische Stickstoff nicht gleichgültig für den Stoffwechsel der Schmetterlingspuppe ist, möchte ich die Frage noch offen lassen, ob nicht das Fehlen dieses Gases in der Atmosphäre von nachteiligen Folgen auf die Ausbildung des Chitins werden kann.

### Zusammenfassung.

Wie schon in der Einleitung ausgeführt wurde, lag es mir besonders daran, durch die im vorhergehenden mitgeteilten Experimente

Aufschluß über die physiologischen Ursachen der bei den Vanessen vorkommenden Zeichnungsverschiebungen zu erhalten, um dadurch neue Anhaltspunkte für meine an anderer Stelle niedergelegten Anschauungen über die Ursachen der Varietäten- und Aberrationsbildung bei Schmetterlingen zu gewinnen.

Außerdem hoffte ich auf diesem Weg Licht in die Frage zu bringen, in welchem Zusammenhang der rote und schwarzbraune Farbstoff der Vanessenflügel zueinander stehen, in wie weit sich die Annahme bestätigen läßt, daß der dunkle Farbstoff als ein Abkömmling des roten Pigments anzusehen ist. Wenn ich nun auch in diesem Punkt zu keiner endgültigen Entscheidung gelangt bin, so haben die Versuchsergebnisse doch weitere Einblicke in die physiologischen Prozesse gestattet, die schließlich zu der Vermehrung des einen oder andern Pigments führen.

Auch in anderer Richtung ergaben sich Anhaltspunkte, die uns für die Beurteilung der komplizierten Lebensvorgänge während der Puppenruhe nützlich werden können.

In letzter Linie scheinen mir die Experimente geeignet, um die vielumstrittene Frage nach der phylogenetischen Bedeutung der Aberrationen zu klären, denn es geht, wie wir sahen, aus den Versuchen klar und deutlich hervor, daß bei dem Zustandekommen von Aberrationen keinerlei Anhaltspunkte gegeben sind, die die Annahme einer partiellen oder totalen Entwicklungshemmung stützen könnten. Im Gegenteil, alles läßt darauf schließen und weist darauf hin, daß wir in den Aberrationen Färbungsanomalien vor uns haben, die allerdings dadurch, daß sie sich als auf die Nachkommen durch Vererbung übertragbar erwiesen, von phylogenetischer Bedeutung werden können, vorausgesetzt, daß in der Natur die Bedingungen zu ihrer Bildung nicht zu selten gegeben sind. Die Zeichnungsverschiebungen dieser anormal gestalteten Falter tragen einen ausgesprochen fortschrittlichen Charakter. Es hat sich somit die Theorie STANDFUSS', der die Aberrationen als Färbungsanomalien individueller Natur anspricht, als richtig, die Rückschlagstheorie FISCHERS als unhaltbar erwiesen.

Einen direkten Einfluß auf die Farbenbildung in der Schmetterlingspuppe, besser gesagt auf die Verfärbung des Schmetterlingsflügels, dürfen wir meiner Ansicht nach mäßiger Temperaturerhöhung zuschreiben, sofern es die dadurch bewirkte Dunklerfärbung des roten Farbstoffs, der Flügelgrundfarbe, betrifft. Ich schreibe diese Koloritveränderung deshalb dem direkten Einfluß der Wärme zu, weil der Farbstoff auch außerhalb des lebendigen Organismus, wenn er sich

in wässriger Lösung befindet, durch Temperaturerhöhung in derselben Weise verändert wird. Direkt farbenverändernd wirken ferner ein sehr bedeutend erhöhter Prozentgehalt des Sauerstoffs in der von der Puppe geatmeten Luft und in den Raupen- und Puppenorganismus eingeführte aromatische Substanzen. Die Sauerstoffwirkung äußert sich in einem Verblässen der Flügelfarben, die Anwesenheit aromatischer Substanzen, im vorliegenden Fall des Hydrochinons, durch eine schnell auftretende Vermehrung des roten Pigments in der Epidermis von Puppe und Raupe und in der Bildung melanotischer Pigmente im Blut. Wie weit eine Bereicherung des Organismus an aromatischen Substanzen für die Flügelfärbung von Wichtigkeit werden kann, darüber geben uns die bisherigen Versuche keinen bestimmten Aufschluß.

Wenn wir die Verdunklung der roten Grundfarbe des Schmetterlingsflügels auf eine direkte Wärmewirkung zurückzuführen berechtigt sind, so muß die Bildung des schwarzbraunen Pigments der indirekten Wirkung der thermischen Reize zugeschrieben werden. Temperaturerhöhungen bis unter  $40^{\circ}$  verhindert das Entstehen melanotischer Pigmente sowohl in der Puppenhülle wie auch in der Zeichnung des Falters. Temperaturerniedrigung bewirkt im Gegenteil eine Zunahme der dunkeln Farbstoffe. Erhöhter Stoffwechsel, beschleunigte Entwicklung ist der Entstehung dunkler Pigmente somit ungünstig, während diese in einer Verlangsamung der Lebensprozesse eine günstige Bedingung für ihre Bildung finden.

Die durch mäßige Temperaturerniedrigung, durch »Kältereiz«, eingeleiteten Veränderungen im Falterkleid werden durch kurze Anwendung von Hitze oder Frost auf die Schmetterlingspuppe noch gesteigert. Es entstehen Aberrationen, die neben den noch weiter ausgebildeten Merkmalen der Kälteformen, ich erinnere nur an die Vermehrung der schwarzen Beschuppung am Flügelvorderrand und an die Umgestaltung der Seitenrandzeichnung, charakteristische Zeichnungsverschiebungen zeigen, die von dem Typus der Art oft weit abweichen. Der Hauptfaktor bei der Aberrationsbildung ist, wie wir sahen, die zeitweilige Hemmung der Oxydationsvorgänge im Puppenorganismus. Es ist gleichgültig ob wir diesen Zustand durch Sauerstoffentziehung erreichen, oder dadurch, daß wir durch äußere Reize die Reaktionsfähigkeit des Plasmas verringern oder aufheben, und auf diese Weise die Oxydationsvorgänge unterbrechen. Hitze und Frost wirken direkt auf das Plasma, sie heben die Irritabilität desselben auf, wie es auch durch narkotische Mittel geschehen kann.

Die Folgen der Anwendung von Hitze- und Frosttemperaturen bei Schmetterlingspuppen sind die Aberrationen. Die überhitzte oder unterkühlte Zelle ist nicht mehr imstande sich mit dem Sauerstoff der Luft zu verbinden, geradeso wie sich auch die Sauerstoffverbrennung über Phosphor bei niederer Temperatur nicht mehr vollzieht. Dasselbe kann, wie CL. BERNARD, NENCKI und SIEBERT (6) nachgewiesen haben, durch narkotische Mittel erreicht werden und E. FISCHER hat uns gezeigt, daß auch durch den Einfluß von Narcotica auf die Puppen, Frost- und Hitzeaberrationen entstehen. Ein weiteres Mittel um die Oxydationsvorgänge im Organismus zum Stillstand zu bringen oder wenigstens zu hemmen, ist die Sauerstoffentziehung, diese müßte, wenn meine Auffassung von der Aberrationsbildung richtig war, ebenfalls zu aberrativen Faltern führen. Diese Forderung hat sich vollkommen bestätigt. Sowohl in Kohlensäure wie in Stickstoffatmosphäre sind Frost- und Hitzeaberrationen entstanden und wie es scheint in größerem Prozentsatz wie bei der Anwendung thermischer Reize. Auch der Aufenthalt der Puppen im luftverdünnten Raum, in dem die Sauerstoffspannung so gering ist, daß keine Oxydation des Schmetterlingsblutes stattfinden konnte, führte zur Bildung einer aberrativen *Vanessa urticae*. Wir können also verallgemeinernd sagen, daß jeder Einfluß, der bei der jungen Puppe die Verbrennungsprozesse herabsetzt, daß jeder Einfluß, der die Atmungstätigkeit hemmt, aberrative Bildungen zur Folge hat, Bildungen, die sich durch eine Überhandnahme schwarz pigmentierter Schuppen und durch die Reduktion des roten Farbstoffs auszeichnen.

Von physiologischem Interesse sind auch die Tatsachen, die sich für den Chitinbildungsvorgang ergeben haben. Wir haben gesehen, daß die Puppenhülle niemals erhärtet, daß auch die Flügelmembranen des Falters weich bleiben, wenn die Atmungstätigkeit des Insekts beschränkt wird. Das Erhärten der Puppenhülle kann somit nicht als ein Austrocknungsprozeß eines von den chitinbildenden Zellen abgesonderten Sekretes betrachtet werden. Wir müssen diesen Vorgang als einen Lebensprozeß ansehen, der sich nur in Gegenwart von Sauerstoff abspielen kann und in einer Metamorphose des Plasmas der Epithelzellen besteht, eine Anschauung, die ich schon früher auf Grund histologischer Befunde ausgesprochen habe.

Wie zur Chitinbildung, so bedarf die Schmetterlingspuppe auch zur Bildung melanotischer Pigmente des Sauerstoffs, so daß weder eine Färbung der Puppenhülle noch eine Dunkelfärbung vergossenen Blutes in sauerstofffreier Atmosphäre oder im Vacuum stattfinden kann.

Vollkommen erfolglos waren die Versuche mit Radiumstrahlen. Ich hoffte auf diese Weise wirkliche »Hemmungsformen« zu erziehen, erhielt aber ganz normal gebildete und in normaler Zeit entwickelte Falter, obwohl ich von der Raupe an Tiere jeden Alters der Wirkung eines als sehr aktiv erprobten Radiumpräparates ausgesetzt hatte und auch nicht versäumt habe die Expositionsdauer zu variieren. Auch die Wasserentziehung über Schwefelsäure hat weder das Aussehen des Schmetterlings noch die Dauer der Puppenruhe beeinflusst.

Zum Schluß sei noch auf eine Beobachtung hingewiesen, die gelegentlich der Prüfung des Puppenblutes auf Chromogene gemacht wurde. Es zeigte sich hierbei, daß am Anfang der Puppenruhe weniger Chromogene im Blut enthalten sind, wie in späteren Tagen, während die oxydierenden Enzyme auch der jungen Puppe nicht fehlen, denn wurde dem Blut der jungen Puppe eine Spur Hydrochinon zugefügt, so trat sofort die Dunkelfärbung ein, die bei älteren Puppen nie ausbleibt, wenn das Blut mit atmosphärischer Luft in Berührung kommt. Diese Erscheinung ist an sich interessant, aber noch mehr von Bedeutung, weil bei Pflanzen, wie ich eingangs erörtert habe, genau dasselbe Verhalten beobachtet worden ist. Auch der jungen Pflanze fehlen die Chromogene, die später die Dunkelfärbung der Säfte bedingen, während das oxydierende Enzym von Anfang an vorhanden ist und, wie GONNERMANN annimmt, dazu beiträgt, um aus den Eiweißkörpern das Tyrosin, das hier als Chromogen auftritt, abzuspalten. Es besteht somit in diesem Punkte eine sehr schöne Analogie zwischen den Lebensvorgängen der Pflanze und des Tieres, eine Übereinstimmung, die, wie wir später sehen werden, auch in anderer Hinsicht die Stoffwechselforgänge der Schmetterlingspuppe auszeichnet.

### Literaturverzeichnis.

- 1 a. GEORG DORFMEISTER, Über die Einwirkung verschiedener während der Entwicklungsperiode angewandter Wärmegrade auf die Färbung und Zeichnung der Schmetterlinge. In: Mitt. d. naturw. Ver. f. Steiermark. Graz 1864. Heft II, S. 99—108.
- 1 b. — Über den Einfluß der Temperatur bei der Erzeugung von Schmetterlingsvarietäten. Ibid. Jahrg. 1879, S. 1—8.
2. E. FISCHER, Lepidoterologische Experimentalforschung. Allg. Zeitschr. f. Entom. Bd. VIII. 1903.
- 3 a. O. v. FÜRTH und H. SCHNEIDER, Über tierische Tyrosinasen und ihre Beziehungen zur Pigmentbildung. Beiträge z. chem. Physiol. u. Pathol. Zeitschr. f. d. ges. Biochemie. Bd. I. Heft 5 und 6. 1901.
- 3 b. — Vergleichend-chem. Physiol. d. niederen Tiere. G. Fischer, Jena 1903.
4. GONNERMANN, Homogenitinsäure, die farbenbedingende Substanz dunkler Rübensäfte. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. LXXXII. 1900. S. 289.

- 5 a. Gräfin v. LINDEN, Morphologische und physiologisch-chemische Untersuchungen über die Pigmente der Lepidopteren. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XCVIII. 1903. S. 1—89.
- 5 b. — Der Einfluß des Stoffwechsels der Schmetterlingspuppe auf die Flügel-färbung und Zeichnung des Falters. Arch. f. Rassen- und Gesellsch.-Biologie. Jahrg. 1. Heft 4. 1904. S. 477—518.
6. NENCKI und N. SIEBERT, Über eine neue Methode die physiologische Oxydation zu messen und über den Einfluß der Gifte und Krankheiten auf dieselben. Arch. f. d. ges. Physiol. Bd. XXXI, S. 319—349. 1883.
7. A. PICTET, L'influence des changements de nourriture sur les chenilles et sur la formation du sexe de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. d. phys. et d'hist. Nat. Genève. T. XIX. 1902. p. 66—69.
- 7 a. — L'influence des changements de nourriture des chenilles sur le développement de leurs papillons. In: Compt. Rend. Soc. Helvet. sc. Nat. Genève. Arch. d. sc. phys. et nat. p. 146—167.
- 7 b. — Variations des papillons provenant des changements d'alimentation de leurs chenilles et de l'humidité. Arch. sc. phys. et nat. Genève Ann. 107. Période 4. T. XVI. 1903. p. 585—588.
8. M. STANDFUSS, Über die Gründe der Variation und Aberration des Falterstadiums bei den Schmetterlingen mit Ausblicken auf die Entstehung der Arten. Leipzig 1894.
- 8 a. — Weitere Mitteilungen über den Einfluß extremer Temperaturen auf Schmetterlingspuppen. Entomol. Zeitschr. 1895. Nr. 12. S. 1—8.
- 8 b. — Experimentelle zool. Studien an Lepidopteren. Neue Denkschrift d. allg. schweiz. Gesellsch. f. d. ges. Naturw. 1898. S. 5—40. Taf. I—V.
- 8 c. — Gesamtbild der bis Ende 1898 an Lepidopteren vorgenommenen Temperatur- und Hybridationsexperimente. Insektenbörse. Jahrg. XVI. Nr. 11. 1899. 24 S. 4 Taf.
9. E. B. POULTON, The experimental proof, that colours of certain lepidopterous Larvae are largely due to modified plants pigments derived from food. Proc. roy. soc. T. LIV. 1893.
10. WEISMANN, Studien zur Descendenztheorie. I. Über den Saisondimorphismus der Schmetterlinge. Leipzig 1875.

## Erklärung der Abbildungen.

### Tafel XXV.

Fig. 1. Unter normalen Bedingungen aufgewachsene *Vanessa urticae*.

Fig. 2. Puppenhülle von *Vanessa urticae*.

Fig. 3. *Vanessa urticae*, deren Puppe sich in Sauerstoffatmosphäre entwickelt hat.

Fig. 4. *Vanessa urticae* var. *ichnusa*. Raupe und Puppe haben ihre Entwicklung auf dem Thermostaten bei einer Temperatur von 32—35° C. durchlaufen. Puppenruhe 6 Tage.

Fig. 5. Unpigmentierte, perlmutterglänzende Puppenhülle der *Vanessa urticae* var. *ichnusa* (Fig. 4).

Fig. 6. *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides*. Die 72 Stunden alte Puppe hat 24 Stunden in Kohlensäureatmosphäre verbracht. Puppenruhe 14 Tage.

Fig. 7. *Vanessa io*, unter normalen Bedingungen aufgewachsener Falter.

Fig. 8. *Vanessa urtica* aberr. *ichnusoides*. Die 12—18 Stunden alte Puppe befand sich 24 Stunden lang in Kohlensäureatmosphäre. Puppenruhe 13 Tage.

Fig. 9. *Vanessa io* aberr. *belisaria* Oberth. Die 24—36 Stunden alte Puppe befand sich während 39 Stunden in Stickstoffatmosphäre. Puppenruhe 16 Tage.

Fig. 10. *Vanessa urticae* aberr. *ichnusoides*. Die 48 Stunden alte Puppe befand sich 24 Stunden lang in Kohlensäureatmosphäre. Puppenruhe 14 Tage.

# Betrachtungen über die Phylogenie der Crustaceenbeine.

Von

**Joh. Thiele**

Berlin.

---

Mit Tafel XXVI—XXVII und 1 Figur im Text.

---

Wenngleich in allen Arbeiten über Crustaceen eine Beschreibung der Beine mit allen äußeren Merkmalen einen mehr oder weniger breiten Platz einzunehmen pflegt und wenngleich schon einige Autoren sich mit deren Vergleich in den verschiedenen Gruppen beschäftigt haben, gibt es doch noch mancherlei Gesichtspunkte, die bei vergleichender Betrachtung wenig berücksichtigt worden sind. Eine möglichst strenge Beachtung der natürlichen Verwandtschaft scheint mir eine der ersten Hauptsachen zu sein, denn nur unter Führung der Phylogenie kann man sich davor schützen, daß man Dinge miteinander vergleicht, die nicht homolog und daher nicht wohl morphologisch vergleichbar sind. So verhält es sich z. B. mit BÖRNER'S Arbeit (1903), worin nicht nur die Beine von Tracheaten, sondern auch von *Limulus* und Pantopoden mit denen von beliebigen Malacostraken verglichen und in ihren Gliedern homologisiert werden, obwohl doch kein Zoologe diese Gruppen in so nahe gegenseitige Beziehung zu bringen vermocht hat, daß eine Homologie der Beinglieder auch nur einen Schatten von Berechtigung hätte.

Mir hat vor allem die Beschäftigung mit den Leptostraken den Anlaß zu einer vergleichenden Betrachtung gegeben, weil diese Gruppe zu andern Gruppen höchst interessante Beziehungen aufweist, denen weiter nachzugehen mir wichtig erschien. Ist doch die Stellung der Leptostraken noch kaum ohne Widerspruch festgestellt, freilich kann meiner Meinung nach kaum zweifelhaft sein, daß sie am nächsten mit den Euphausiiden verwandt sind, wenngleich gewisse Merkmale auf die Phyllopoden und vermutlich auch auf die Copepoden hinweisen, sie sind im ganzen die primitivste Gruppe in der Reihe der

Malacostraken und daraus ergibt sich von selbst eine gewisse Verwandtschaft mit den übrigen Crustaceen.

Wegen dieser vermittelnden Stellung der Leptostraken will ich mit der Beschreibung ihrer Beine beginnen, wobei ich bemerke, daß ich von der Beschreibung solcher Einzelheiten, welche für die hier erörterten Fragen ohne Belang sind, wie besonders der Borsten und Dornen, Abstand nehme. Sie sind in den speziellen Beschreibungen meist genügend berücksichtigt. Auch auf den Tafeln habe ich sie ganz oder größtenteils fortgelassen.

Die acht Paare von Brustbeinen (Cormopoden) verhalten sich am einfachsten bei der Gattung *Nebaliella*, die im Südpolargebiet vorkommt, denn bei ihr fehlen die Epipoditen ganz. Vom Ansatz zum Ende hin verschmälert sich jedes Bein (vgl. THIELE, 1904, Taf. I, Fig. 14—16) allmählich und ziemlich gleichmäßig, im proximalen Teil ist es daher breit und blattförmig dünn, im distalen schmal und mehr zylindrisch. Für das Verständnis der Gliederung ist es sehr wichtig, daß die Cuticula nicht panzerartig fest, sondern dünn und hautartig ist, damit hängt es zum Teil zusammen, daß die Glieder nicht durch deutliche Gelenke, sondern nur durch mehr oder weniger schwache Querlinien getrennt werden.

Die Gliederung ist noch in den ersten Anfangsstadien begriffen, nur zwischen dem ersten, proximalen Gliede (Coxale) und dem nächsten (Basale) ist ein deutliches Gelenk erkennbar, das, wie wir später sehen werden, auch phylogenetisch besonders wichtig ist und das älteste Gelenk des Crustaceenbeines darstellt. Das Basale geht ohne Absatz oder eigentliches Gelenk in den Endopoditen über, doch läßt sich bei starker Vergrößerung eine unbedeutende ringförmige Verdünnung der Cuticula wahrnehmen; ein Gelenk ist hier schon aus dem Grunde nicht anzunehmen, weil überhaupt kein Muskel vorhanden ist, der die beiden Glieder gegeneinander bewegen könnte. Ähnlich verhält es sich mit der Verbindung zwischen dem ersten und zweiten Gliede (Ischiale und Merale) des Endopoditen und erst unter der eingeschnittenen Linie, welche diese beiden Glieder trennt, beginnt eine einzelne Längsmuskelfaser, welche dicht am Außenrande des Endopoditen gelegen ist und durch drei Glieder (Merale, Carpale und Propodale) zieht, um sich am letzten Gelenk anzuheften. Dies ist der einzige Muskel im Endopoditen, dessen Zusammenziehung eine geringe Bewegung des Terminalgliedes mit seinen Borsten nach außen hin bewerkstelligen kann. Das Gelenk, an dem er endet, und in geringerem Grade die

beiden vorhergehenden, können demnach als funktionierend angesehen werden.

Die Muskulatur, die das Bein bewegt, liegt ausschließlich im Leibe und im proximalen Gliede, dem Coxale, das an seiner Außenseite einen kleinen Einschnitt zeigt, durch den sich der untere, eine Drüse enthaltende Teil, gegen den oberen, der eine dünnere Falte bildet, absetzt. In diesem Fältchen ein besonderes Glied zu erkennen, ist mir unmöglich, es kann nur als Teil des Coxalgliedes angesehen werden.

Von den Muskeln, welche dieses Glied durchziehen (Fig. 1), endet ein äußerer und ein innerer ziemlich starker Längsmuskel am distalen Rande des Gliedes, während zwei schwache Muskeln dazwischen ungefähr mit ihnen parallel laufen. Ein Schrägmuskel zieht kaum bis in die Mitte der Innenseite herab, ein anderer, senkrecht zu diesem, endet am distalen Gliedrande.

An der Außenseite schließen die beiden ersten Beinglieder, das Coxale und Basale, nicht aneinander, sondern bilden einen breiten Zwischenraum, wie aus meiner Fig. 1 deutlich zu erkennen ist; diesen Zwischenraum kann ich nur als eine Art Gelenkverbindung ansehen, nicht als besonderes Glied. Am proximalen Teil des Basale heftet sich der Exopodit an. Ein Schrägmuskel, der im Coxale an dem inneren Längsmuskel entspringt, endet in dem Verbindungsstück, ohne in den Exopoditen einzutreten, und ein anderer Muskel verläuft ungefähr senkrecht zum vorigen aus dem proximalen Teil des Basale schräg nach oben und außen, endlich ein kurzer Muskel etwas weiter median aus dem Basale gleichfalls in das Verbindungsstück, etwa in der Längsrichtung des Beines. Zwei ziemlich schwache Muskelzüge entspringen dicht zusammen im Basale und verlaufen etwa unter  $45^\circ$  divergierend bis in den Exopoditen hinein. In diesem selbst ist kein Muskel wahrzunehmen.

Der Basipodit mit seiner Muskulatur verhält sich im ganzen bei den andern Leptostrakengattungen sehr ähnlich, besitzt aber bei ihnen einen von der Gelenkhaut entspringenden Epipoditen, der bei *Paranebalia* ziemlich klein, bei *Nebalia* und *Nebaliopsis* sehr groß ist. Für ihn hat sich nur ein unbedeutender Muskel entwickelt, der vom unteren Rand der Insertion schräg aufwärts zieht und sich am distalen Rande des Coxale anheftet. Die übrigen Muskeln sind bei *Nebalia* denen von *Nebaliella* an Stärke etwa gleich, bei *Paranebalia* (Fig. 2) indessen wesentlich kräftiger. Von den beiden Muskeln zum Exopoditen ist der obere schwächer als der untere, während der aus

dem Basale nach dem Außenrande verlaufende Muskel deutlich stärker und zweiteilig ist, er ist weniger schräg, sondern mehr waagrecht und inseriert unter dem Schrägmuskel zum Coxale.

Im Endopoditen fehlt bei *Nebaliopsis* eine Muskulatur und eine Gliederung vollständig, ohne Grenze geht das Basale in den Endopoditen über, dagegen sind bei den beiden andern Gattungen mehr oder weniger deutlich die Glieder erkennbar. Bei *Nebalia* hat sich im weiblichen Geschlecht am Endglied ein Fächer großer Borsten ausgebildet, mit dem die Jungen gehalten werden; zur Bewegung dieses Borstenfächers hat sich eine ziemlich kräftige Muskulatur entwickelt, die vom letzten Gelenk aufwärts zieht, ich unterscheidete drei Muskeln, einen äußeren, der an der Grenze zwischen Merale und Carpale inseriert, einen mittleren, der bis über diese Grenze zum Innenrande des Merale läuft, und einen inneren, zum Innenrande des Propodale (Fig. 3), dagegen kann ich beim Männchen nur den schwachen äußeren Muskel erkennen.

Wesentlich verschieden ist hinwieder die Muskulatur im Endopoditen von *Paranebalia* (Fig. 2). Hier entspringt ein kräftiger Längsmuskel dicht unter der Grenze zwischen Basale und Ischiale und verläuft in der Nähe des Außenrandes durch drei Glieder bis in den proximalen Teil des Propodale, in dem er sich am Außenrand anheftet. Ein kurzer Muskel zieht von der Grenze zwischen Propodale und Carpale zum Innenrande des letzteren Gliedes, dessen Mitte er nicht erreicht. Hier ist demnach das Hauptgelenk nicht das letzte zwischen Propodale und Endglied, sondern das nächst höhere.

Es fehlt also im Endopoditen der Leptostraken an einer jedem Gliede entsprechenden Muskulatur, daher ist es kaum möglich, hier von einer echten Gliederung wie bei andern Malakostraken zu sprechen, sondern es ist erst eine unechte Gliederung vorhanden, ähnlich der Ringelung, wie sie an den Beinen von verschiedenen Malakostraken vorkommt, z. B. am Propodale von Mysiden (vgl. Fig. 7). Das gänzliche Fehlen einer Gliederung bei *Nebaliopsis* indessen wird kaum als Grund angesehen werden dürfen, ihre Cormopoden als besonders primitiv aufzufassen.

Sehr bemerkenswert scheint mir die Tatsache zu sein, daß bei *Nebaliella* auch die hintere Maxille denselben Bauplan zeigt wie die Cormopoden und nur durch die Ausbildung von Kauladen an der Innenseite des Basipoditen ein andres Aussehen erhalten hat (Fig. 4).

Die Muskulatur im Coxalglied, das zwei Kauladen trägt, ist nur

schwach ausgebildet, doch im ganzen der in den Cormopoden recht ähnlich; der innere Längsmuskel endet aber teils zwischen den beiden Laden des Coxale, teils zwischen denen des Basale und von hier setzt er sich bis zur Mitte des Endognathen am Innenrand fort. Ein Schrägmuskel zieht aus dem Coxale bis in die Nähe der Insertion des Exognathen herab und zu diesem kommt ein ziemlich quer gerichteter Muskel von der Mitte des Basale.

Bei *Nebalia* habe ich auch am Außenrand des Endognathen einen kurzen Muskelfaden im proximalen Teil wahrgenommen. Der Endognath ist bei *Nebalia* zweigliedrig, sonst ungeteilt.

Auch an den vier vorderen Pleopoden (vgl. 1904, Fig. 19—21) läßt sich derselbe Bauplan erkennen, doch ist die Muskulatur in dem Basipoditen sehr verstärkt, wodurch diese bedeutend massiger, mehr zylindrisch geworden sind, das Coxalglied ist kurz und mit dem Basale mehr oder weniger vollständig verschmolzen; durch seine massige Form hebt sich der Basipodit sehr von den beiden Endästen ab, die beide nach Ansatz und Beweglichkeit einander ähnlich geworden sind.

Außer den starken Längsmuskeln, die im Basipoditen herabziehen, erkenne ich Schrägmuskeln zur Innen- und zur Außenseite. Die am Exopoditen inserierenden Muskeln sind bedeutend stärker als die vom Endopoditen; außer einem äußeren und einem inneren Längsmuskel sehe ich einen Schrägmuskel, der über dem Ansatz des Endopoditen sich anheftet, vom Exopoditen emporziehen. Im Endopoditen verläuft ein Längsmuskel aus dem kurzen proximalen Stück etwa durch zwei Drittel der Länge herab und ein ähnlicher Längsmuskel durchzieht den Exopoditen etwa zu drei Viertel und von seinem Ende bis zum Ansatz der terminalen Borsten wird er durch einen andern Muskel fortgesetzt.

Die übrigen Körperanhänge: vorn die vordere Maxille, die Mandibel und die hinteren Antennen, hinten die beiden letzten Pleopoden haben den einen ihrer beiden Äste verloren, an den vorderen Anhängen wahrscheinlich den äußeren, an den hinteren vielleicht den inneren, da der vorhandene Ast in Form und Borstenbesatz dem Exopoditen ähnlicher ist und da ja, wie erwähnt, an den Pleopoden der Exopodit durch stärkere Muskulatur über den Endopoditen das Übergewicht erhalten hat, dagegen ist an den Cormopoden und den hinteren Maxillen der Endopodit als Fortsetzung des Basipoditen gegenüber dem Exopoditen, der nur einen seitlichen Anhang darstellt, im Übergewicht, die Muskulatur des letzteren sehr schwach entwickelt, wodurch sein Ausfallen erklärlich wird.

Wesentliche Unterschiede gegenüber den Cormopoden der Leptostraken, auch der *Paranebalia*, die im ganzen sich ihnen am meisten nähert, zeigen die Brustbeine der Euphausiiden, freilich haben sie denselben Grundplan, den zweigliedrigen Basipoditen und die beiden Endäste, doch hat ihre Muskulatur und damit im Zusammenhang ihre Gliederung einen bedeutend höheren Grad erreicht und nichts wesentliches unterscheidet ihre Beingliederung von derjenigen der niederen Decapoden. Jedes Glied vom Endopoditen (mit Ausnahme des Endgliedes) hat seine eigne Muskulatur (Fig. 5), welche das nächstfolgende Glied zu beugen und zu strecken vermag, die Glieder sind ganz scharf gegeneinander abgesetzt und durch Gelenke verbunden, an denen die Muskeln sich anheften; der unechten Gliederung der Leptostraken steht hier eine echte gegenüber.

Sehr merkwürdig ist die Verbindung zwischen dem Basipoditen und dem ersten Gliede des Endopoditen (Ischiale), denn kein Muskel kann sie gegeneinander bewegen und somit ist auch kein Gelenk vorhanden, aber an dieser Stelle löst sich der Endopodit leicht ab, die Cuticula hat hier jedenfalls einen ringförmigen Einschnitt, der eine solche Trennung leicht möglich macht. Ähnlich tritt bei Mysiden und Decapoden zwischen denselben Gelenken eine Ablösung ein.

Das Basale wird mehr oder weniger vollständig von den starken Muskeln erfüllt, die von der Innenseite zum Exopoditen verlaufen und diesen bewegen (Fig. 6), somit hat dieses Glied, das hier sehr stark entwickelt ist, seine Hauptbedeutung in seiner Beziehung zum Exopoditen, während eine Muskulatur, die den Endopoditen zu bewegen vermöchte, gänzlich fehlt, wie ich soeben schon betont habe. Ein breiter Längsmuskel, der vorn an der Innenseite aus dem Coxale zum Basale herabzieht, endet zum Teil an der oberen Grenze dieses Gliedes, während sich die innere, d. h. der Mitte des Tieres zunächst liegende Hälfte weiter fortsetzt, aber den Ansatz des Endopoditen nicht erreicht.

Die starke Muskulatur im Coxale läßt sich im ganzen auf die von *Paranebalia* zurückführen; in Fig. 6 nimmt man außer den Längsmuskeln den ziemlich auffallenden Schrägmuskel zur Innenseite wahr und auch der Schrägmuskel zur distalen Außenecke ist deutlich.

Ein flacher Muskel, der im Basale über und hinter den Muskeln des Exopoditen entspringt und schräg nach außen emporzieht, dürfte dem Doppelmuskel bei *Paranebalia* entsprechen, der über dem Grunde des Exopoditen endet. Der letztere ist ganz von einer Muskelmasse

erfüllt, während er bei Leptostraken überhaupt gar keine Muskulatur enthält; auch hierin unterscheiden sich die Euphausiiden sehr auffällig von den Leptostraken. Während bei diesen das Bein ausschließlich im basalen Teil bewegt wird und die beiden Endäste bewegungslose Anhänge darstellen, wird bei jenen der Exopodit für sich allein als Ruder verwendet, während das 2.—5. Glied vom Endopoditen durch die Muskeln in den nächsthöheren Gliedern bewegt werden. Die Verwendbarkeit der beiden Äste zu verschiedenen Zwecken ist eingeleitet.

Die Mysiden verhalten sich im ganzen ähnlich wie die Euphausiiden, doch sind folgende Unterschiede von Bedeutung (Fig. 7): das Coxalglied ist nicht mehr gegen den Körper beweglich, sondern mit diesem verwachsen, so daß die ursprüngliche Art der Beinbewegung so gut wie völlig unterdrückt ist; im Basale nehmen die Muskeln zum Exopoditen zwar bei weitem den größten Raum ein, doch haben sich daneben zwei Muskeln entwickelt, die sich dem Grunde des Endopoditen anheften und diesen vermutlich in beschränktem Maß bewegen können. Das Ischiale ist ein kurzes dreieckiges Glied, das sich an die Außenseite des Merale anheftet, dies ist gestreckter, die Dimensionen der drei mittleren Glieder verhalten sich recht verschieden, das Carpale und Propodale sind bei *Arachnomysis* ungemein verlängert und ihre Muskulatur ist dementsprechend auf den distalen Teil beschränkt (vgl. Thiele 1905, Fig. 6).

Das Propodale ist häufig geringelt; bei *Praunus flexuosus* durchzieht ein Längsmuskel die proximale Hälfte dieses Gliedes und heftet sich der Innenseite an, ohne — soviel ich erkennen kann — irgendwie mit dem Endglied in Verbindung zu stehen, so daß hier das Propodale in seiner proximalen Hälfte gekrümmt, aber nicht das Endglied bewegt werden kann, wie es gewöhnlich der Fall ist (Fig. 8).

Dieses stellt sich als ein kurzes, in der Endhälfte klauenartiges Gebilde dar, was darauf schließen läßt, daß der Endopodit zum Kriechen und zum Ergreifen von Beute befähigt ist — von der Umwandlung der vorderen Cormopoden in »Kieferfüße« sehe ich ab, ihre besondere Gestaltung kann ich hier nicht berücksichtigen. Zwischen dem Carpale und dem Propodale hat sich ein Hauptgelenk (Knie) entwickelt, während die mittleren Gelenke der Euphausiiden mehr gleichartig sind; für morphologischen Vergleich erscheint mir die Stelle des Hauptgelenkes wenig bedeutsam.

Von den Mysiden noch ziemlich verschieden sind die Cormopoden von *Lophogaster*, doch zeigen auch die vorderen von den hinteren nicht unbeträchtliche Abweichungen. Das Coxale dürfte gegen den Körper eine gewisse Beweglichkeit behalten haben und es ist im Gegensatz zu den Mysiden mit komplizierten Kiemen ausgestattet. Das Basale hat an den hinteren Beinen kürzere und gedrungene, an den vorderen längere und dünnere Form; in jenen ist die Muskulatur zum Endopoditen ungefähr so stark wie die zum Exopoditen, in diesen bedeutend kräftiger geworden, so daß hier die Beweglichkeit des Endopoditen größer und wichtiger geworden ist als die des Exopoditen. Ein ziemlich kräftiger Längsmuskel durchzieht die proximale Hälfte des Basale.

Von den fünf Gliedern des Endopoditen ist das Ischiale kurz und ringförmig, während das Meralé besonders an den hinteren Beinen von sehr starker Muskulatur erfüllt ist, daher ist das Gelenk gegen das Carpale hier das wichtigste, ein Knie. Das Endglied ist im Verhältnis zu den vorhergehenden Gliedern wesentlich länger als bei Mysiden, wie bei ihnen am Ende klauenartig geformt.

Im ganzen dürften die Beine der Lophogastriden die meiste Ähnlichkeit mit denen der primitivsten Decapoden aufweisen, die noch mit einem Exopoditen versehen sind, wenigstens kann man das aus den Kiemen, dem Hauptgelenk und dem Endgliede schließen.

Von diesen Decapoden habe ich *Pasiphaea* zum Vergleich untersucht. Der Hauptunterschied gegenüber den Lophogastriden ist die bedeutendere Differenzierung der einzelnen Beine, von denen die beiden auf die drei Kieferfüße folgenden mit Scheren ausgestattet sind (Fig. 9); deren Körper ist dem Propodale, der bewegliche Finger dem Endgliede homolog. Das Carpale ist ein kurzes Verbindungsglied, während das Meralé die den unteren Teil des Beines hauptsächlich bewegende Muskulatur enthält. Die Verbindung des Ischiale nach beiden Seiten dürfte wenig beweglich sein. Die Muskulatur zum Exopoditen überwiegt ein wenig die zum Ischiale. Im Coxale geht die Muskulatur in sehr ausgesprochener Weise zu zwei Punkten des distalen Gelenkes, so daß das Basale offenbar gut beweglich ist.

Das nächst hintere Bein ist sehr dünn und lang, das erste, zweite und vierte Glied sind stark verlängert, das dritte und fünfte kurz. Das zylindrische Endglied trägt keine Klaue, sondern einige kleine Bürstchen am Ende. Die Muskulatur, die im Basale an das Ischiale herantritt, ist sehr schwach. An der Innenseite des Ischiale dicht

unter dem Gelenk scheint ein Sinnesorgan zu liegen, jedenfalls sehe ich dort einen dichten Zellhaufen, zu dem ein Zweig des Bein-nervs geht.

An den beiden hintersten Beinen ist das Merale am längsten und das Endglied blattförmig gestaltet.

Die hauptsächlich verwendeten Gelenke sind hier die zwischen Coxale und Basale und zwischen Merale und Carpale; das letzte Gelenk ist an den mittelsten Beinen ganz in den Dienst der Schere getreten und das vorletzte wird hauptsächlich eine gewisse Beweglichkeit der Schere gewährleisten.

Wenn nun der Exopodit verloren geht, wie es bei der großen Mehrzahl der Decapoden der Fall ist, so wird davon ausschließlich das Basale betroffen, in dem die zugehörige Muskulatur verschwindet, und da die Beweglichkeit zwischen ihm und dem Ischiale nur gering ist, verliert es den größten Teil seiner bisherigen Bedeutung. Die resultierende Beinform ist eine solche, wie sie Fig. 10 darstellt. Auf weitere Einzelheiten der Decapoden-Beine kann ich nicht eingehen, bezüglich ihrer Gliederung ist kaum noch ein wesentlicher Fortschritt wahrzunehmen.

Aus dem, was ich soeben vom Basale gesagt habe, und aus der Eigentümlichkeit, die ich vorher hervorhob, daß der Endopodit sich in der Regel bei Insulten vom Basale trennt, geht hervor, daß die Gliederung bei Isopoden — zum Vergleich will ich das gewöhnlich gewählte *Asellus*-Bein heranziehn — anders zu deuten ist, als es bisher zumeist geschehen ist. Hier ist das Coxale mit dem Körper verwachsen und ähnlich wie bei Decapoden treten zu seinem unteren Gelenk zwei starke Muskelbündel heran. Es folgt ein kleines Glied ohne Muskulatur, das am Coxale haftet, wenn sich das Bein ablöst, daher halte ich es für das Basale. Nun besteht aber der Endopodit aus sechs Gliedern (Fig. 11), statt aus fünf wie bei Schizopoden und Decapoden, so daß im Vergleich mit diesen ein Glied mehr vorhanden ist, das durch Teilung eines der ursprünglichen Glieder entstanden sein kann, vielleicht des Ischiale, dessen Muskulatur sich eigenartig verhält, oder des Endgliedes, oder das letzte Glied des Isopodenbeines entspricht überhaupt keinem der ursprünglichen Glieder, sondern stellt einen beweglichen Dorn dar.

Ähnlich dürften sich die Beine der Cheliferen und Amphipoden verhalten; es kann eine mehr oder weniger feste Verwachsung zwischen dem Basale und Ischiale eintreten, so daß das auf das Coxale folgende Glied ihrer Summe homolog sein würde, so am Scheren-

und am Grabfuß von *Apseudes*, an denen im proximalen Teil noch kleine Exopoditen erhalten sind; daß das ganze Glied dem Basale entspräche, halte ich nicht für wahrscheinlich. Das letzte Glied am Grabfuß trägt außer der beweglichen Endklaue noch mehrere starke Dornen, so daß man leicht auf den Gedanken kommt, daß jene mit diesen ursprünglich gleichwertig ist, indessen fällt hier auch eine enge Beziehung des kurzen Merale zu dem Ischiale auf, da seine Muskeln, die das Carpale bewegen, mehr oder weniger weit in das Ischiale hinaufreichen, so daß man daran denken kann, daß beide ursprünglich eins gewesen sind (Fig. 12). Im Scherenbein bilden sie eine einheitliche Masse. Es scheint mir demnach möglich, daß das mit dem Exopoditen verschene Glied des Scherenbeins aus Basale und Ischiale verwachsen ist und daß an den folgenden Beinen sich ein Glied von seinem distalen Ende abgliedert hat, das also nicht dem Merale von Decapoden homolog wäre. Diese Verhältnisse bedürfen aber noch weiterer Untersuchung.

Indem ich nun zur vergleichenden Betrachtung der Beine anderer Crustaceengruppen übergehe, ist vor allem die merkwürdige Ähnlichkeit zwischen den Beinen von Branchipodiden (Fig. 13) und der hinteren Maxille von *Nebaliella* (Fig. 4) hervorzuheben, nichtsdestoweniger kann man mit Bestimmtheit sagen, daß gerade das Merkmal, worauf diese Ähnlichkeit in erster Linie beruht, nämlich die Gegenwart lappenartiger Fortsätze an der Innenseite des Basipoditen, nicht auf Homologie beruht, sondern daß die Lappen (Enditen, Kauladen) in beiden Fällen für sich entstanden, also nur analog sind. Trotzdem erscheint mir dieser Vergleich sehr wichtig, weil man aus ihm sofort zu Schlüssen über die morphologische Bedeutung dieser Lappen gelangt. Ebenso wie bei der hinteren Maxille der Leptostraken ist die Gliederung des Basipoditen auch bei Phyllopoden von der Ausbildung und Zahl solcher Fortsätze gänzlich unabhängig, das Coxale trägt ihrer zwei, das Basale bei *Nebaliella* und den Phyllopoden drei, bei *Nebalia* zwei; andre Malacostraken verhalten sich in Zahl und Form dieser Lappen recht verschieden<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Bei dieser Gelegenheit möchte ich erwähnen, daß mir die zweite Maxille von *Lophogaster* anders erscheint, als sie BOAS (1883, S. 499, Fig. 25) aufgefaßt hat, nämlich die beiden Kauladen gehören zum Coxale, während das Basale keine solche besitzt, BOAS hat es irrtümlich für das Proximalglied des Palpus erklärt (»Der Palpus ist dreigliedrig, sein proximales Glied ist sehr breit, an der Außenseite mit einem abgerundeten Fortsatz versehen«). Dieser Fortsatz enthält den größten Teil der Muskulatur des Basale, während ein kräftiger Muskel zum Exopoditen aus dem über dem Palpus gelegenen Teil kommt, was unmög-

Ich habe hier ein Bein von *Branchinecta* (Fig. 13) abgebildet, worin die Muskulatur noch ziemlich schwach entwickelt ist. An der Innenseite findet sich zu oberst ein langer, flachgerundeter Lappen, von welchem der nächste, bedeutend kleinere, durch einen ziemlich tiefen Einschnitt getrennt ist, beide sind dicht mit langen Fiederborsten besetzt, außerdem trägt jeder einen kurzen und einen langen Dorn, der proximale Lappen in der Mitte noch einen schwächeren. Ihnen beiden gegenüber liegt an der Außenseite des Beines die Kiemenlamelle (*b*). Es folgen innen drei ziemlich gleich große, deutliche Lappen, die einige Dornen und vom Rand entfernt zwei oder drei Fiederborsten tragen; dem proximalen von ihnen liegt außen der Epipodit gegenüber.

Wichtig ist nun ein Vergleich der Muskulatur mit der in den Brustbeinen von Leptostraken. Weniger noch als bei ihnen ist die Haut cuticularisiert und undeutlicher dementsprechend die Gliederung. Die aus dem Körper kommenden Muskeln enden meist in der Gegend, wo der Epipodit entspringt; da ein abgesetztes Gelenk fehlt, müssen sie in dem Glied enden, das sie bewegen sollen, demnach reichen sie bis unter die Stelle herab, die dem Gelenk entspricht.

Ganz ähnlich wie bei Leptostraken wird das Coxale von einem ziemlich kräftigen äußeren, von einem mittleren und einem zum Teil weit ins Basale herabreichenden, zum Teil im Coxale endigenden inneren durchzogen. Deutlich ist auch der Schrägmuskel, der mit einzelnen Enden gegen die Außenseite herabläuft. Nicht so deutlich ist ein Schrägmuskel zur Innenseite wahrzunehmen; ich vermute, daß der im Coxale endigende Teil des inneren Längsmuskels in Verbindung mit einigen ziemlich auffallenden Quermuskeln nach dem Innenrande hin seine Stelle vertreten.

Ein Schrägmuskel, der aus der unteren Hälfte des Coxale schräg nach außen herabzieht, ist jedenfalls dem Muskel homolog, der bei Leptostraken über dem Ansatz des Exopoditen endet — ähnlich hier unter der Insertion des Epipoditen. Ganz ähnlich wie bei Leptostraken verlaufen zum Exopoditen zwei Muskeln, welche diesen bewegen.

So weit kann man den Vergleich bis in die Einzelheiten durchführen, auch ein kleiner mittlerer Längsmuskel im Basale, der in der Gegend,

---

lich sein würde, wenn dies wirklich ein Tasterglied wäre. Demnach ist der Taster wie bei Mysiden zweigliedrig und wie bei ihnen sind die Kauladen des Coxale an dem Basale herabgerückt.

wo der mittlere Längsmuskel des Coxale aufhört, entspringt, dürfte dem von Nebalien entsprechen — etwas verschieden ist nur eine kleine Muskelgruppe, die aus der Mitte des Basale zum Endopoditen schräg nach innen herabzieht, ein Teil läuft eine Strecke weit in diesen hinein, während ein anderer sich nach der Innenecke am Grunde des Endopoditen richtet und von hier durch einen andern, der dem Innenrande des Endopoditen entlang zieht, fortgesetzt wird. Während in den Cormopoden der Leptostraken eine entsprechende Muskulatur fehlt, ist in der hinteren Maxille, wie wir gesehen haben, ein innerer Längsmuskelfaden bis in die Mitte des Endopoditen zu verfolgen.

Ganz von selbst hat sich bei diesem Vergleich ergeben, daß ich am Phyllopodenbein von einem Coxale, einem Basale und einem Endopoditen gesprochen habe, in der Tat folgt unzweideutig, daß der Teil, der innen die beiden proximalen Lappen trägt und außen zur Kiemenlamelle ausgezogen ist, dem Coxale, der mittlere Teil mit den drei weiteren Lappen, dem sich außen der Exopodit anheftet, dem Basale und das blattförmige Ende des Beins dem Endopoditen homolog ist. Der Grund, von dem der Epipodit entspringt, kann ähnlich wie bei Leptostraken als neutrales Verbindungsstück zwischen den beiden Gliedern des Basipoditen angesehen werden.

Andre Branchipodiden, z. B. *Streptocephalus lamellifer* (THIELE 1900, Fig. 8), können bedeutend stärkere Muskeln haben; in der bezeichneten Abbildung sind sie etwas undeutlich dargestellt, doch ist zu erkennen, daß sie fast sämtlich wesentlich stärker sind als bei *Branchinecta*, so die beiden Muskeln zum Exopoditen und in diesem eine fächerförmig nach unten strahlende Muskulatur, die bei *Branchinecta* auch vorhanden, aber viel schwächer ist, so auch der mittlere Längsmuskel zum Endopoditen, während der innere Muskel schwach geblieben ist. Die beiden Innenlappen des Coxale sind ziemlich undeutlich getrennt und die drei am Basale bedeutend kleiner als bei *Branchinecta*, aneinander dicht zusammengedrückt.

Von den Beinen der Branchipodiden sind die der Conchostraken wesentlich verschieden, der proximale Endit von *Estheria* (vgl. 1900, Fig. 24) ist schmal, zugespitzt, am Ende mit einigen Dörnchen, außerdem wie die folgenden distal mit zwei Borstenreihen, proximal mit einer queren Reihe besetzt, die folgenden drei Enditen sind gerade abgeschnitten, wenig vortretend, allmählich distalwärts kürzer werdend, der letzte ist abgerundet und mit einem langen fingerförmigen, borstenlosen Anhang versehen, der nur am Ende einige Sinneshärchen trägt

und sicher ein Sinnesorgan darstellt. Der Endopodit ist schmal, am Grunde durch ein schwaches, aber deutliches Gelenk abgesetzt, der Exopodit sehr groß, blattartig, mit einem langen Dorsalzifpel versehen, der Epipodit fingerförmig, borstenlos, während die Kiemenlamelle der Branchipodiden hier kein Homologon hat.

Auch die Muskulatur ist recht wesentlich verschieden, hauptsächlich dadurch, daß ihr unterer Teil, der hauptsächlich dem Basale angehört, sehr viel stärker entwickelt ist. Die Muskeln des Coxale reichen nur bis zur Mitte des zweiten Enditen herab, ein kräftiger äußerer Längsmuskel besteht aus zwei Teilen, von denen der eine nur halb so weit herabreicht wie der andre, ein dicht daneben gelegener Muskel endet fast an der Wurzel und wird an der Vorderseite durch einen schräg nach innen gerichteten Muskel fortgesetzt, dem an der Hinterseite drei parallele Bänder entsprechen; deutlich ist ein innerer Längsmuskel. Ein nach außen herabziehender Schrägmuskel breitet sich distal aus und ein Quermuskel geht zum proximalen Enditen.

Die von der Mitte des zweiten Enditen distal verlaufenden Muskeln des Basale bilden eine innere und eine äußere Gruppe. Jene besteht aus vier parallelen Muskeln, von denen die beiden inneren sogar noch weit ins Coxale hinaufreichen; sie und der folgende Muskel enden distal mit je zwei Teilen zwischen den Enditen, der mittelste sogar mit drei Teilen, so daß der innerste Muskel zwischen dem zweiten und dritten Enditen, der nächste zwischen dem zweiten, dritten und vierten, der äußerste zwischen dem vierten und fünften endet. Der weitere Muskel verläuft ungeteilt in den Endopoditen hinein; wo er in diesen eintritt, entspringt vom Gelenk noch ein schwacher Muskel, der etwas divergierend nach innen herabläuft.

Die äußere Muskelgruppe des Basale steht zum Exopoditen in Beziehung, sie besteht aus einem kräftigen Schrägmuskel, einem mehr längsgerichteten, den vorigen kreuzenden Muskel, der weit in den Exopoditen hinabreicht, einem Quermuskel, dessen distales Ende sich unregelmäßig weit ausbreitet und zum Teil in den Dorsalzifpel aufwärts zieht, und einem kleinen gegen den Ansatz des Epipoditen gerichteten Muskel. Im Exopoditen läuft auch ein Muskel vom Ansatz in den Ventralzifpel hinab.

Die Beine von *Apus* sind denen von Conchostraken viel ähnlicher, als denen der Branchipodiden; ich habe eins der vorderen von einer noch unbeschriebenen madagassischen Art abgebildet (Fig. 14). Von den Enditen ist der proximale wesentlich anders geformt und

bewaffnet als die folgenden, die sich gegen das Ende zuspitzen, nur die beiden distalen inserieren dicht zusammen und am Endopoditen, der zweite und dritte sind vom ersten und vierten und voneinander getrennt. Bekanntlich verändern sich die Beine von vorn nach hinten allmählich bedeutend, die hinteren sind kürzer, die Enditen aneinander gerückt, so daß sie den Beinen von *Estheria* und *Limnetis* (= *Lynceus*) noch bedeutend ähnlicher sind.

Der Exopodit ist mehr oder weniger kleiner, der Epipodit mehr blattförmig, auch fehlt die Kiemenlamelle am Coxale.

Die Cuticula ist verschieden stark; am Coxale fällt ein von starker Cuticula bekleideter Wulst in der äußeren Hälfte auf, dem distal etwas wie ein Gelenkknopf gegenüber liegt, und in der Mitte des Basale läuft ein starker Chitinstreifen herab, dagegen ist über dem Ansatz des zweiten Enditen die Haut dünn und faltig.

Unter diesem Enditen ist ein deutliches Gelenk wahrzunehmen, das aber nur bis etwa zur Mitte des Beines zu verfolgen ist; der erwähnte Gelenkknopf gehört aber jedenfalls dazu.

Vom dritten Enditen verläuft auch eine Grenze quer über das Bein; vielleicht kann man den Raum zwischen diesen beiden Linien, von dem der Epipodit entspringt, ähnlich wie bei *Leptostraken* für eine Zwischenhaut ansehen. Der Endopodit ist meistens durch ein deutliches Gelenk abgesetzt, das am Basale eine knopfartige Vorrangung zeigt; es ist hier deutlich, daß der Endopodit nach innen eingeschlagen, nicht nach vorn oder hinten bewegt wird.

Die Muskeln des Coxale enden meist an dem Gelenk unter dem zweiten Enditen, die des Basale beginnen hier, sie sind im ganzen durchaus nach demselben Typus geordnet, wie ich es von *Estheria* angegeben habe (Fig. 14).

Zum Exopoditen laufen zwei Muskeln schräg herab, zwei schwache schräg aufwärts und einer ziemlich quer zum Bein gerichtet; im Exopoditen ist sonst nur ein schwacher und kurzer Muskel wahrzunehmen, der ungefähr dem Innenrande parallel verläuft.

Was die Beine der *Notostraken* und *Conchostraken* von denen der *Anostraken* unterscheidet, besonders die stärkere Muskulatur zum Endopoditen und zur Innenhälfte des Basale, unterscheidet sie auch von den *Leptostraken*, die also den *Anostraken* näher stehen, wenn man von der Kiemenlamelle absieht, die eine besondere Erwerbung der letzteren ist. Der Endopodit, der sich bei *Notostraken* und *Conchostraken* durch ein deutliches Gelenk gegen den Basipoditen absetzt, bildet in den beiden andern Gruppen die einfache Fortsetzung

des letzteren und ist gegen diesen nicht oder kaum beweglich. Auch die Muskeln zum Exopoditen sind in diesen beiden Gruppen ähnlicher als in den andern, außerdem ist hervorzuheben, daß bei Anostraken die Enditen bedeutend schwächer entwickelt sind als bei diesen, der proximale zeigt nicht eine solche Ausbildung, die nach Form und Bewaffnung den Kauladen von Maxillen nahe kommt.

Die den Leptostraken und Anostraken gemeinsamen Merkmale kann man mit einem hohen Grade von Wahrscheinlichkeit für primitiv erklären, ja für die primitivsten, die überhaupt an Crustaceenbeinen erhalten sind. Von den Unterschieden ist einerseits das gänzliche Fehlen von Enditen bei Leptostraken, andererseits der völlige Mangel einer Gliederung des Endopoditen als ursprünglich zu bezeichnen. Ein Epipodit findet sich bei allen Phyllopoden und den meisten Leptostraken an derselben Stelle zwischen Coxale und Basale, er fehlt dagegen bei *Nebaliella* sowie den Branchiuren und Copepoden.

Ungefähr mit demselben Recht kann man annehmen, daß er bei den beiden Gruppen, die ihn besitzen, für sich gesondert entstanden und bei den andern noch nicht vorhanden gewesen ist, oder daß er bei jenen homolog und bei diesen verloren gegangen ist. Ich halte die erstere Annahme für wahrscheinlicher, zu deren Gunsten auch sein spätes Erscheinen in der ontogenetischen Entwicklung der Phyllopoden spricht. *Nebaliella* dürfte die primitivste Gattung unter den Leptostraken sein und die mit großen Epipoditen ausgestatteten Gattungen *Nebalia* und *Nebaliopsis* am differentesten.

Von den beiden genannten Gruppen mit zweiästigen Brustbeinen ohne Epipoditen habe ich kürzlich (1904a) meine Meinung dahin geäußert, daß die Branchiuren nicht mit den Copepoden vereinigt werden dürfen, wie das nach CLAUS bisher geschehen ist. In Fig. 15 habe ich ein Brustbein von *Dolops* mit seiner Muskulatur darzustellen versucht. Der Basipodit ist dick, walzenförmig, von starker Muskelmasse erfüllt, ähnlich wie die Pleopoden der Leptostraken, nur sind die beiden Glieder, von denen das Coxale größer ist als das Basale, deutlich voneinander getrennt.

Endopodit und Exopodit sind im ganzen gleich lang, ungegliedert und ungefähr nebeneinander vom Basale entspringend, doch zeigt meine Abbildung deutlich, daß der Exopodit mehr von der Außenseite, der Endopodit mehr vom Ende dieses Gliedes abgeht, worin ich eine bedeutsame Annäherung an das Verhalten der Brustbeine von Leptostraken erblicke. Die beiden Glieder des Basipoditen sind

ventral mit einer dichten Borstenreihe besetzt, ebenso die beiden Äste. Zwischen Leib und Coxale findet sich eine etwas querverrunzelte Verbindung, die darin ihre Bedeutung findet, daß bei den Bewegungen des dicken Beines die unelastische Haut durch diese Fältchen davor geschützt ist, schädliche Zerrungen an dem weichhäutigen Körper hervorzurufen; nichts spricht dafür, daß diese Strecke die Bedeutung eines besonderen Gliedes besitzt. Der Exopodit bildet an den drei vorderen Beinen einen proximalwärts gerichteten Fortsatz ähnlich wie der dorsale Zipfel von *Nebatiella* und Conchostraken.

Die Muskulatur besteht aus zahlreichen Zügen, die im Coxale innen und außen längsverlaufen und dazwischen verschieden schräg nach der Innen- und Außenseite hin gewendet sind, einige setzen sich bis ins Basale fort, zum Teil bis zum Anfang der beiden Äste, doch entspringen die an den Endopoditen tretenden Muskeln hauptsächlich aus dem Basale. Zum Exopoditen läuft ein Schrägmuskel, der teils ins Coxale hinaufreicht, teils im Basale bleibt. Ein breiter mittlerer Muskel, der aus dem distalen Teil des Coxale ins Basale herabzieht, kann in dem mittleren Längsmuskel des Basale von Leptostraken und Anostraken sein Äquivalent finden, wie auch sonst im großen und ganzen die Muskeln sich ähnlich wie bei diesen verhalten, nur sind die für die Bewegung der beiden Äste erforderlichen Züge weit stärker entwickelt, und in diesen Ästen verläuft auch je ein Längsmuskel. Diese Beine sind gewissermaßen eine Mittelform zwischen den Brustbeinen und den Pleopoden der Leptostraken, doch den letzteren ähnlicher, da sie wie diese ausgesprochene Schwimmbeine sind.

Diese Aufgabe haben auch die Spaltbeine der Copepoden, die im Vergleich mit denen von *Dolops* in mancher Hinsicht höher differenziert sind, so sind die beiden Äste deutlich geringelt — an dem in Fig. 17 dargestellten Bein jedes dreiteilig — und auch die beiden Glieder des Basipoditen sind nicht nur gegeneinander, sondern auch gegen den Körper scharf durch Gelenke abgesetzt, an denen die bewegende Muskulatur sich anheftet. Diese ist somit völlig auf die einzelnen Glieder begrenzt, und besonders ist hervorzuheben, daß die starke Körpermuskulatur, die das Bein bewegt, nicht in das Coxale hineinreicht, sondern an ihrem proximalen Gelenk aufhört. Eine solche scharfe Abgrenzung des Coxale gegen den Körper habe ich bei keiner der andern Crustaceengruppen wahrgenommen, bei den niederen Formen sind sonst die Beine von schwächerer Cuticula bekleidet, während bei den höheren das Coxale mehr oder weniger

dem Körper angefügt ist und sein distales Gelenk die größere Bedeutung erlangt hat.

Im Coxale liegt ein etwas schräg gerichteter breiter Muskel, der am proximalen Gelenk inseriert (Fig. 17), und drei Längsmuskeln mit distaler Insertion. Im Basale heftet sich ein breiter kurzer Muskel an der Innenseite des Endopoditen an, während zwei Muskelpaare an der Innen- und Außenseite vom Exopoditen inserieren. Der Exopodit ist meistens größer als der Endopodit und enthält in seinem Mittelstück ein Muskelpaar, welches das Endstück zu bewegen vermag, dagegen ist der Endopodit ohne Muskel. Darin verhalten sich indessen die Copepoden verschieden, so ziehen bei *Sapphirina* zwei Muskeln aus dem Basale durch das erste Glied des Endopoditen hindurch und einer durchzieht auch das zweite Glied.

Mit den mehr oder weniger unregelmäßig gestalteten Beinen der »Entomotraken«, die teils in Beziehung zur Ernährung, teils zum Begattungsgeschäft (so die hintersten Beine von Copepoden, die vordersten bei Conchostraken, die hinteren Antennen von Anostraken im ♂, das elfte Bein von Notostraken im ♀ Geschlecht) getreten sind, will ich mich nicht näher beschäftigen. Ich greife nur als Beispiel ein paar Fälle heraus.

Die beinförmige hintere Maxille von *Dolops* besteht außer den zwei Gliedern des Basipoditen noch aus vier Gliedern (Fig. 16), die zwar durch Gelenke scharf getrennt sind, aber in ihrer Muskulatur sich ganz anders verhalten als die Endopoditen von Euphausiiden. Das proximale dieser Glieder enthält zwar hauptsächlich Muskeln, die an seinem distalen Gelenk inserieren, doch erstreckt sich einer an der Innenseite bis zum folgenden Gelenk. An der Außenseite des zweiten Gliedes entspringen zwei Muskeln, die sich am letzten Gelenk anheften und das mit mehreren Klauen besetzte Endglied bewegen, während die außen davon sichtbaren Borsten zum vorletzten Gelenk gehören.

Der Kieferfuß von Calaniden hat distal einige mehr oder weniger kurze Glieder (Fig. 18), die sich bei andern Copepoden verlängern können. In dem Fall, den ich dargestellt habe, entspringt aus dem ersten dieser Glieder, die mit großen Borsten besetzt sind, ein dreifacher Muskel, der an die Außenseite der drei folgenden Glieder tritt und ein Doppelmuskel, der sich mehr nach der Innenseite wendet und im zweiten und dritten Gliede endet. Man findet also hier in der Muskulatur eine unvollkommene Gliederung ausgedrückt, die

insofern interessant ist, als sie eine gewisse Ähnlichkeit mit den inneren Muskeln im Basale von Conchostraken und Notostraken zeigt, die sich zwischen den Enditen anheften und einen Anfang von Gliederung des Basale andeuten, wie sie sonst kaum wiederzufinden ist.

Die vordere Maxille von Calaniden weist am Coxale eine äußere, mit langen Borsten besetzte Platte auf, die von CLAUS u. a. als Epipodit gedeutet worden ist. Diese Deutung erscheint mir sehr unwahrscheinlich, denn abgesehen davon, daß die Erhaltung des Epipoditen allein an der sonst stark veränderten Maxille schon nicht eben viel für sich hat, weicht dieses Gebilde vom Epipoditen der Phyllopoden darin ab, daß es mit Borsten besetzt ist, daß es unmittelbar vom Coxale entspringt und daß es aus diesem einen starken Muskel empfängt, während der Epipodit borstenlos ist, vom Zwischenstück zwischen den beiden Gliedern entspringt und keinen Muskel enthält.

In diese Reihe von Gliedmaßen rechne ich auch die gegliederten Beine von *Limulus*, dieser merkwürdigen Tierform, die durch weitgehende Verwachsung der Körpersegmente sehr hoch entwickelt ist, die durch die Beziehung der fünf gegliederten Anhänge, hauptsächlich des hintersten, zum Kaugeschäft ganz isoliert unter den Crustaceen dasteht und deren vorderster scherenförmiger Anhang unter anderm auf Beziehungen zu den Skorpionen hinweist.

Am Grunde des proximalen Gliedes verläuft ringsum ein starker Chitinstreifen zwischen den beiden mittleren dornentragenden Fortsätzen hindurch, die den Enditen von Phyllopoden ähnlich sind; an diesem Streifen setzt sich einerseits die aus dem Körper und vom proximalen Rande des oberen Enditen herkommende Muskulatur an, andererseits zwei breite Muskeln zum distalen Gelenk. An der Innenseite des zweiten Gliedes liegt ein starker Muskel, von dem sich eine Sehne durch das dritte Glied bis zum dritten Gelenk fortsetzt; ein ziemlich kleiner Muskel endet im proximalen Teil des dritten Gliedes. In diesem findet sich an der Streckseite ein zum proximalen Gelenk ziehender Muskel und an der Beugeseite des distalen Gelenks verbindet sich ein Muskel mit der erwähnten Sehne aus dem zweiten Gliede.

Auch aus dem vierten Gliede reicht ein Teil der Muskulatur bis ins dritte und heftet sich an dessen Außenseite an. Das fünfte Glied ist bekanntlich an den meisten Beinen scherenförmig, während es am hintersten vier spitze blattförmige Anhänge trägt, außer dem

mit zwei ähnlichen Anhängen versehenen Endgliede; von diesen beiden ist nur der eine durch zwei Muskeln beweglich, wie eine gelenkig angesetzte Endklaue, der andre unbeweglich, aber auch nicht mit dem Gliede fest verwachsen.

Ich hatte daran gedacht, ob die beiden Enditen, denen, wie gesagt, auch eine Trennung der proximalen und distalen Muskeln an dem Chitinstreifen entspricht, zu zwei verschiedenen Gliedern gehören, dafür könnte auch das Vorhandensein eines äußeren Anhangs (Exopoditen) am hintersten Bein sprechen, da der Exopodit doch immer vom zweiten Glied entspringt; es ist indessen an diesem Streifen kein Gelenk vorhanden, so daß solche Annahme kaum wahrscheinlich ist, und dann wird auch die Deutung des erwähnten Fortsatzes als Exopodit höchst zweifelhaft. Irgend eine Homologisierung mit Decapodenbeinen erscheint mir wegen des gänzlichen Mangels an verwandtschaftlichen Beziehungen völlig unfruchtbar, die Muskulatur weist bedeutende Unterschiede auf, daher hat es auch keinen Zweck darüber sich den Kopf zu zerbrechen, ob das vierte Glied des *Limulus*-Beines wegen der ringsum laufenden eingeschnittenen Linie als aus zwei ursprünglichen Gliedern verwachsen zu deuten ist. Vergleichen kann man ja diese Gliedmaßen mit denen von Decapoden ebenso wie etwa mit der hinteren Maxille von *Dolops*, so lange man nur daran festhält, daß die Ähnlichkeit auf Analogie, aber nicht auf Homologie beruht. Dasselbe gilt natürlich noch in viel höherem Grade von einem Vergleich mit den Beinen von Tracheaten, physiologische Analogie kann oft ähnliche Resultate haben wie morphologische Homologie, und der Phylogenie und natürlichen Systematik liegt es ob festzustellen, welche von beiden Ursachen wirksam gewesen ist.

---

Indem ich zum Schluß daran gehe, die Resultate meiner vergleichenden Betrachtung kurz zusammenzufassen, will ich einzelne Literaturangaben besprechen.

In KORSCHOLT und HEIDERS Lehrbuch S. 388, 389 wird im ganzen, wenn auch ziemlich hypothetisch, eine ähnliche Auffassung über die phyletische Entwicklung der Crustaceenbeine ausgesprochen wie in diesem Aufsatz: »Es scheint, daß die gestreckten Beinformen sich erst allmählich entwickelt haben, und daß die lamellöse verbreiterte Beinform, wie sie den meisten Phyllopoden und den Thoraxbeinen von *Nebalia* zukommt, einem ursprünglichen Typus entspricht.«

Weiter ist dort zu lesen: »Es ist noch nicht völlig sichergestellt, in welcher Weise die einzelnen Teile des blattförmigen Phyllopodenfußes auf das — Schema des Crustaceenbeines zu beziehen sind. Eine gewisse Wahrscheinlichkeit scheint uns die Deutung RAY LANKESTERS für sich zu haben, nach welchem von den sechs der Innenseite angehörigen Enditen der fünfte dem Endopodit, der sechste dem Exopodit entspricht.« Wir haben gesehen und ich betone das hier, daß solche Auffassung beim Vergleich des *Apus*-Beines mit dem der andern Phyllopoden und der Leptostraken ganz unwahrscheinlich ist, der Exopodit ist unzweifelhaft das von mir als solches bezeichnete Blatt. In ihrer Begründung dieses Satzes operieren die genannten Autoren abwechselnd mit dem *Apus*-Bein und der Entwicklung von *Branchipus*, so daß kaum verständlich ist, worauf die Angaben sich eigentlich beziehen.

Wenn dann geschrieben ist: »Ein Zerfall des Stammteils der Extremität in einzelne Glieder, wie Fig. 269 (von *Apus*) ihn aufweist, gehört an dem Phyllopodenbein zu den Ausnahmen,« so kann sich das nach den Bezeichnungen der Abbildung wohl nur auf die beiden Glieder des Basipoditen beziehen, die hier allerdings deutlicher als bei andern Phyllopoden voneinander getrennt sind. HANSEN schreibt dagegen (1893, S. 196): »Man sieht leicht an einer kali-gereinigten Haut vom sechsten Beine von einem *Apus* (*Lepidurus productus* speziell untersucht), daß es aus sechs Gliedern besteht, jedes hat seine Lade, von welchen die fünf ersten eingelenkt sind, während die sechste eine unmittelbare Verlängerung des Gliedes ist; das vierte und fünfte Glied sind, wenigstens auf der Hinterseite des Beines, durch deutliche, aber kleine Chitinplatten repräsentiert. Auf der Vorderseite des Beines sieht man deutlich, daß der Exopodit von der Basis des dritten Gliedes ausgeht, der Epipodit von dem distalen Ende des zweiten Gliedes, während dem ersten großen Glied eine Platte oder Ausstülpung an der Außenseite fehlt.« Demnach soll jedem Enditen ein Glied entsprechen.

Wir haben gesehen, daß bei den Notostraken sowie den Conchostraken zwar die inneren Muskeln eine gewisse sekundäre Gliederung, die den Enditen entspricht, andeuten, aber diese Gliederung ist noch nicht bis zu einer Ringelung fortgeschritten, wie etwa am Propodale von Mysiden, da sie die äußere Hälfte des Beines gar nicht erreicht. Die Untersuchung der ausmacerierten Haut kann natürlich höchstens einseitige Resultate liefern. Ich verweise hauptsächlich auf den Vergleich mit der hinteren Maxille von *Nebaliella*,

an der gleichfalls der innere Längsmuskel zwischen den Kauladen endet. Trotzdem kann es hier nicht zweifelhaft sein, daß der Basipodit nicht mehr als zweigliedrig ist, daran halte ich vom vergleichend-morphologischen Standpunkt durchaus fest. Nach meiner Auffassung entspricht der Epipodit nicht dem zweiten Enditen, sondern liegt an dem Zwischenstück zwischen den beiden Gliedern, während der Endit noch zum Coxale gehört, der Exopodit ist allerdings wie der dritte Endit zum proximalen Teil des Basale zu rechnen.

Ganz unmöglich ist die Ansicht BÖRNER'S (1903, S. 326, Fig. 27), nach der der Basipodit von *Apus* sämtlichen Beingliedern von Decapoden bis auf den Tarsus — dem bei den letzteren die Schere entsprechen soll — homolog gesetzt wird, während tatsächlich BÖRNER'S »Tarsus«, d. i. der Endopodit von *Apus* dem allergrößten Teil des Decapodenbeines homolog ist. Man sieht, wohin solche unsystematische Untersuchung führen kann, zumal wenn man die Literatur gänzlich ignoriert — ich werde mich mit dieser Arbeit daher nicht weiter abgeben.

Richtig ist HANSENS Angabe, daß die Eierkapsel am elften Bein von *Apus* nicht aus dem Epipodit und Exopodit gebildet wird, wie SARS angibt, sondern von dem letzteren und dem erweiterten äußeren Distalteil des Basale — HANSEN schreibt allerdings fälschlich »die äußere Ausdehnung des Endopodits« —, denn ich habe bei einem jungen *Lepidurus glacialis* deutlich den kleinen Epipoditen über der Eikapsel gefunden, übrigens hat ihn SARS selbst (1896, Taf. XII, Fig. 17) gezeichnet.

Durchaus bekämpfen muß ich aber HANSENS Satz (S. 198): »daß man drei Glieder im Stamm von allen gespalteten Gliedmaßen bei den Crustaceen als ein primäres Verhältnis annehmen muß«, ich kann weder bei Branchiuren noch bei Leptostraken anerkennen, daß über dem Coxale das Äquivalent eines besonderen Gliedes zu finden ist. Desgleichen muß ich dem widersprechen, daß die Cormopoden (Basipodit und Endopodit) von Leptostraken neungliedrig sind, wenn ich davon absehe, daß der Endopodit höchstens eine Ringelung erkennen läßt.

Auch kann ich nicht einsehen, daß die Leptostraken den Euphausiiden sehr fern stehen und sich mehr den Mysiden nähern, ebenso wenig, daß das vierte Glied des Euphausiidenbeins »mit dem vierten und fünften Gliede zusammen bei Mysiden homolog ist« und daß das Mysidenbein aus acht Gliedern besteht, von denen das fünfte und

sechste das Knie zwischen sich haben sollen. HANSEN scheint durchaus mehr Glieder zu suchen, als andre Zoologen annehmen.

In ihrem Lehrbuch schreiben KORSCHULT und HEIDER weiter (S. 389): »Man ist versucht, die typische zweiästige Form des Crustaceenbeines direkt von der ähnlichen gegabelten Gestalt der Annelidenparapodien herzuleiten. Hierfür spricht die Tatsache, daß die Sonderung von Exopodit und Endopodit sich an den Beinanlagen von Branchipus ungemein frühzeitig geltend macht. Während aber die Annelidenparapodien im allgemeinen der Lateralseite des Körpers angehörende Fortsatzbildungen darstellen, sind die Extremitäten der Crustaceen nach der Ventralseite gerückt und einander genähert, was wohl darauf hindeutet, daß wir uns die zwischen Anneliden und Crustaceen vermittelnde Stammform als eine am Grunde des Meeres kriechende Form zu denken haben. Die gegenseitige Einwirkung der Extremitäten und die damit in Verbindung stehende Entwicklung von Enditen ist demnach eine Neuerwerbung im Bereiche der Crustaceen. Dagegen wird man wohl mit einiger Wahrscheinlichkeit die Epipodialanhänge auf Dorsalcirren der Anneliden beziehen dürfen.«

Dazu bemerke ich zunächst, daß nach meiner Auffassung die beiden Äste, Endopodit und Exopodit, ursprünglich durchaus nicht gleichwertig sind, sondern der erstere die einfache Fortsetzung des Stammes, der letztere ein Anhang desselben, daher kann man sie nicht wohl auf die gegabelte Gestalt der Parapodien zurückführen, sondern den Basipoditen mit dem Endopoditen auf deren Stamm, den Exopoditen auf einen dorsalen Anhang, etwa einen Cirrus. Den Epipoditen bin ich geneigt für eine besondere Erwerbung der Phyllopoden und Leptostraken zu halten, wofür sein verspätetes Auftreten in der Ontogenie spricht, wie die genannten Autoren anführen.

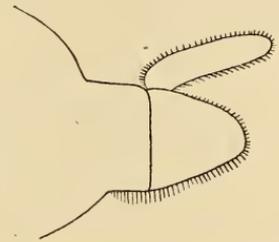
Daß die Crustaceenbeine im Gegensatz zu den Parapodien einander genähert sind, trifft durchaus nicht immer zu, so liegen sie bei Branchiuren ganz seitlich und auch bei Branchipodiden (*Artemia*, *Polyartemia*) so weit seitlich, daß diese in der allgemeinen Körperform einer *Tomopteris* ziemlich ähnlich sind. Die Beine werden jedenfalls hauptsächlich durch die Ausbildung der Schale bei Leptostraken, Conchostraken usw. ventralwärts verschoben, und erst dann kommt ihre gegenseitige Einwirkung zustande.

Somit kann ich dem Schluß auf eine kriechende Mittelform zwischen Anneliden und Crustaceen nicht zustimmen, gerade die ursprünglichsten Beinformen der letzteren sind durchaus Schwimfüße und können sich erst allmählich in verschiedenen Gruppen in recht

verschiedener Weise an eine Bewegung auf dem Boden anpassen, demnach sind die Kriechbeine der Decapoden, der Ostracoden, der Notostraken, von *Limulus* in ihrer Gliederung durchaus nicht homolog, sondern in jedem Fall aus der Urform selbständig entwickelt.

Die Ausgangsform des Crustaceenbeines, die jedenfalls auf ein Annelidenparapodium zurückführbar ist, dürfte die eines zweigliedrigen Blattes sein, dessen proximales Glied noch unvollkommen vom Körper getrennt ist und seine Muskulatur aus diesem empfängt, während das distale Glied noch ungegliedert ist und einen dorsalen blattförmigen Anhang trägt.

Dieser Ausgangsform kommt das Brustbein von *Nebaliella* am nächsten, doch ist das distale Glied verlängert und undeutlich geringelt, so daß andeutungsweise sein proximaler Teil, das Basale, von den fünf folgenden Stücken abgetrennt ist. Es ist also hervorzuheben, daß die



Schema der Ausgangsform des Crustaceenbeines.

Summe von Basale und Endopodit dem ursprünglichen Distalgliede homolog ist und daß die einzelnen Glieder gleichzeitig entstanden und zunächst gleichwertig sind.

Im Endopoditen von *Nebaliella* findet sich nur eine Muskelfaser an der Außenseite der drei mittleren Glieder, die eine geringe Beweglichkeit des Endgliedes ermöglicht und an seinem distalen Ende ein Gelenk erzeugt, man kann danach annehmen, daß dieses am ursprünglichsten ist. Bedeutend stärker ist die vom letzten Gelenk entspringende Muskulatur im weiblichen Geschlecht der Gattung *Nebalia*, wo der Borstenfächer des Endgliedes die Eier und Embryonen festhält. Da die Muskulatur bei *Paranebalia* wieder verschieden ist und bei *Nebaliopsis* ganz fehlt, scheint sie bei der gemeinsamen Ausgangsform der Leptostraken noch gefehlt zu haben oder sie verhielt sich ähnlich wie bei *Nebaliella*.

Der hier noch fehlende Epipodit ist bei den andern Leptostraken zur Ausbildung gekommen, von geringer Größe bei *Paranebalia*, sehr ansehnlich bei *Nebalia* und *Nebaliopsis*; er entspringt von einem Zwischenstück (Gelenkhaut) zwischen Coxale und Basale.

Während bei Leptostraken das Bein ausschließlich in seinem Grundteil bewegt wird und seine beiden Äste bewegungslose Anhänge darstellen, hat sich bei Euphausiiden einerseits eine starke Muskulatur im Basale entwickelt, die den Exopoditen in seinem Insertions-

gelenk bewegt, anderseits enthält jedes Glied des Endopoditen mit Ausnahme des letzten einen Beuge- und einen Streckmuskel, die am distalen Gelenk wirksam sind. Es fehlt noch eine Muskulatur, die den Endopoditen in seiner Insertion am Basale bewegen könnte, hier tritt indessen leicht eine Loslösung ein. Die Glieder des Endopoditen sind einander nach Form und Muskulatur im wesentlichen gleichartig, ähnlich gleichartig sind auch die acht aufeinanderfolgenden Cormopoden, allerdings bilden sich die hintersten häufig mehr oder weniger zurück. Die Epipoditen sind erhalten, doch verschieden stark differenziert.

Diese Gleichartigkeit ist bei Mysiden und Lophogastriden aufgehoben, in beiden Gruppen haben sich die vordersten Cormopoden zu Maxillarfüßen umgebildet und in beiden hat sich eine Muskulatur zum Endopoditen im Basale entwickelt. Bei Mysiden ist das Coxale mit dem Körper mehr oder weniger vollständig verwachsen, der Epipodit fehlt, das erste Glied des Endopoditen ist kurz, dreieckig, das vorletzte meist geringelt, das letzte klauenförmig geworden; zwischen dem dritten und vierten Gliede des Endopoditen hat sich ein deutliches Hauptgelenk ausgebildet.

Bei Lophogastriden ist eine starke Kiemengruppe am oberen Teil des Coxale und an seiner Wurzel vorhanden, deren Homologie mit dem Epipoditen recht zweifelhaft ist, das Hauptgelenk findet sich zwischen dem zweiten und dritten Gliede des Endopoditen, das Basale hat sich mehr oder weniger lang gezogen, während das erste Glied des Endopoditen ziemlich kurz und ringförmig ist.

Hieran schließen sich die Beine niederer Decapoden an, bei denen nur meist die mittleren eine Umwandlung des vorletzten Gliedes zu einer Schere erfahren haben, die bei vielen eine große biologische Wichtigkeit und zuweilen eine ungeheure Größe erlangt. Bald geht indessen der Exopodit nebst seiner Muskulatur im Basale verloren, so daß ein ungespaltenes siebengliedriges Bein resultiert, dessen Hauptgelenke zwischen dem ersten und zweiten und zwischen dem vierten und fünften Gliede liegen.

Ähnliche Verhältnisse finden sich bei Edriophthalmen, wo die spezielle Homologisierung der Glieder noch etwas unklar ist.

Von den Cormopoden der *Nebaliella* unterscheidet sich ihre hintere Maxille durch die Ausbildung von einigen Lappen an der Innenseite des Basipoditen und durch die bewegliche Einlenkung des im übrigen ganz ungliederten Endopoditen. Hierin verhalten sich die Blattfüße der Phyllopoden äußerst ähnlich, nur haben sie an der Außen-

seite einen Epipoditen, bei Anostraken auch ein Kiemenblatt am Coxale erlangt. Bei diesen sind die Enditen noch schwach entwickelt und ohne Beziehung zur Muskulatur, während bei Notostraken und Conchostraken der proximale Endit ähnlich einer Kaulade gestaltet ist, die übrigen sämtlich oder nur teilweise eine Funktion als Sinnesorgane erlangt haben und die Muskulatur in der inneren Hälfte des Basale dadurch, daß sie zwischen den Enditen Ansatzpunkte erlangt hat, eine sekundäre Teilung des bezeichneten Gliedes andeutet.

Der Endopodit ist bei Anostraken noch kaum, bei den übrigen Phyllopoden mehr oder weniger deutlich gegen das Basale abgesetzt und beweglich, stets aber völlig ungegliedert. Demnach zeigt sich hier im Vergleich zur Ausgangsform fast ausschließlich eine ziemlich geringe Weiterentwicklung des Basipoditen, während bei Malakostraken hauptsächlich der Endopodit sich weiterbildet, sich verlängert, gliedert und teils an den aufeinander folgenden Beinen, teils in seinen Teilen differenziert.

Die Pleopoden von *Nebaliella* sind aus der den Cormopoden zugrunde liegenden Form in der Weise umgestaltet, daß beide Spaltäste in Form und Ansatz einander ähnlich werden, indem der Exopodit ans Ende des Basale neben den Endopoditen rückt und daß beide durch eine starke Muskulatur gegen dieses Glied bewegt werden können; das kurze und mit dem Basale verschmolzene Coxale und das kurze abgetrennte Glied vom Endopoditen sind spezielle Eigentümlichkeiten der Leptostraken.

Aus diesen Pleopoden sind die der Malakostraken durch mehr oder weniger weitgehende Änderungen und Anpassungen an verschiedene Funktionen — Atmung, Begattung (♂), Befestigung der Brut (♀) — abzuleiten. Ihnen verhalten sich aber auch die Schwimmbeine der Branchiuren und Copepoden ähnlich und sind durch ähnliche Umwandlung aus der Ausgangsform herzuleiten.

An den Mundteilen geht zumeist der Exopodit verloren, während der Endopodit eine mehr oder weniger unregelmäßige Gliederung erfährt — z. B. Mandibel und vordere Maxille von Leptostraken, die beiden Maxillen von Branchiuren, hintere Maxille und Maxilliped von Copepoden — oder es geht auch der Innenast verloren, so daß nur die Kauplatte übrig bleibt (Mandibel und Maxillen von Phyllopoden, Mandibel von Branchiuren).

Zum Schluß noch eine kurze Bemerkung über Tracheatenbeine. VERHOEFF (1905, S. 245) schreibt über die ontogenetische Ausbildung der Beine von *Lithobius*: »die Pleuropodien sind zunächst einfach,

dann folgt Absetzung in Protopleurium und Telopodit.« Diesem Stadium entspricht unsre Ausgangsform mit dem zweigliedrigen Blattfuß, an dem allerdings der bei Tracheaten ganz fehlende Exopodit hängt.

»Bald darauf erkennt man (bei *Lithobius*) die Anlagen des Ungulums und seiner Sehne. — Der Telopodit der Knospen zerfällt fast mit einem Schlage in (vom Ungulum abgesehen) vier Glieder.« Zum Vergleich hiermit erinnere ich daran, daß bei Leptostraken die Glieder gleichzeitig entstanden sind und daß das Endglied sich zuerst durch ein deutliches Gelenk absetzt. Auch daß sich der Trochanter erst später »als basale Abschnürung des Präfemurs« entwickelt, kann man dem Verhalten von Basale und Ischiale bei Euphausiiden an die Seite stellen, nichtsdestoweniger halte ich diese Ähnlichkeit in der Ontogenie des *Lithobius*-Beines mit der Phylogenie des Malakostrakenbeines für keinen Grund, beide in ihren Einzelheiten zu homologisieren, sondern betrachte diese Ähnlichkeit lediglich als Analogie. Möglich wäre allenfalls, die Ausgangsform beider Entwicklungsreihen mit einem zweigliedrigen Fußstummel auszustatten, aber damit würden wir ziemlich bis auf die Anneliden zurückgehen; den Exopoditen kann man immerhin als beim Übergang auf das Land ausgefallen ansehen. Ob die Coxaldrüsen bei Leptostraken denen von Lithobiiden homolog sein können, vermag ich nicht zu entscheiden.

### Literaturverzeichnis.

1883. BOAS, Studien über die Verwandtschaftsbeziehungen der Malakostraken. Morphol. Jahrbuch. Bd. VIII.
1903. BÖRNER, Die Beingliederung der Arthropoden. Sitzungsber. Ges. naturf. Fr. Berlin.
1893. HANSEN, Zur Morphologie der Gliedmaßen und Mundtheile bei Crustaceen und Insecten. Zool. Anz., Bd. 16.
- 1890—93. KORSCHOLT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil.
1896. SARS, Fauna Norvegiae. Bd. I. Beskrivelse af de hidtil kjendte Norske Arter af Underordnede Phyllocarida og Phyllopoda.
1900. THIELE, Über einige Phyllopoden aus Deutsch-Ost-Afrika. Zool. Jahrb. Syst. Bd. XIII.
1904. — Die Leptostraken. Wissenschaftl. Ergebn. deutsch. Tiefsee-Exp. Bd. VIII.
- 1904a. — Beiträge zur Morphologie der Arguliden. Mitteil. Zool. Mus. Berlin. Bd. II.
1905. — Über einige stielartige Krebse von Messina. Zool. Jahrb. Suppl. VIII.
1905. VERHOEFF, Über die Entwicklungsstufen der Steinläufer, Lithobiiden, und Beiträge zur Kenntniss der Chilopoden. Ebenda.

### Erklärung der Abbildungen.

pls. 26, 27.

Mit *I, II* sind die beiden Glieder des Basipoditen, Coxale und Basale, mit arabischen Ziffern die fünf Glieder der Endopoditen: Ischiale, Merale, Carpale, Propodale und Terminale bezeichnet; *enp*, Endopodit; *exp*, Exopodit; *epp*, Epi-podit. — Der Borstenbesatz ist meist ganz fortgelassen, nur an einigen Teilen angedeutet. Meistens ist die äußere Seite nach rechts gewendet.

Fig. 1. Basipodit eines Cormopoden von *Nebaliella extrema* Thiele.

Fig. 2. Cormopod von *Paranebalia longipes* G. O. Sars; vom Exopoditen ist der größte Teil fortgelassen.

Fig. 3. Ende vom Endopoditen einer ♀ *Nebalia longicornis* G. M. Thomson.

Fig. 4. Hintere Maxille von *Nebaliella*.

Fig. 5. Cormopod von *Thysanopoda tricuspida* M.-E.

Fig. 6. Basipodit eines solchen von *Nyctiphanes norvegica* (M. Sars).

Fig. 7. Cormopod von *Praunus flexuosus* (Müll.).

Fig. 8. Ende des Endopoditen von *Siriella thompsonii* (M.-E.).

Fig. 9. Fünfter Cormopod (hinterer Scherenfuß) von *Pasiphaea sivado* (Risso); proximaler Teil.

Fig. 10. Derselbe von *Anomalopenaeus elegans* S. Smith.

Fig. 11. Endopodit eines Beines von *Asellus sieboldii* Rougemont.

Fig. 12. Vierter Cormopod von *Apseudopsis acutifrons* (G. O. Sars).

Fig. 13. Dritter Blattfuß von *Branchinecta paludosa* (Müll.).

Fig. 14. Fünfter Blattfuß von *Apus* sp.

Fig. 15. Zweiter Spaltfuß von *Dolops longicauda* (Hell.).

Fig. 16. Hintere Maxille derselben Art.

Fig. 17. Vierter Spaltfuß von *Euchaeta norvegica* Boeck.

Fig. 18. Ende vom Kieferfuß derselben.

# Über partiell albinotische und mikrophthalmische Larven von *Salamandra maculata*

nebst einigen Angaben über die Fortpflanzung dieses Tieres.

Von

Oskar Schultze.

---

Mit Tafel XXVIII.

---

Im folgenden teile ich einen Fund mit, der einem zu Beginn des Jahres 1905 getöteten trächtigen Weibchen von *Salamandra maculata* entstammt und der in mehrfacher Beziehung interessant erscheint. Doch möchte ich einige Bemerkungen über die Fortpflanzung des Feuermolches vorausschicken, da ich diese seit Jahren verfolgt habe und in meinen Notizen einiges finde, das der Mitteilung wert sein dürfte.

Über die Begattung und Befruchtung von *Salamandra maculata* sind noch in den achtziger Jahren des verflossenen Jahrhunderts recht verschiedene Anschauungen geäußert worden.

MELSHEIMER<sup>1</sup> vermutete, daß die Befruchtung auf dem Lande im unterirdischen Versteck erfolgt und daß eine wirkliche Begattung stattfinde. Diese kann nach MELSHEIMER nur in den Monaten Juni und Juli stattfinden, weil alle Weibchen, die MELSHEIMER vor diesen Monaten eröffnete, »entweder lebende Larven oder unbefruchtete Eier« enthielten. Es ergibt sich jedoch nicht mit Sicherheit aus des Autors Angaben, ob diese »unbefruchteten Eier« wirklich Eierstockseier oder in den ersten Stadien der Entwicklung stehende Tubeneier waren. Unrichtig ist die Angabe MELSHEIMERS, daß die Zahl der Jungen »höchstens auf 30« festzusetzen ist (s. z. B. die Tabelle S. 476) und verdächtig klingt die Angabe, daß die Ovarien »befruchtete Eier ver-

---

<sup>1</sup> MELSHEIMER, Zur Naturgeschichte des Erdsalamanders, *Salamandra maculosa* Laur. Verhandl. des naturh. Vereins der Rheinlande. Bonn 1886. Correspondenzblatt, S. 80.

schiedener Größe« enthielten. In einer zweiten Mitteilung<sup>1</sup> hebt MELSHEIMER hervor, daß die Angabe FISCHER-SIGWARTS, daß bereits im Herbst Larven abgesetzt würden, auf einem Irrtum beruhe. Die Larven werden nur im Frühjahr, frühestens im April abgesetzt. Auch jetzt hält MELSHEIMER seine früheren Angaben von der Begattung der Salamander auf dem Lande fest, »wobei die Tiere einen an den Blütenduft von Agrimonia erinnernden Geruch verbreiten« und behauptet nun sogar, daß die Befruchtung erst im kommenden Frühjahr sich vollziehe und eine einmalige Begattung zur Befruchtung für mehrere Jahre ausreiche.

Im Jahre 1887 äußerte sich FLEMMING<sup>2</sup> gelegentlich seiner Zellstudien an den Hodenzellen von *Salamandra maculata* auch mit wenigen Worten, welche die Befruchtung dieses Tieres betreffen. Sie sind besonders deshalb bemerkenswert, weil FLEMMING hier ernstlich mit der Möglichkeit einer zweimaligen Befruchtung — im Frühjahr und im Herbst — rechnet. Seine Worte lauten: »Eine Erklärung fordert (hierbei) noch der Umstand, daß man auch nach der Frühlingsbefruchtung an den meisten Hodenabteilungen eine Anzahl kleiner weißer Lappen mit fertigem Sperma noch durch den Sommer persistierend findet. Mir scheint, daß dies ein Reservematerial für eine zweite, im Spätherbst stattfindende Befruchtung sein könnte. Bekanntlich legen die Weibchen vom März bis Mai (je nach dem Wetter früher oder später) Larven ab; aber bei vielen finden sich noch einmal Larven im September oder Oktober. Daß dies Larven sein könnten, die vom Frühling an in den Eileitern persistiert hätten, ist nicht möglich, denn ich habe niemals, bei Untersuchung sehr vieler Weibchen, während der Sommermonate Larven oder jüngere Embryonen bei solchen getroffen. Mit einer zweiten Befruchtung im August oder September würde die Sache völlig verständlich sein.«

Die Aufklärung auf diesem Gebiete brachte E. ZELLER<sup>3</sup>. Er fand in dem Wasserbehälter eines Terrariums, in das er am 23. April frisch gefangene männliche und trüchtige weibliche Tiere eingesetzt hatte, bereits am Morgen des 27. April frisch abgesetzte Larven und zugleich sechs Spermatophoren, von welchen zwei noch ein frisches Aussehen zeigten die andern aber schon im Zerfall begriffen waren.

<sup>1</sup> Ebenda 1887. Correspondenzblatt S. 109.

<sup>2</sup> W. FLEMMING, Neue Beiträge zur Kenntnis der Zelle. Arch. f. mikr. Anat., Bd. XXIX. 1887. S. 394.

<sup>3</sup> E. ZELLER, Über die Befruchtung bei den Urodelen. Diese Zeitschrift, XLIX. Bd. 1890.

In den frischen Spermatophoren waren die Samenfäden noch lebend. Das »Receptaculum seminis« des Weibchens war mit Sperma gefüllt. Hierdurch war erwiesen, »daß die Befruchtung um dieselbe Zeit stattfindet, in welcher die Larven geboren werden, bei uns also im ersten Frühjahr«. Auch dürfen wir nach ZELLER annehmen, daß die Befruchtung in der gleichen Weise vor sich geht, wie bei den Tritonen, »also durch Absetzen der Spermatophoren nach außen von Seite der Männchen und durch aktive Aufnahme der Samenmasse von Seite der Weibchen«. Sehr richtig setzt ZELLER noch hinzu, daß in Abhängigkeit von den äußeren Bedingungen die Befruchtung auch wohl erst später im Jahr erfolgen könne, was durch eine Beobachtung von mir (s. unten) bewiesen wird.

ZELLER teilt ferner mit, daß noch im Spätherbst, wenn die Weibchen bereits mit entwickelten Larven trächtig sind, das Receptaculum seminis gewöhnlich noch große Mengen von lebendem Sperma enthält, wodurch auch ohne erneute Samenaufnahme im folgenden Jahr eine Befruchtung möglich sei. Daß dies tatsächlich der Fall sein kann, erscheint nach der schon »zum öftern gemachten Beobachtung« naheliegend, »daß isoliert gehaltene Weibchen nach ein- und sogar nach zweijähriger Gefangenschaft eine kleine Anzahl von Larven geboren haben. — Für *Salamandra atra* aber haben J. S. CZERMAK und v. SIEBOLD gezeigt, daß die Weibchen nach einer einmaligen Befruchtung im Laufe eines Jahres mehrmals trächtig werden und gebären«.

ZELLER tritt hiernach also für die einmalige im Frühjahr stattfindende Befruchtung ein. Dieser Auffassung schließe ich mich auf Grund von über eine Reihe von Jahren ausgedehnten Beobachtungen bei *Salamandra maculata* an. Meine ersten Aufzeichnungen stammen aus dem Jahre 1886, und seit dieser Zeit habe ich, wenn auch durchaus nicht alljährlich, so doch häufig Notizen gemacht. Meine Tiere stammten von der Frankenhöhe (Burgbernheim), aus Tübingen (bezogen durch Händler), aus dem Spessart, dem Odenwald und der Umgegend von Heidelberg. Im Wasser lebensfähige Larven habe ich in der Zeit von September bis Juni trächtigen Weibchen entnommen. Die im September entnommenen Larven fand ich ausnahmslos mit noch nicht völlig resorbiertem Dotter im Darmepithel. Auch zahlreiche andre Zellen führen bei diesen Larven noch spärliche Dotterkörner. Dieser Dotter wird normalerweise im Winter aufgezehrt, wie man leicht feststellen kann, wenn man im Laufe des Winters die Larven zu verschiedenen Zeiten den Weibchen entnimmt.

Im Frühjahr, zu welcher Zeit die Larven normalerweise abgesetzt werden, ist der Darm dotterfrei geworden. Wie erwähnt bemerkt ZELLER, daß je nach den äußeren Bedingungen die in der Regel nach dem Ablegen der Larve erfolgende Befruchtung auch später als im Frühjahr stattfinden könne. Die Ablage der Jungen kann ich bis in den Juni nach meinen Beobachtungen verschieben. So fing ich im Jahre 1888 am 2. Juni im Spessart Salamanderweibchen, die hochträchtig waren und, in Wasser übertragen, sofort begannen die Larven abzusetzen. Will man von hochträchtigen Weibchen, ohne diese abzutöten, einige Larven zu Untersuchungen gewinnen, so kann man folgendermaßen verfahren. Ich erzielte die Geburt dadurch, daß ich durch leichten von vorn nach hinten wirkenden gegebenen Falls bis zu einigen Minuten andauernden Druck des in der Faust umfaßten Weibchens meinen Zweck erreichte. Je weiter im Frühjahr die Jahreszeit fortgeschritten ist, um so leichter gelingt diese Manipulation. Von jenen erst im Juni trächtig gefangenen Weibchen mit völlig ausgebildeten Larven gaben einige beim Einfangen sozusagen spontan einige Larven ab, ohne daß ein besonderer Druck ausgeübt wurde. Um dieselbe Zeit, Anfang Juni, fing ich aber auch Weibchen, deren Tuben mit Eiern gefüllt waren, die sämtlich im Stadium der ersten Phasen der totalen Furchung standen. Nach meinen Beobachtungen zweifle ich nicht daran, daß die Begattung nach der Larvenablage, die je nach den Witterungs- und Wasser- verhältnissen zwischen Ende März und Mitte Juni liegen kann, erfolgt. Für eine zweite Begattung bzw. Befruchtung im Herbst fehlt nicht nur jeder zwingende Beweis, sondern die Frühjahrsbefruchtung genügt auch zur Erklärung der bekannten Tatsachen vollkommen. Die Larven entwickeln sich im Laufe des Sommers in dem Muttertier und werden, obwohl im Herbst im Wasser vollständig lebensfähig, zweckmäßigerweise erst im nächsten Frühling von dem Weibchen abgesetzt.

Eine zweite Beobachtung betrifft das sehr häufige Überwiegen der in der rechten Tube entwickelten Larven gegenüber der linken, was sich aus meinen Aufzeichnungen ohne weiteres ergibt. Das läßt auf eine entsprechende stärkere Produktion des rechten Ovariums schließen. Die folgende Tabelle gibt den genügenden Aufschluß:

Zahl	Fundort	Datum	Rechte Tube	Linke Tube	Gesamtzahl
1	Burgbernheim (Frankenhöhe)	22. Sept. 86	16 ausgebildete Larven 4 zurückgebliebene Eier	15 ausgebildete Larven	35
2	»	»	23 ausgebild. Larven 3 zurückgebl. Eier	13 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	40
3	»	16. Sept. 87	23 ausgebild. Larven 7 zurückgebl. Eier	15 ausgebild. Larven 3 zurückgebl. Eier	48
4	Spessart (Rechtenbach)	2. Juni 88	Im ganzen 40 wohlgebildete Larven Keine zurückgebliebenen Eier		40
5	»	14. Sept. 88	23 ausgebild. Larven 2 zurückgebl. Eier	Keine Larve	25
6	»	»	30 ausgebild. Larven	21 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	52
7	»	»	22 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	13 ausgebild. Larven	36
8	»	»	18 ausgebild. Larven	19 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	38
9	Tübinger Gegend	6. Mai 91	24 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	22 Larven	47
10	»	»	26 ausgebild. Larven 5 zurückgebl. Eier	20 ausgebild. Larven	51
11	»	»	11 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	17 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	30
12	»	23. Mai 91	18 ausgebild. Larven	21 ausgebild. Larven 1 zurückgebl. Ei	40
13	»	»	20 ausgebild. Larven 3 zurückgebl. Eier	7 ausgebild. Larven	30

Für den Vergleich der rechtsseitigen mit der linksseitigen Produktivität kommen von diesen 13 Fällen 12 in Betracht, da in Fall 4 die gesonderte Aufzeichnung des beiderseitigen Tubeninhalts unterlassen wurde. Von diesen 12 Fällen überwiegt in 9 Fällen die Larvenzahl in der rechten Tube, zum Teil sehr bedeutend, in den drei andern Fällen enthielt die linke Tube mehr Larven. Im ganzen lieferten diese 12 von verschiedenen Fundorten stammenden Weibchen aus den rechten Tuben 254 wohlgebildete Larven und 27 mangelhafte Entwicklungsformen, also im ganzen 281 Larven bzw. Eier; aus den linken Tuben stammten 183 wohlgebildete Larven und

8 mangelhafte Entwicklungsformen, also im ganzen 191 Larven bzw. Eier. Hieraus ergibt sich mit Deutlichkeit die im ganzen stärkere Produktion des rechten Ovariums, ein Verhalten, das meines Wissens bisher bei keinem Amphibium bekannt ist.

Die in der Tabelle als »zurückgebliebene Eier« bezeichneten Entwicklungsformen werden jedem bekannt sein, der mehrfach Salamanderlarven den Weibchen entnommen hat. Es handelt sich dabei einmal um mißgebildete, teils lebensfähige, teils abgestorbene, Individuen, teils um Eier, bei denen es schwer oder unmöglich ist, eine überhaupt begonnene Entwicklung nachzuweisen, so daß wir für diese nicht selten durch gegenseitigen Druck polyedrisch abgeplatteten Eier jedenfalls zum Teil das Ausbleiben der Befruchtung annehmen können. Andererseits ist es sehr denkbar, daß die Entwicklung auch bei diesen Eiern wie bei den mißgebildeten abgestorbenen Larven begann, aber nachher nach Absterben der Eier keine Spuren mehr erkennen ließ.

Nach diesen allgemeineren Bemerkungen gehe ich zur Darstellung des speziellen in mehrfacher Beziehung interessanten Falles eines trächtigen Salamanderweibchens über, das ich am 1. Februar dieses Jahres eröffnete. Mit vielen andern im Oktober des vergangenen Jahres aus Heidelberg bezogenen Salamandern war dieses Weibchen in einem kühlen, doch nicht unter 0° temperierten, ausnahmsweise auch geheizten Zimmer während des Winters in feucht gehaltenem und manchmal erneutem Laub bei reichlicher Fütterung mit Regenwürmern gehalten worden. Die Tiere halten sich hierbei, wenn man das Laub nötigenfalls anfeuchtet, ganz ausgezeichnet. Im Laufe des Winters wurden dem Behälter häufig Weibchen entnommen, die alle normale Larven (abgesehen von den häufigen relativ wenigen zurückgebliebenen Eiern) geliefert hatten. Nach Eröffnung des hier genauer zu beschreibenden kräftigen und wohlbeleibten Weibchens waren sofort die zahlreichen unentwickelten Eier durch die dünne Tubenwand hindurch auffallend. Außerdem fielen eine Menge Larven auf, die statt der normalen Dunkelfärbung mattgrünlich gefärbt waren. Nach Herausnahme der Eileiter und Aufschneiden derselben unter Wasser wurden die Hüllen der Larven gesprengt. Das Resultat war, daß nur neun tadellos entwickelte und dunkel pigmentierte Larven sich fanden, die jedoch durch ihre Kleinheit auffielen. Während nämlich nach meinen Messungen die im Winter dem Weibchen entnommenen Larven in der Regel zwischen 2,5 und 3,2 cm Länge haben, waren diese Larven nur 2,0—2,3 cm lang. Ferner fanden sich zehn

normal pigmentierte mehr oder weniger verkrümmte, zum Teil sehr kleine, jedoch lebende, wenn auch mangelhaft schwimmende Larven. Außerdem aber enthielten die Tuben 14 durch ihre helle Farbe außerordentlich von den dunklen Larven unterschiedene lebendige Larven, die mit Ausnahme einer einzigen mehr oder weniger verkrümmt und auch sonst mißbildet waren. Diese Larven sind auf Grund ihrer mangelhaften Pigmentierung als partiell albinotisch zu bezeichnen. Nur eine dieser 14 Larven war völlig normal gebildet. Sie ist auf Tafel XXVIII Fig. 1 in natürlicher Färbung nach dem Leben abgebildet. Zum Vergleich ist eine demselben Weibchen entnommene Larve von jenen neun Normallarven in Fig. 2 gezeichnet. Die Färbung der albinotischen Larven erwies sich während der 14 Tage bis 3 Wochen, während welcher ich sie in kühlem Wasser (am Fenster) hielt, als durchaus konstant, so daß von einem durch wechselnde Kontraktilitätszustände der Chromatophoren bedingten Farbenwechsel keine Rede war. Die Figuren 9 und 10 geben bei 15facher Vergrößerung eine Vorstellung von dem Verhalten des Pigments in der Haut der Seitenfläche des Rumpfes der beiden Larven die in Fig. 1 und 2 abgebildet sind. Neben einer, wenn überhaupt vorhandenen, so jedenfalls nicht auffallenden Verminderung der Zahl der Pigmentzellen ist vor allem die Pigmentarmut der einzelnen Zellen bemerkenswert, wie das ein allgemeines Charakteristikum bei Albinismus ist, bei welchem ja die den pigmentierten Zellen entsprechenden Zellen nicht fehlen. Die beiden Abbildungen sind absichtlich von zwei Stellen genommen, die, beliebig gewählt, sich in den betreffenden Larven genau entsprachen. Außer den bisher aufgezählten, im ganzen 33 Larven fanden sich nun aber in den Tuben desselben Weibchens nicht weniger als 58 unentwickelte oder unvollkommen entwickelte, in Wasser nicht lebensfähige, zum Teil jedenfalls schon abgestorbene Entwicklungsformen. So erreichte die Gesamtzahl der in die Tuben übergetretenen Eier die ganz außergewöhnlich hohe Zahl von 91; diese übertrifft die normale Durchschnittszahl der bei einem Weibchen in den Tuben gefundenen Eier bzw. Larven um reichlich das Doppelte. Wir werden wohl nicht irren, wenn wir die hohe Zahl der mangelhaft entwickelten Eier, die Erscheinung des partiellen Albinismus und die Kleinheit aller lebensfähigen Larven mit dieser abnorm hohen Zahl der in die Tuben gelangten und sich gegenseitig durch Druck schädigenden Eier in ursächliche Beziehung bringen.

---

Indem ich zur speziellen Beschreibung übergehe, greife ich nur einige typische Fälle heraus, die zum Teil durch das Vorhandensein einer eigenartigen Mikrophthalmie Interesse verdienen:

1) Ein kleines, äußerst komisches Monstrum ist in Fig. 3 von der Seite abgebildet. Die Hauptmasse bilden der Kopf und die oberen Extremitäten. Der Kopf entspricht der Größe nach fast dem der in demselben Uterus gefundenen normalen Larven. An das relativ plumpe Vorderteil schließt sich eine hintere Hälfte, deren Längsachse mit der des Vorderteils ungefähr einen rechten Winkel bildet und nach aufwärts gekrümmt ist; das Ende dieses Teiles gabelt sich nach oben in eine median und ventral gelegene dritte Extremität und in den verkrümmten Schwanz. In Fig. 4 ist dasselbe Monstrum in einfacher Zeichnung in der Ansicht von hinten abgebildet. Hier ist auch die Stellung der unpaaren dritten Extremität deutlich zu erkennen. Von einer vierten Extremität ist keine Spur vorhanden. Es macht den Eindruck, daß die eine vorhandene Hinterextremität der linken entspricht. Der vordere Teil ist völlig symmetrisch gebaut, Maul, Augen und die Kiemenbüschel jederseits sind gut entwickelt. Das Herz pulsiert durch die pigmentlose Decke der Brustgegend hindurch deutlich sichtbar. Eine Afteröffnung wurde nicht aufgefunden. Die Pigmentierung ist an dem Kopfe normal, ebenso an dem verkrümmerten Rumpf und Schwanz. An den Extremitäten sind die Zehen unvollkommen entwickelt. Die beiden längsten senkrecht aufeinanderstehenden Durchmesser der Mißbildung maßen 6 mm. Das kleine Scheusal lag gewöhnlich auf der ventralen Fläche mit nach oben gerichtetem Schwanzteil. Bei leichten Reizungen mit der Präpariernadel reagierte es mit sehr lebhaften Bewegungen der Extremitäten und des Schwanzes. Am 10. Februar tötete und konservierte ich das Tier, nachdem es 10 Tage im Wasser gelebt hatte, in 5%iger Formalinlösung.

2) Eine zweite Mißbildung ist in Fig. 5 abgebildet. Sie stellt eine stark lordotisch verkrümmte, im allgemeinen stillliegende, jedoch auf Reize lebhaft sich bewegende Larve dar, deren längster Durchmesser 9,5 mm beträgt (gemessen von der Herzgegend bis zur Schwanzspitze). Zugleich ist der Schwanz von der Aftergegend an unter einem stumpfen Winkel nach rechts geknickt, und der Flossensaum des Schwanzes erwies sich in dorsoventraler Richtung nach rechts konkav gekrümmt bei gleichzeitig verkrüppelter Schwanzspitze. Die Extremitäten sind mit Ausnahme der linken hinteren, welche zu kurz erscheint, ganz gut entwickelt, wenn auch die Stellung und Gliederung, sowie das Verhalten der Zehen manche Abweichungen

von der Norm zeigen. In der ganzen vorderen Hälfte besteht partieller Albinismus; gegen diese Hälfte hebt sich der stark pigmenthaltige Schwanzteil auffallend ab. Der letztere ist unregelmäßig pigmentiert. Die Farbe ist im Vorderteil hell grünlichgelb, doch sieht man schon mit freiem Auge auf der Dorsalseite verstreute Pigmentfleckchen, die sich bei starker Lupenvergrößerung als vereinzelte große Pigmentzellen ergeben. Der Kopf ist mit der Dorsalseite bei der in der Regel eingenommenen Lage nach unten und rechts gerichtet, so wie es die Abbildung zeigt, welche der normalen Lage des Tieres entspricht. Das Maul und die Kiemen sind gut entwickelt, die Augen beide wohlgebildet, so viel ohne mikroskopische Untersuchung zu sagen möglich ist. Infolge der eignen Lage der an der Ventralseite völlig pigmentlosen Larve sieht man schon mit freiem Auge sehr schön die Pulsation des Herzens durch das Integument hindurch (bei 15° C. 64 Schläge in der Minute). Unter dem GREENOUGH'Schen Mikroskop gewährt der Kreislauf von dem Herzen in die Aorta und die Kiemenbögen bis in die Kiemen, sowie auf der ganzen Ventralseite ein sehr zierliches Bild. Der Darm ist noch deutlich dotterhaltig, der After wohlgebildet. Die Larve wurde, nachdem sie 14 Tage in kaltem Wasser (etwa 10° C) gelebt hatte, getötet und konserviert.

3) Der dritte hier mitzuteilende Fall ist der partielle Albino der Abbildung 6. Er war hochgradig skoliotisch und besaß nur auf dem Schwanz einige dunkle größere Pigmentflecken. Im übrigen zeigte er auf der ganzen Dorsalseite ziemlich gleichmäßig verteilte Pigmentzellen. Der Kopf war etwas aufgetrieben und asymmetrisch. Im Bilde sieht man das rechte mangelhaft entwickelte Auge. Vom linken Auge ist keine Spur wahrzunehmen. Es fehlte also das Auge an der Seite der stärkeren Krümmung oder der Konkavität des skoliotischen Tieres. Ein ähnliches Verhalten zeigt sich noch in einer Reihe von Fällen der verkrümmten normal pigmentierten Larven; hier war es, wenn eines der Augen gegenüber dem andern zurückgeblieben war, die konkave (also im Wachstum zurückgebliebene?) Seite, wo der Defekt sich auch am Auge geltend macht, jedoch in dem einen Falle der Fig. 7 (s. unten) war das Verhalten umgekehrt. Die Kiemen und die Extremitäten waren vorzüglich entwickelt, der Kreislauf sehr lebhaft. Diese Larve starb am 9. Tag. Ich konservierte sie an demselben Tage in Osmiumsäure von 1%, behandelte mit Kaliumbichromat in 1%iger wässriger Lösung nach und färbte in Alaunkochenille.

Die Untersuchung der Schnittserie des Kopfes bestätigte den bei äußerer Betrachtung gewonnenen Eindruck des Fehlens des linken

Auges. Es war keine Spur davon vorhanden. Es bestand also vollständige linkseitige Anophthalmie. Das rechte Auge verhielt sich derart, daß von einer normalen Sehfunktion keine Rede gewesen sein kann. Die Linse fehlte vollkommen. Unter der Epidermis und der dünnen Anlage des Corium fand sich ein Augenbecher ohne Hohlraum, dessen Pigmentschicht an der Stelle der Anlagerung an die Haut auffallend verdünnt, gleichsam aufgehellte war. Der Übergang der Pigmentschicht in die eigentliche Retina erfolgte aber nicht an der dem Integument zunächst gelegenen Stelle, dem vorderen Augenpol, sondern gegenüber dem letzteren, nahe dem Dach der Mundhöhle und lateral und nach unten von der Stelle, an der der Becher mit dem Hirn in nächste Berührung kam, also in der Nähe der normalen Opticuseintrittsstelle. Hier hörte die sehr kräftige Pigmentschicht scharfrandig auf und bog sich in das innere Blatt des Augenbeckers, die eigentliche Retina, um. Dieses innere Blatt stellte eine wohlausgebildete Retinaanlage dar mit gut ausgeprägter, typisch breiter, innerer reticulärer Schicht. Die nach innen der letzteren folgende Ganglienzellschicht erschien auffallend verdickt, ein Glaskörperaum fehlte vollkommen. Nur ein ganz schmaler, im Durchschnitt linearer Spalt war vorhanden, in dessen Bereich die gegenüberliegenden Flächen der Ganglienzellschicht sich berührten. Eine Faserschicht war nicht nachzuweisen. Der spaltförmige Raum ließ sich nach außen bis zu der Stelle verfolgen, wo am Rande des Augenbeckers der Umschlag der Pigmentschicht in die Retina erfolgte. So erschien das Organ als eine solide Kugel, ganz ähnlich dem in Fig. 11 abgebildeten, unten genauer zu beschreibenden Falle von der in Fig. 7 Taf. XXVIII abgebildeten Larve. Eine dunkel pigmentierte Aderhautanlage mit außen aufgelagertem, mit spindelförmigen Kernen durchsetzten Sklerastratum war in vielen Schnitten deutlich zu erkennen. Von einem Opticus war keine Spur zu finden; da die Ausbildung des Augenbeckers ohne primitiven N. opticus undenkbar ist, mußte er also der Atrophie und Degeneration anheimgefallen sein.

4) Eine weitere Mißbildung ist in Fig. 7 abgebildet. Wir sehen in der Dorsalansicht, zugleich in der Lage, welche das Tier in der Regel ruhig liegend auf dem Boden der Wasserschale einnahm, eine im allgemeinen wohlgebildete Larve. Am auffallendsten war neben der sehr hellen durch den partiellen Albinismus bedingten blaßgrünlichen Hautfarbe die starke linkseitige lordotische Verkrümmung. Die Verteilung der zerstreut liegenden Pigmentzellen ist schon bei

der zur Abbildung gewählten dreifachen Vergrößerung zu erkennen. Auch hier war, wie in der Regel, der Schwanz durch etwas dunklere Pigmentierung ausgezeichnet. Während die Extremitäten und die drei im Leben rötlichen Kiemenbüschel, in denen die Blutzirkulation bei dem lebenden Tier prächtig zur Beobachtung kam, jederseits normal ausgebildet waren, fiel sofort ein beträchtlicher Größenunterschied der beiden Augen auf. Das linke erschien wohlgebildet. An Stelle des rechten jedoch war nur ein relativ kleiner dunkler Pigmentfleck und keine Cornea sichtbar.

Die Schnittuntersuchung ergab folgendes:

Das linke Auge (s. Fig. 12) ist völlig normal, besitzt normale Linse und weit in der Entwicklung vorgeschrittene Iris, Cornea und normal geschichtete Netzhaut. Das rechte Auge stimmt mit den übrigen hier beschriebenen mikrophthalmischen Bulbi in allen Hauptsachen überein. Es kann sonach als Typus der bei *Salamandra* beobachteten eigenartigen Mikrophthalmie gelten. Aus der Abbildung 12 ist das Größenverhältnis des Bulbus zu dem normalen ohne weiteres ersichtlich; beide Durchschnitte entsprechen dem größten Bulbusdurchmesser. In das pathologische Auge ist der N. opticus aus mehreren Schnitten kombiniert eingezeichnet. Der Umschlag des distalen in das proximale Blatt liegt auch in diesem Fall nicht, wie normal, am distalen Pol, sondern ventralwärts von demselben (s. auch Fig. 11). Abbildung 11 und 12 stammen von derselben Serie. Der in Abbildung 11 abgebildete Schnitt hat noch die Mitte des Auges, jedoch nicht das Sehnervenrudiment getroffen. Der Übergang der Pigmentschicht in die eigentliche Retina war in diesem Schnitt durch Pigmentauflagerung weniger deutlich als in dem in Fig. 14 bei stärkerer Vergrößerung abgebildeten benachbarten Schnitt. Hier sieht man wie das Pigment an der Umschlagsstelle sich eine Strecke weit fortsetzt und die Kerne ein der am normalen Auge in der Ciliargegend vorhandenen Beschaffenheit entsprechendes Verhalten zeigen. In der Umschlagsstelle sind einige Mitosen sichtbar, ein Beweis, daß noch keine degenerativen Vorgänge Platz gegriffen hatten. In der Fig. 12, deutlicher noch in Fig. 11, ist wieder die der Anlagerungsstelle an die Haut (der Cornealgegend) entsprechende Aufhellung des Pigments sichtbar. Auch in diesem Bulbus ist die Ganglienzellschicht durch eine relativ mächtige Ausfüllungsmasse dargestellt; der zentrale Glaskörperspalt erschien im Querschnitt gabelförmig geteilt.

5) Ich schließe hier noch einen letzten Fall einer Mißbildung an, die besonders durch das Verhalten der Augen mitteilenswert er-

scheint. Die in Fig. 8 in dreifacher Vergrößerung dargestellte Larve ist so abgebildet, wie sie während der 10 Tage, die ich sie vor der Abtötung lebend in kaltem Wasser aufbewahrte, auf dem Boden der Schale zu liegen pflegte, um nur bei Reizen kurze Bewegungen der Extremitäten und des Schwanzes auszuführen. Die Larve ist hochgradig verkrümmt, etwa so, wie die normalen Larven vor der Sprengung der Eihaut in dem Uterus des Muttertieres zusammengerollt liegen. Die Pigmentierung ist, wenn auch nicht von regelmäßig diffuser Verteilung, so doch gut zur Ausbildung gekommen. Kiemenbüschel und Extremitäten sind im allgemeinen gut entwickelt, jedoch weicht die Stellung der Vorderextremitäten erheblich von der Norm ab, indem beide dorsalwärts gerichtet sind und sich über dem Rücken fast bis zur Berührung der Zehen nähern. In der Abbildung 8 ist die linke Vorderextremität in dieser eigenartigen Stellung völlig zu sehen, von der rechten dagegen nur die Spitzen von drei dorsalwärts herausragenden Zehen. An Stelle der Augen sind relativ kleine dunkle, auf beiden Seiten gleich groß erscheinende Pigmentflecke vorhanden. Diese werden von dem Integument bedeckt, ohne daß eine Cornea zur Ausbildung gekommen ist. Auch von einer Pupille ist keine Spur zu sehen. Am 20. Tage nach der Geburt tötete und konservierte ich diese Larve in 10%iger Formalinlösung, färbte mit Alaunkochenille und fertigte eine Frontalschnittserie des Kopfes an.

Ich beschränke mich im folgenden auf die Beschreibung des doppelseitigen Mikrophthalmus.

Linkes Auge: Die ersten den Bulbus treffenden Tangential-schnitte des frontal geschnittenen Kopfes zeigen die gut entwickelte Pigmentschicht der Netzhaut nach innen von der pigmentierten Aderhaut.

In diesen Schnitten sind die ganz dünnen und unvollständig entwickelten Außenglieder der Stäbchen quer getroffen und erscheinen als feine ziemlich stark lichtbrechende Pünktchen, umgeben von ziemlich zahlreichen Pigmentkörnchen, die, wie spätere Längsschnitte der Stäbchen lehren, den Fortsätzen der Pigmentepithelzellen angehören, welche normalerweise die Stäbchen und Zapfen in der belichteten Netzhaut umhüllen. Ein Unterschied von Stäbchen und Zapfen war hier und in den späteren Schnitten nicht nachweisbar. Weitere Schnitte enthalten die Querschnitte der Innenglieder und die Elemente der äußeren Körnerschicht. Eine deutliche Schichtung wird natürlich erst in den durch das Zentrum des Auges gehenden Schnitten innerhalb der Netzhaut sichtbar, da wo also die Netzhaut senkrecht zur Oberfläche getroffen ist. Die Schichtung ist hier im allgemeinen ebenso-

gut ausgeprägt, wie in der Netzhaut einer gleich alten Normallarve. Die sehr schmale äußere reticuläre Schicht, die breite Schicht der inneren Körner und die in der Amphibiennetzhaut durch ihre Dicke ausgezeichnete innere reticuläre Schicht sind ebenso wie die Ganglienzellschicht leicht nachweisbar. In der Fig. 13 sind außer der Pigmentschicht, deren Zellen an diesem zur Abbildung gewählten Schnitt nicht die in andern Schnitten desselben Bulbus ausgeprägten langen zwischen die Stäbchen eingreifenden Fortsätze aufwiesen, die gut, wenn auch im Vergleich mit der Normallarve gleichen Alters relativ dünn entwickelten und in feine Spitzen auslaufenden Stäbchen, die Schicht der Stäbchen- bzw. Stäbchen- und Zapfenkörner (*aK*), die ganz schmale als helle Linie hervortretende äußere reticuläre Schicht (*arS*) und ein Teil der inneren Körnerschicht (*iK*) abgebildet. Eine Nervenfaserschicht war in diesem Auge nicht nachzuweisen. Eine solche war auch nicht zu erwarten, denn statt eines N. opticus findet sich ein aus nur wenigen Spindelzellen bestehender schmaler Strang, welcher die Retina in der Gegend der normalen Opticuseintrittsstelle durchquert. In diesem war keine Spur von Fasern zu finden. Die Serie ergab, daß er zentralwärts einen an der Abgangsstelle vom Hirn noch mit engem Lumen versehenen dünnen, rein zelligen N. opticus darstellte, der also auf primitivem Stadium stehen geblieben war.

Es ist gewiß bemerkenswert, daß die Stäbchen in der Netzhaut eine relativ gute Ausbildung erreicht hatten, ohne daß eine neurofibrilläre Verbindung zwischen der Netzhaut und dem Hirn bestand. Immerhin ist mit der Möglichkeit zu rechnen, daß früher vorhanden gewesene Neuraxone der Ganglienzellschicht späterer Degeneration anheimgefallen waren.

Das weitere Studium der Serie ergab, daß der Umschlag des proximalen in das distale Blatt des Augenbechers ähnlich wie in dem dritten Fall erfolgt und daß hier wie in dem dritten Fall die Ganglienzellschicht in eine nach dem Glaskörperraum gerichtete diesen erfüllende, einheitliche Zellenmasse übergeht. Diese war jedoch nicht so massig, wie in dem in Fig. 11 abgebildeten Fall, weil zugleich von der oberen Seite her die Netzhaut von der Pigmentschicht abgelöst und als stumpfkantige Falte in den Glaskörperraum hineinragte. Hierdurch war auch in diesem Falle (wie im Fall 3) der Glaskörperraum auf einen ganz engen Spalt reduziert und der Bulbus zu einer relativ kleinen soliden Kugel geworden. Die Linse fehlte vollkommen. Die äußere Haut ging glatt, ohne eine Cornea zu bilden, über den Augenbecher hinweg. An dieser Stelle fehlte das Pigment

eine kleine Strecke weit vollständig, es war also an der Stelle des Lichteinfalles eine Art Pupille vorhanden, insofern als hier das Fehlen des Pigments die Einwirkung des Lichtes, das natürlich höchstens als diffuser Schein wahrgenommen wurde, begünstigte (vgl. auch Fig. 11).

Es ist interessant, daß diese Stelle zenitwärts — bei Normallage der Larve etwas nach oben — von der Anlagerungsstelle des Augenbeckers an die Innenfläche des Integuments sich findet, also da, wo der stärkste Lichteinfall bestand.

Rechtes Auge: Das rechte Auge macht auf den ersten 14 Tangentialschnitten ganz den Eindruck, als ob es sich ebenso verhalten würde, wie das linke, wofür ja auch der äußere Eindruck an dem unverletzten Tier (s. Fig. 8) spricht. Nach der Epidermis hin zeigt die sehr kräftige Pigmentschicht des distalen Poles eine Unterbrechung; der Umschlag der Pigmentschicht in die Retina am distalen Pol tritt in der Serie erst viel später auf. In den sich anschließenden Schnitten findet sich nach unten und medial ein anfangs nicht mit den in den vorigen Schnitten vorhandenen Bulbusdurchschnitten zusammenhängender zweiter Teil, der weiterhin jedoch mit dem ersten Teil als zusammenhängend sich erweist und in diesen übergeht. Dieser Übergang betrifft jedoch nur die Pigmentschicht. Es ergibt sich das sehr eigentümliche Verhalten, daß in einer gemeinsamen Pigmentschicht zwei vollkommen getrennte Retinae liegen. Es ist nämlich, abgesehen von der am distalen Pol gelegenen normalen Umschlagsstelle der beiden Blätter des Augenbeckers noch eine zweite proximale, in der Nähe der sonstigen Opticuseintrittsstelle vorhanden. Innerhalb der gemeinsamen Pigmentschicht stoßen die beiden Retinae an ihrer von der Umschlagsstelle am entferntesten gelegenen Konvexität mit ihren Stäbchenschichten aneinander. Hier fehlte das retinale Pigment, das sich von beiden Seiten her jeder Netzhaut folgend leicht einbuchtet, so daß die ganze Anlage biskuitförmig erscheint. Die Serie ergibt, daß die beiden Umschlagsstellen völlig unabhängig voneinander bestehen. Die Ränder der beiden Umschlagsstellen berühren sich nicht so innig wie in den andern Fällen (vgl. Fig. 11 und 14), werden vielmehr durch eine Zellenmasse getrennt, die nach innen in die Ganglienzellschicht übergeht. Einen N. opticus habe ich nicht gefunden. Diese höchst eigenartige Mißbildung ist nur so zu erklären, daß sich an einer Augenblase zwei fast diametral gegenüberliegende Einstülpungen gebildet haben, worauf der nicht eingestülpte Teil zur Pigmentschicht wurde.

Die sämtlichen zur Untersuchung an Schnittserien gekommenen Fälle von angeborenem Mikrophthalmus bei den Salamanderlarven zeigen eine weitgehende Übereinstimmung. Die Kleinheit des Bulbus ist mit Fehlen des Glaskörpers und der Linse verbunden. Zugleich fehlen Cornea, Iris und Pupille. An Stelle der letzteren ist die Pigmentschicht des einen auf primitiver Stufe stehen gebliebenen Augenbecher darstellenden Auges an dem distalen Pole des Augenbechers gleichsam aufgehell't bis zum völligen Fehlen des Pigments. Die Schichten der Netzhaut sind im allgemeinen gut entwickelt; die Ganglienzellschicht erscheint relativ dick und bildet so eine das Zentrum der Kugel ausfüllende Masse, in der sich noch ein feiner dem Glaskörperraum entsprechender Spalt am Schnitt nachweisen läßt. Dieser setzt sich nach außen bis zu der Stelle fort, an der das distale Blatt des Augenbechers in das proximale übergeht. Diese Stelle liegt in der Regel nicht an dem distalen Pol, wie in der Norm, sondern dem proximalen Pol genähert, wo man sie als ein Colobom der Retina bezeichnen kann.

Fragen wir nach der Genese dieser Entwicklungsstörung, so kommt zur Beurteilung vor allem das völlige Fehlen der Linse in Betracht. Dieses steht zweifellos in naher genetischer Beziehung zur Kleinheit des Bulbus und dem Fehlen der Glaskörperanlage und der Iris samt der Pupille. War die Bildung der Linse von vornherein ausgeblieben oder wurde eine anfangs gebildete Linse alsbald aus unbekanntem Grunde resorbiert? Der Umschlag des distalen Blattes in das proximale Blatt des Augenbechers in typischer Weise beweist, daß es zur Ausbildung eines typischen Augenbechers (einer »sekundären Augenblase«) gekommen war. Wenn wir auch wissen, daß die Bildung der letzteren nicht, wie man früher anzunehmen geneigt war, durch die Linseneinstülpung bedingt ist, so sind doch beide Vorgänge so innig miteinander verbunden, daß es dem Embryologen schwer wird sich die Bildung eines Augenbechers ohne gleichzeitige Linsenabschnürung vorzustellen. Doch ist natürlich mit der Möglichkeit des völligen Fehlens einer Linsenanlage zu rechnen. Nun aber halte ich es doch für wahrscheinlicher, daß auch in unsern Fällen eine Linse anfangs vorhanden war, die jedoch bald zur Resorption kam.

Es ist hauptsächlich das Verhalten der Augen des nahe verwandten *Proteus anguineus*, das mich zu dieser Auffassung bestimmt. Ich gehe deshalb etwas genauer auf den Bau dieser interessanten stark rückgebildeten Augen ein.

Die erste, genauere, mit einigen Abbildungen versehene Beschreibung des Auges von *Proteus anguineus* gab C. HESS<sup>1</sup> im Jahre 1889. Das Auge, am jungen Tier durch die mehr oder weniger starke Pigmentierung der betreffenden Stelle im Leben verschieden deutlich, stellt eine allseitig geschlossene rundliche Blase dar, deren vorderer Scheitel von der Epidermis durch eine dünne Bindegewebsschicht getrennt ist. Das Organ ist so klein, daß sein Durchmesser nur etwa 15—20mal den Durchmesser des ja allerdings relativ großen Blutkörperchens des Tieres übertrifft. Der Innenraum der Blase wird vollständig ausgefüllt von den Elementen der Retina, denen außen eine dünne der Knorpelzellen entbehrende Schicht aufgelagert ist, die als primitive Sklera und Aderhaut aufgefaßt werden muß. Die äußerste Lage der Retina bildet das einschichtige Pigmentepithel, das sich an der Opticuseintrittsstelle wulstförmig verdickt. Am vorderen Augenpol, dem Rand des ursprünglichen Augenbechers, schlägt sich die Epithelschicht nach innen um und geht, indem sie sich in eine mehrschichtige Zellenlage umwandelt, in die eigentliche Retina über. Da der Durchmesser der Augenblase nur 0,43 mm beträgt, die Retina aber so dick ist, wie die der meisten Vertebraten, so erklärt es sich, daß das ganze Innere der Augenblase von der Retina ausgefüllt und vom Glaskörper keine Spur vorhanden ist. Die Ganglienzellschicht ist relativ stark entwickelt als eine doppelte bis dreifache Lage großkerniger Elemente. Im Querschnitt des Bulbus erscheint die Ganglienzellschicht »zumeist als ein rundlicher solider Zellenhaufen in der Mitte der Augenblase«. Nach außen schließt sich die wie in der Amphibien-netzhaut allgemein, so auch hier relativ breite innere reticuläre Schicht an. An der Stelle normaler Stäbchen und Zapfen finden sich »eigenartige Gebilde von höchst unregelmäßiger Gestalt«, die sich ebenso wie die Stäbchen und Zapfen mit den gewöhnlichen Methoden nicht färben lassen; die meisten haben die Form einer Halbkugel oder eines halben Ellipsoids, daneben kommen aber auch länger gestreckte und ganz flache Formen vor. Eine Unterscheidung von Stäbchen und Zapfen ist unmöglich. Der Opticus ist ein durch feine Längsstreifung ausgezeichnete 0,02 mm dicke Strang; er läßt sich bis zu den Ganglienzellen verfolgen. Die Linse fehlt dem Auge, das als ein auf dem Stadium des Augenbechers stehen gebliebenes Gebilde aufzufassen ist.

---

<sup>1</sup> C. HESS, Beschreibung des Auges von *Talpa europaea* und von *Proteus anguineus*. GRAEFES Archiv, Bd. XXXV. Abt. I. 1889.

SCHLAMPP<sup>1</sup> erweiterte die Angaben von HESS dahin, daß er an dem vorderen Augenpol ein Stratum ciliare retinae unterschied, in dessen Bereich sich die sonst einschichtige Pigmentschicht zu einem ringförmigen Wulst verdickt. Das Pigment selbst fehlt aber hier an der der Lichteinwirkung am nächsten liegenden Stelle. »Ein derartiger Mangel des Pigments gerade in dieser Gegend muß den Durchtritt von Lichtstrahlen zu dem nervösen Teile der Netzhaut ermöglichen und begünstigen, und es darf so diese Einrichtung in ihrer physiologischen Wirksamkeit mit der Pupille höherstehender Augen verglichen werden.« Am Rande des Augenbeckers verschmelzen die Schichten der Netzhaut zu einer Schicht, die sich gegen die Augenachse nach hinten verlängert und in deren Zentrum die Opticusfasern verlaufen. Stäbchen und Zapfen fehlen. »Eine kleine bikonvexe Cuticulabildung, welche den Körnern aufsitzt, hat die größte Ähnlichkeit mit einem frühen Stadium, welches wir in der Entwicklung der Netzhaut bei der Salamanderlarve treffen.« SCHLAMPP findet ferner in dem *Proteus*-Auge ein gesondertes deutlich abgegrenztes Chorioidealstratum und in demselben Blut führende Gefäße in capillärer Anordnung. Den interessantesten Befund bildet jedoch der Nachweis einer Linse in dem Auge von jungen Exemplaren. SCHLAMPP war in der glücklichen Lage von ZELLER in Winnenthal einen Larvenkopf von *Proteus* zu erhalten, der einer von ZELLER selbst gezüchteten Larve entstammte. Die normal gelagerte Linse wird frühzeitig durch Mesoderm vom Ectoblast getrennt, stellt eine epithelial gebaute Kugel mit heller Kapsel dar, und ist ringförmig von dem Stratum ciliare retinae umfaßt. Der hintere Pol grenzt dicht an die Retina. Auch bei dem 10—12 cm langen *Proteus* hat die Linse bereits »eine Rückbildung erfahren, die sich als eine Verkleinerung des Gesamtumfanges und eine Abnahme der zelligen Elemente zu erkennen gibt. Der leere Raum, welcher durch die Schrumpfung der Linse entstehen mußte, zwischen dieser und dem Stratum ciliare retinae, wird durch zelliges Wachstum und Vorrücken des letzteren ausgeglichen«. Aus dem ursprünglichen Vorhandensein der Linse neben dem Augenbecher ergibt sich, daß die erste Anlage des Auges bei *Proteus* dieselbe ist, wie bei allen Vertebraten. Unter allmählichem Schwund der Linse bleibt das Stadium des Augenbeckers zeitlebens erhalten. Bei dem erwachsenen Tier fehlen alle brechenden Medien.

---

<sup>1</sup> K. W. SCHLAMPP, Das Auge des Grottenolmes. Diese Zeitschrift, LIII. Bd. 1892.

Die Übereinstimmung des *Proteus*-Auges mit den hier beschriebenen Fällen von Mikrophthalmus bei *Salamandra maculata* ist in der Tat höchst frappierend. Auf Grund der Ontogenese des *Proteus*-Auges haben wir allen Grund, anzunehmen, daß es sich hier um ein infolge des Höhlenlebens des Trägers stark zurückgebildetes Organ handelt, und es ist gewiß hochinteressant, daß dieselbe Form des Auges, die sich bei dem albinotischen *Proteus* gleichsam chronisch entwickelte, in der Ontogenie bei *Salamandra* aus unbekanntem Grunde als Mißbildung gleichsam akut auftritt, die mit Albinismus gepaart sein kann.

In der Pathogenese des Mikrophthalmus kann die ältere Theorie, daß es sich um eine »einfache Hemmungsbildung« handelt, als heute nicht mehr befriedigend betrachtet werden. Unter den Ophthalmologen hat sich um die Ätiologie des Mikrophthalmus besonders C. HESS Verdienste erworben. HESS<sup>1</sup> beschrieb vier Fälle von menschlichem Mikrophthalmus, von denen drei jugendlichen Individuen und einer einem 53jährigen Mann entstammten. Auf Grund der mikroskopischen Untersuchung dieser Fälle wendet sich HESS gegen die von DEUTSCHMANN aufgestellte Theorie, daß die Mikrophthalmie durch einen intrauterinen Entzündungsprozeß und zwar eine Sclero-Chorio-Retinitis zu erklären sei, eine Auffassung, der sich eine große Zahl von Ophthalmologen angeschlossen hatten. In den HESS'schen Fällen fehlte jede auf eine bestehende oder abgelaufene Entzündung hindeutende Veränderung. In allen Fällen trat als typisch die kontinuierliche Verbindung des Glaskörpers oder des an seiner Stelle vorhandenen, von der A. hyaloidea ernährten Bindegewebes mit den äußeren Umhüllungen des Augenbeckers hervor. Das Bindegewebe bestand aus langen spindelförmigen Elementen mit gleichmäßig ovalen Kernen und eingelagerten lebhaft färbbaren runden Kernen und enthielt sogar Knorpel- und Fettzellen. Es ist als die Folge einer atypischen embryonalen Entwicklung des embryonalen Bindegewebes aufzufassen. Hiermit stellte jedoch HESS durchaus nicht in Abrede, daß intrauterine Entzündungen und deren Folgen für abnorme Entwicklung des Auges von Bedeutung werden können.

In einem späteren Aufsatz<sup>2</sup> äußerte sich HESS über dieselbe Frage und sprach sich wiederum dahin aus, daß eine Erklärung der Mikrophthalmie durch individuelle Variation ihm einfacher und näher-

<sup>1</sup> C. HESS, Zur Pathogenese des Mikrophthalmus. GRAEFES Archiv f. Ophthalmologie, Bd. XXXIV.

<sup>2</sup> C. HESS, Über angeborene Bulbuscysten und ihre Entstehung. Archiv f. Augenheilkunde, XLI Bd.

liegend erscheine, als eine solche durch eine hypothetische, völlig latent verlaufende Entzündung aus unbekannter Ursache. Auch führt HESS einen Fall eines Hühnerembryo vom fünften Tage an, bei welchem jede Augenanlage einerseits völlig fehlte und von Entzündungserscheinungen keine Spur vorhanden war. Seine Auffassung von der Genese des Mikrophthalmus präcisiert HESS dann nochmals mit den Worten: »Wenn es mir auch nicht zweifelhaft ist, daß gewiß ein Teil der Mikrophthalmen, die von den Autoren als durch Entzündung entstanden, aufgefaßt werden, sich naturgemäßer in der von mir angedeuteten Weise erklären ließe, so bin ich doch weit entfernt, überhaupt die Existenz einer intrauterinen Entzündung und deren Folgen für die Entwicklung des Auges ganz in Frage stellen zu wollen.«

Der Auffassung von HESS haben sich die meisten neueren Untersucher angeschlossen, und in der Tat wird in Übereinstimmung mit der Auffassung, daß für die entzündliche Ätiologie keinerlei Beweis vorliegt, derjenige, der sich wie der Schreiber dieser Zeilen viel mit der experimentellen Erzeugung von Mißbildungen beschäftigt hat, sagen, daß wahrlich genug andre ursächliche Momente in Frage kommen. Ich will nur erwähnen, daß — wenigstens bei dotterreichen Eiern, z. B. Amphibieneiern — die durch abnorme Gravitationswirkung erzeugbaren Mißbildungen auch im Bereich der Augen an Mannigfaltigkeit der Formen von Anophthalmus bis zum Mikrophthalmus Außerordentliches leisten. Hier handelt es sich einfach um abnorme Verschiebungen von Zellgruppen bzw. Störungen des inneren Gleichgewichts des Embryo mit deren Folgezuständen.

Soweit ich die bisher beschriebenen Fälle vom Mikrophthalmus bei dem Menschen übersehe, scheint mir eine embryologische Tatsache, welche zur Aufklärung der Ätiologie offenbar von Bedeutung ist, bisher zu wenig oder gar nicht beachtet zu sein. Diese Tatsache ist die, daß von frühem Entwicklungsstadium an die Bindegewebszellen in dem Bulbus ein Continuum bilden, das den Glaskörper als Anlage der Vasa hyaloidea vom Opticuseintritt und der Innenfläche der Retina aus bis zur Linse erfüllt, die Linse umhüllt und am Rand des Augenbeckers, später am Pupillarrand der Iris, direkt mit dem Bindegewebe der Tunica vasculosa oculi zusammenhängt. Dann folgt das Stadium, in welchem aus diesem embryonalen Bindegewebe die kontinuierlichen inneren Bulbusgefäße in dem Glaskörper, um die Linse und in der Tunica vasculosa oculi zur Zeit der noch anangischen Netzhaut hervorgegangen sind, wobei der unmittelbare Übergang des

Bindegewebes und der Gefäße der Tunica vasculosa lentis in die Gefäße der Iris am Pupillarrand<sup>1</sup> von großer Bedeutung und viel zu wenig betont ist. Als drittes Stadium schließt sich dasjenige an, das man als Aufhellungsstadium bezeichnen könnte, in welchem die Glaskörpergefäße und die Tunica vasculosa lentis schwinden, der Pupillarrand der Iris frei wird und die Expansion des Binnenraumes durch Zunahme der Glaskörperflüssigkeit und relative Größenabnahme der Linse typisch sind. Indem ich mit C. HESS in einer ganzen Reihe von Fällen der Mikrophthalmie eine atypische Entwicklung des Bindegewebes in dem Bulbus als das ursächliche Moment betrachte, möchte ich hervorheben, daß es sich offenbar um eine abnorme Wucherung jenes von vorn herein vorhandenen, zum Teil in die Bildung der Binnengefäße eingehenden Bindegewebes handelt, welches normalerweise zur Resorption kommt. Die Folge ist natürlich, daß hierdurch in einfach mechanischer Weise das oben angeführte dritte Stadium mehr oder weniger unterbleibt, auch durch Zug auf die Linse diese luxiert und nach hinten bis in die Nähe der Papilla nervi optici verlagert werden kann.

Für uns hat hier in Hinsicht auf den mit Linsenmangel verbundenen Mikrophthalmus der Salamanderlarven vor allem noch die Frage Interesse, ob Ähnliches bei höheren Vertebraten oder dem Menschen beobachtet wurde. v. HIPPEL<sup>2</sup> sagt in seiner Zusammenfassung hierüber folgendes: »In einigen Mikrophthalmen fehlte die Linse ganz; die Annahme von MANZ, daß sie in solchen Fällen gebildet und wieder zerstört sein dürfte, wird wohl für die meisten Fälle ihre Richtigkeit haben. BECKER hält es in dem seinigen für wahrscheinlich, daß die primäre Augenblase nur von unten, nicht von vorn eingestülpt wurde und daß es gar nicht zur Bildung der Linse gekommen sei. Diese Ansicht läßt sich auf Grund des Befundes (vollkommen kontinuierlicher Verlauf des Pigmentepithels im vorderen Bulbusumfang, Fehlen von Linse, Iris und Ciliarkörper) wohl verteidigen, wenn man auch schon annehmen müßte, daß am vorderen Pole Zellen der primären Augenblase, aus denen bei normaler Entwicklung Retina geworden wäre, sich zu Pigmentepithelien umgebildet hätten. Es ist ja auch bekannt, daß bei gewissen Tieren eine

<sup>1</sup> s. O. SCHULTZE, Zur Entwicklungsgeschichte des Gefäßsystems im Säugetier-Auge. Festschrift zum 50jährigen Doktorjubiläum A. KÖLLIKERS. Leipzig 1892.

<sup>2</sup> E. v. HIPPEL, Die Mißbildungen und angeborenen Fehler des Auges. Handb. d. Augenheilkunde, 2. Aufl. II. Bd. Kap. IX. 1900. S. 81.

sekundäre Augenblase gebildet wird, ohne daß es zur Bildung einer Linse kommt. Indessen scheint es mir, daß eine sichere genetische Erklärung solcher Befunde kaum möglich ist.«

Was die auch sonst gelegentlich angeführten »gewissen Tiere« betrifft, bei denen sich ein Augenbecher bildet, ohne daß es zu einer Linsenanlage kommt, so kann hier wohl nur *Proteus* in Betracht kommen. Für ihn ist aber durch SCHLAMPP (s. S. 488) das Vorhandensein der (später resorbierten) Linse bei der Larve nachgewiesen. Sonstige »gewisse Tiere« im obigen Sinne existieren meines Wissens nicht.

Wir haben hier nun noch genauer auf den oben zitierten Fall eines menschlichen Mikrophthalmus von BECKER<sup>1</sup> einzugehen, weil dieser sich durch den Mangel der Linse, einem bei dem menschlichen Mikrophthalmus offenbar sehr seltenen Vorkommen, den unsrigen Fällen am meisten nähert. In diesem Falle fand sich bei einem neugeborenen Mädchen der linke Bulbus auf die Hälfte des normalen rechten verkleinert. Die Tunica fibrosa zeigte keinen deutlichen Unterschied von Sklera und Cornea. Der bedeutend verdünnte und graurötliche Opticus ging in die einen relativ gut entwickelten Glaskörperraum umschließende Netzhaut über. Mit den hier von *Salamandra* beschriebenen Fällen bestand insofern Übereinstimmung als Iris und Pupille völlig fehlten, und die Tunica vasculosa also am distalen Pol geschlossen war. Ebenso fehlten Ciliarkörper, Linse und vordere Augenkammer. Alle diese Teile waren in dem rechten Auge völlig normal. Die Retina zeigte eine leidlich gute Ausbildung der Schichten. Der Glaskörper war von Bindegewebszügen durchsetzt, die von der Retina nach vorn zum distalen Pol verliefen und von BECKER für obliterierte Gefäße angesehen wurden. In der Nähe des Opticuseintritts bestand ein Colobom der Retina und des Pigmentepithels; hier gingen, wie am Rande des ursprünglichen Augenbechers Pigmentepithel und Retina ineinander über. BECKER spricht im Gegensatz zu MANZ, der die Ansicht vertrat, daß eine embryonale Linse völlig zugrunde gehen kann, die Vermutung aus, daß in diesem Falle überhaupt keine Linse gebildet wurde. Diese Auffassung begründet er vornehmlich damit, daß die Augenblase dann doch am distalen Pol die Einstülpungsstelle hätte zeigen müssen, während eine Pupillaröffnung doch völlig fehlte. Mir scheint, die

<sup>1</sup> H. BECKER, Ein Fall von Mikrophthalmus congenitus unilateralis. GRAEFES Archiv f. Ophthalmologie. Bd. XXXIV. 1888.

Frage ist nicht sicher zu entscheiden. Ich möchte es jedoch für wahrscheinlicher halten, daß die mit der Bildung des Augenbeckers so innig verbundene Linseneinstülpung erfolgte und nachher Resorption der Linse eintrat, wie das für *Proteus* die Regel ist. Mit der Resorption der Linse trat der Verschluß der primitiven Pupillaröffnung ein und der Übergang der distalen in die proximale Lamelle des Augenbeckers wurde nach der Opticuseintrittsstelle verlagert bzw. blieb auf diese (als Colobom) beschränkt.

Ich schließe hier die gemachten Mitteilungen in der Hoffnung, später durch weiteres Material, vor allem durch den mit Hilfe abnormer Gravitationswirkung bei Amphibienlarven ohne große Mühe zu erzielenden Mikrophthalmus Genaueres über die Genese der interessanten Mißbildung mitteilen zu können.

### Erklärung der Abbildungen.

#### Bezeichnungen:

<i>Pi</i> , Pigmentschicht;	<i>irS</i> , innere reticuläre Schicht;
<i>St</i> , Stäbchenschicht;	<i>gx</i> , Ganglienzellschicht;
<i>aK</i> , äußere Körnerschicht;	<i>glsp</i> , Glaskörperspalt;
<i>arS</i> , äußere reticuläre Schicht;	<i>Cho</i> , Chorioides;
<i>iK</i> , innere Körnerschicht;	<i>Ep</i> , Epidermis.

#### Tafel XXVIII.

Fig. 1. Normale Salamanderlarve. Vergr. 3:1.

Fig. 2. Partiell albinotische Larve aus demselben Weibchen. Vergr. 3:1.

Fig. 3 und 4. Fast schwanzlose und nur drei Extremitäten besitzende Larve. Vergr. 3:1.

Fig. 5—7. Partiell albinotische mißgebildete Salamanderlarven, zum Teil mit Mikrophthalmus. Vergr. 3:1.

Fig. 8. Mißgebildete und zugleich mikrophthalmische Larve. Vergr. 3:1.

Fig. 9. Hautpigment der in Fig. 2 abgebildeten Larve. Vergr. 15:1.

Fig. 10. Hautpigment der in Fig. 1 abgebildeten Larve. Vergr. 15:1.

Fig. 11. Durchschnitt des rechten Auges der in Fig. 7 abgebildeten Larve. LEITZ Oc. I, Obj. 3.

Fig. 12. Frontalschnitt des Kopfes der in Fig. 7 abgebildeten Larve. Vergr. 25:1.

Fig. 13. Aus der Retina der in Fig. 8 abgebildeten Larve. LEITZ Oc. III, Obj. 5.

Fig. 14. Übergang der proximalen in die distale Lamelle des Augenbeckers vom rechten Auge der Larve in Fig. 7. LEITZ Oc. III, Obj. 3.

# Über zwei seltene Mißbildungen an Nacktschnecken.

Von

**Dr. Heinrich Simroth.**

---

Mit Tafel XXIX.

---

Abnormitäten sind bei Schnecken häufig, insofern sie die Schale betreffen, an inneren Organen werden sie desto seltener beobachtet. Mir sind unter den vielen Tieren, die ich zergliedert habe, nur sehr wenig Fälle vorgekommen. Von zweien, die ich im letzten Jahre fand, soll in den nachstehenden Zeilen die Rede sein, weniger der Kuriosität halber, unter welchem Gesichtspunkte man sie früher betrachtet haben würde, als einigen theoretischen Fragen zuliebe, die sich mit ihnen verknüpfen lassen. Sie dürften um so mehr hier am Platze sein, weil sie ein Gebiet betreffen, auf dem sich der Jubilar in früherer Zeit, in gemeinsamer Arbeit mit KEFERSTEIN, betätigt hat (III). Die Schnecken gehören ganz verschiedenen Familien an und dürften beide neue Arten darstellen. Die eine ist eine ostafrikanische Urocyclide, die Herr BUSSE gesammelt und Herr Professor JACOBI zur Untersuchung an mich geschickt hat; sie ist äußerlich normal und scheint weiter keine Besonderheit zu bieten als den Verschuß des unteren Penisendes gegen das Atrium genitale. Die andre ist ein deutscher Arion, der unbedenklich, so überraschend das klingen mag, als neu betrachtet werden muß, trotzdem er an Größe gleich an den *Arion empiricorum* sich anreicht. So viel bis jetzt auch von ausländischen Malacologen versucht worden ist, für Deutschland mehr Species dieser schwierigen Gattung nachzuweisen, als ich in einer früheren Arbeit für unsre Heimat gelten lassen wollte (II, X), so habe ich mich bei der größeren Übersicht, die mir naturgemäß über das Gebiet zusteht, nicht entschließen können, diesen Fachgenossen zu folgen. Es ist mir weder möglich, mit COLLINGE unsern *Arion empiricorum* in drei Species zu zerlegen, noch mit

POLLONERA den *Arion fuscus* vom *Arion subfuscus* abzutrennen. Eine andauernde Beobachtung ergibt nichts als fortlaufende Ketten, so zwar, daß die verschiedenen Formen bald kontinuierlich an denselben Lokalitäten hausen, bald, wie die roten und schwarzen *Arion empiricorum*, sich als abhängig erweisen von der höheren oder niedrigeren Gebirgslage. Für den *Arion brunneus* kann ich auch jetzt noch keine sichere Grenze ziehen gegen den *Arion subfuscus*; und jene kleinste Form, die ich als *Arion minimus* beschrieb, gehört zu dem Kreis lokal variierender Tiere, die man, zumal POLLONERA, in eine Reihe von Species gespalten hat, so daß es nicht leicht sein mag zu entscheiden, ob der *Arion minimus* mit dem *Arion intermedius* Norm. völlig identisch ist. Es mag am vorteilhaftesten sein, zunächst die Übereinstimmung gelten zu lassen. Über die beiden übrigen Arten, *Arion Bourguignati* und *Arion hortensis*, herrscht betr. ihres Specieswertes nicht der geringste Zweifel, unsicher bleibt nur, ob für *Arion Bourguignati* *Arion circumscriptus* zu setzen ist, was hier nicht weiter untersucht werden soll. Zu diesem Bestande kommt nun eine neue Art, deren Entdeckung wir Herrn KÜNKEL verdanken.

Er fand dieselbe, die er künftig beschreiben wird, im Schwarzwald auf. Da er sich aber mit der einfachen Entdeckung nicht begnügte, sondern die Tiere sogleich mit nach Hause nahm und neben den meisten unsrer deutschen Nacktschnecken mit vieler Mühe und Umsicht züchtete, so gelang es ihm auch, den Grund aufzudecken, warum die Art sich bisher den Blicken entzog, — von der mutmaßlichen Beschränkung auf vereinzelte Örtlichkeiten ganz abgesehen. Sie ist im höchsten Maße feuchtigkeitsbedürftig. Daher hält sie sich noch unterirdisch verborgen, wenn alle übrigen längst durch Niederschläge hervorgelockt wurden, und kommt erst bei anhaltendem und durchdringendem Regenwetter zum Vorschein, so daß sie auch in dem Gelaß mit Gattungsgenossen sich am tiefsten zwischen Laub und Moos verkriecht. Unter einem Satz von Jungen, die aus den Eiern tadellos zu kräftigen schönen Tieren herangezogen wurden, befand sich das eine abnorme Stück, von dem hier gehandelt werden soll. Es zeichnet sich auffällig durch einen gewölbten Mantel aus, der es einem *Parmarion* etwa ähnlicher macht als einem *Arion*.

Den Freunden, die mir das Material überließen, sage ich herzlichen Dank.

I. *Urocyclus Ehlersi* n. sp. Taf. XXIX, Fig. 1—7.

## Äußeres.

Die Schnecke, die den Namen des Jubilars tragen soll, ist ein echter *Urocyclus* von 3,8 cm Alkohollänge, also etwas kleiner als der Durchschnitt der Gattungsgenossen. Die Umrisse entsprechen in jeder Hinsicht den typischen, wobei allerdings betont werden muß, daß gerade das Äußere bei den *Urocycliden* bisher keine generischen Differenzen auffinden ließ, viel weniger jedenfalls als bei den *Limaciden* etwa. Ja die Sache liegt bei ihnen umgekehrt beinahe so, daß sich die Schwankungen der Umrisse innerhalb jeder Unterfamilie oder Gattung wiederholen. So ist die Überwachsung der Schale bald bis zur makroskopischen Unkenntlichkeit eines Mantelporus vorgeschritten, bald läßt das Mantelloch noch ein Stück des Schälchens hindurchsehen, z. B. innerhalb des Genus *Atoxon*; die Zeichnung macht alle Stufen der Einfarbigkeit oder unregelmäßigen Fleckung bis zur regelrechten Stammbinde, sei es bloß auf dem Mantel, oder auf dem Fußbrücken, oder auf beiden, durch, so bei *Atoxon*, bei *Urocyclus*, bei der *Trichotoxon*-Gruppe (*Trichotoxon*, *Polytoxon*, *Diplotoxon*, *Spirotoxon*). Dabei kann die Rückenstammbinde durch eine helle Einlagerung (wohl eine Speicherniere) ersetzt sein und als Kiel jederseits vorragen, wie namentlich bei *Urocyclus*-Arten; der Rückenkiel zeigt alle Stufen der Schärfe, wenn er in dem einen Extrem gleich am Mantel einsetzt, im andern kaum noch am Hinterende über der Schwanzdrüse ein wenig hervortritt.

In allen diesen Dingen nimmt *Urocyclus Ehlersi* einen mittleren Standpunkt ein, gewissermaßen als das Muster einer normalen Durchbildung (Fig. 1). Das Mantelloch ist noch als schmaler Spalt eben sichtbar, mit den beiden Einkerbungen des hinteren Mantelumfanges daneben. Der stumpfe Kiel beschränkt sich auf das Hinterende. Die Zeichnung enthält keine Spur von Binden, wie sie sich an die großen venösen Sinus der Haut anschließen. Gleichwohl ist sie sehr charakteristisch, insofern die ganze Oberseite feine orangegelbe Flecke diffus verteilt zeigt. Es ist wohl mehr zufällig und individuell, daß diese Flecke auf dem Mantel (Fig. 1) und noch etwas dahinter in einer gewissen Regelmäßigkeit in parallelen Reihen von der Mitte nach vorn zur Seite ziehen; wenigstens ist dieses Zeichnungsmotiv, das meines Wissens auf keine gröbere anatomische Eigenheit sich gründet, an den übrigen Teilen des Tieres zu wenig ausgeprägt, als daß man ohne eine größere Reihe von Exemplaren über seinen Wert als Artcharakter urteilen könnte. Die Schnecke ist selbstver-

ständig aulacopod; Fühler, Pneumostom, Schwanzdrüse sind wie bei allen Urocycliden.

Nach dem Äußeren würde vielleicht, betr. der Zeichnung, eine Verwechslung möglich sein mit dem *Atoxon aurantiacum*, das ich einst beschrieb. Da tritt indes die Anatomie ein, ohne welche ja die verschiedenen Genera der Urocycliden nicht auseinanderzuhalten sind. Es bedarf daher nur noch der Hinzufügung, daß unsre Schnecke die typische Pfeildrüse von *Urocyclus* hat, d. h. den langen Schlauch mit endständigem Retractor, um jede Verwechslung mit andern Afrikanern vollkommen auszuschließen.

Das Stück wurde von Herrn BUSSE am 17. Juni 1903 bei Kwa-Sikumb auf Grashalmen gefangen.

#### Anatomisches.

Der Darmkanal (Fig. 2) ist normal, vier Schenkel, von denen der erste, der Kropf oder Vormagen, die größte Länge erreicht. Er wird so lang, daß er nicht nur am weitesten nach hinten reicht, sondern selbst noch teils zusammengeknabelt, teils in seiner vorderen weiteren Hälfte geknickt ist, die linke Seite erhält eine scharfe Einbuchtung, die rechte eine entsprechende Ausladung. Von einem eigentlichen Magen kann man kaum sprechen; denn das schlanke, verjüngte Hinterende des ersten Schenkels nimmt die Ausführgänge beider Lebern (*vl'* und *hl'*) in ziemlich weitem Abstände gesondert auf, wie es für die Urocycliden so bezeichnend ist, ganz hinten den der ungeteilten Leber, welche das Ende des Intestinalsacks bildet und bis zur Schwanzdrüse reicht, ein Beträchtliches davor den der andern, die nach vorn gerichtet und zwischen die Darmschenkel geschoben und durch sie zerteilt ist.

Das kleine Schälchen ist gut abgerundet und symmetrisch oval gebaut, mit kalkigem Rand und undurchsichtigen, weißen Kalk-einlagerungen.

Von den übrigen Organen sind die Geschlechtswerkzeuge besonders interessant. Sie sind im Stadium der Reife, die Zwitterdrüse (Fig. 3 und 4) hat die übliche Größe, der Zwittergang verläuft erst gerade und bleibt eng, dann schwillt er an und legt sich in enge Windungen, es ist die Strecke, die BRÜEL, der jüngst mit Glück die Genitalabschnitte verschiedener Gastropodengruppen einem näheren Vergleich unterzogen hat, als Ampulle bezeichnen würde (I). An ihrem unteren Ende findet sich der kleine Blindsack, den ich bisher in üblicher Weise als Vesicula seminalis angeführt habe (Fig. 4 *res*),

der aber vermutlich das eigentliche Receptaculum seminis und damit den Ort darstellt, wo oder von dem aus die herabgleitenden Eier befruchtet werden. Allerdings fehlen gerade für die Pulmonaten noch die umfassenden Untersuchungen, welche diesen Punkt völlig aufzuklären haben. Dann kommt eine große Eiweißdrüse, die außer dem Hauptlappen eine Anzahl kleiner, schmaler Läppchen aufweist (Fig. 4). Sie sind insofern beachtenswert, als sich einige von ihnen eigentümlich weit nach oben verschoben. Sie dringen in den Raum vor der Columellaris und über dem vierten Darmschenkel ein, soweit er noch frei in der Leibeshöhle verläuft, und umfassen die Niere teilweise geradezu von hinten (und oben). Der Spermoviduct zeigt den Eileiteranteil in mäßiger Schwellung. Unten trennt er sich in einen kurzen Oviduct und in das Vas deferens. Der Oviduct nimmt den langen Stiel des ovalen sog. Receptaculum seminis auf, das nach BRÜEL Bursa copulatrix heißen müßte. Es mag dazu bemerkt werden, daß dieser Ausdruck, so wünschenswert er für die Homologisierung mit den Opisthobranchen sein mag, doch noch einige Schwierigkeiten macht, als bei den meisten Stylommatophoren der Penis sicherlich nicht in diese Bursa eindringt, sondern nur bis an das untere Ende des Ganges; von hier aus wird die Spermatophore, da sie keinen andern Ausweg hat, in die Bursa hineingeschoben, und oft genug wird noch ihr unteres Ende durch den Druck des Penis vom Partner aus in der Wand des Ganges befestigt, wie es gerade auch bei Urocycliden vorkommt. Das Vas deferens geht mit einer kleinen Ausladung, dem ersten Kalksack (Fig. 3ca) in den etwas breiteren Epiphallus über, der weiterhin ein Flagellum oder einen zweiten Kalksack trägt (*fl*) und sich an dieser Stelle unter 180° auf sich selbst zurückbiegt. Proximale und distale Hälfte des Epiphallus knebeln sich zusammen. Dann folgt der Penisretractor (*rp*), der rechts oben neben den Mantelorganen von der Körperwand entspringt, und von hier an hat das Endstück als Penis (*p*) zu gelten. Der Penis kommt unten mit dem distalen Ende des Oviducts wieder zusammen; an derselben Stelle tritt von links her die schlauchförmige Pfeildrüse (*pf*) heran; und nachdem alle drei sich vereinigt haben, folgt noch ein kurzes Rohr, das nach außen zur Geschlechtsöffnung führt, das Atrium oder Vestibulum genitale. Es hat im Innern auf der einen Seite einige Längsfalten (Fig. 5), von denen die stärkste nach dem Stiel der Bursa copulatrix gerichtet ist und wohl zur Führung des eindringenden Penis dient, vorausgesetzt, daß nicht das ganze Atrium

bei der Copula mit ausgestülpt wird. Der Oviduct ist im Innern scharf in eine obere und eine untere Hälfte geschieden, die obere hat eine glatte Wand, die untere trägt kräftige Längsfalten (Fig. 5). Vom Epiphallus mag noch bemerkt werden, daß seine Funktion im einzelnen nicht ganz klar liegt; doch trifft wohl die Vermutung das Richtige, wonach die eigentliche Spermatophore in der distalen Hälfte, abwärts vom Flagellum, der lange dünne Endfaden aber in der proximalen gebildet wird.

Soweit würde alles normal sein. Bei unserm Tier fand sich aber noch ein eigenartiger kugliger, dünnwandiger Sack vor (*sprs*), da, wo die distalen Genitalenden oberhalb des Vestibulums zusammentreffen. Ich suchte zunächst vergeblich nach einer Deutung. Beim Öffnen erwies er sich als das krankhaft aufgetriebene unterste Ende des Penis, das zusammengewickelte Spermatophoren enthielt. Beim Anschneiden schob sich ein Stück einer Patrone mit einem ihrer schraubigen Umgänge heraus, wie es die Fig. 4 (*spr*) darstellt. Er mag daher Spermatophorensack heißen. Er nahm in ganz feiner Öffnung den Penis auf (Fig. 6 *p'*), nach der andern Seite, nach dem Atrium zu, war keine Kommunikation zu entdecken. Mit andern Worten: der Penis war unten ohne Lumen, die Kommunikation mit dem Vestibulum war verschlossen, und die Spermatophoren, die nicht entweichen konnten, hatten sein unteres Ende gewaltsam aufgetrieben und den Sack gebildet.

Es gelang, die Spermatophoren zu entwirren. Drei Stück waren umeinander aufgewunden. Von der innersten war nur die leere Hülse noch da, ohne Inhalt, aber sonst unverletzt, die äußere war normal (Fig. 7), mit dem langen Endfaden reichlich von Körperlänge, die mittlere zeigte den Übergang, sie war etwa zur Hälfte entleert. Das Sperma bildete einen dicken weißen Brei, der die Patronen einhüllte. Noch mag bemerkt werden, daß der Endfaden spitz auslief, ohne Endknopf, d. h. ohne die letzte, oft zierlich strahlige Auftreibung, mit der wir die Patrone häufig in der Wand des Bursaganges befestigt sehen (s. u.). Der Penis zeigt im Innern keine Glans.

Auch die Pfeildrüse verdient noch Beachtung, da sie nicht ganz normal zu sein schien. Sie war schwächlicher als gewöhnlich, namentlich ihre proximale Hälfte zeigte sich als ein Schlauch mit faltigen (geschrumpften?) Wänden. Auch hatte sie nur den endständigen Retractor. Die seitlichen Rückzieher, die bei den Artgenossen von links etwa an die Mitte des Schlauches heranzutreten

pflegen (XIV), waren nicht zu finden. — Wir wissen freilich nichts von der Bedeutung dieses Organs; mir sind bisher noch niemals Urocycliden, die während der Copula mit ausgestülpten Genitalien gefangen und getötet wären, unter die Hände gekommen. Nichtsdestoweniger werden wir aus seiner Form und Muskulatur schließen müssen, daß es bei der Begattung mit ausgestülpt wird und wahrscheinlich zu einer ähnlichen Vereinigung der Partner dient, wie der Penis von *Limax maximus*; eine Auffassung, zu der ich schon früher gedrängt wurde.

### Deutung der Abweichungen.

Die Abnormitäten unsres Tieres sind wohl auf einen einzigen Umstand zurückzuführen, den krankhaften Verschuß zwischen Penis und Vestibulum. Aber die Folgerungen, die sich daraus ergeben, bzw. deren Ausgestaltung im einzelnen, erlauben doch einige interessante Schlüsse in verschiedener Richtung.

Zunächst scheint die Anzahl der während einer Brunstzeit gebildeten Patronen von Bedeutung. Der Zustand, in dem sich die Genitalorgane befinden, deutet auf den Beginn der weiblichen Periode. Freilich mußte bei dem einzelnen Exemplar, dessen gröbere Sektion erst die anatomische Abweichung ergeben hatte, auf eine genauere histologische Analyse verzichtet werden, ich habe gar keinen Versuch dazu gemacht, da während der allmählich erst reifenden Fragestellung eine gewisse Maceration sicherlich schon eingetreten war. Aber der große Umfang der Eiweißdrüse und die begonnene Schwellung der Manschette am Spermoviduct sind unzweideutige Merkmale. Es ist daher nach den Erfahrungen, wonach bei den Pulmonaten, zum mindesten bei den nackten, Protandrie zu herrschen scheint, anzunehmen, daß eine Brunstperiode vor kurzem ihren Abschluß gefunden hat.

Da entspricht es nun allen bisherigen Erfahrungen, daß die Zahl der Spermatophoren, mithin auch die in einer Periode vollzogenen Begattungen, nicht über drei hinausgeht. Man trifft öfters im Samenbehälter, mag man ihn Bursa oder Receptaculum nennen, neben einer intakten Patrone noch Reste einer zweiten und selbst einer dritten; niemals hatte ich Veranlassung, auf eine höhere Zahl zu schließen, während ich doch beim amerikanischen *Hesperarion* auf dreizehn stieß. Aus dem negativen Befunde hätte sich indes schwerlich ein positiver Beweis konstruieren lassen, wenn nicht jetzt das pathologische Tier ein festeres Argument beibrächte. Wir werden vermutlich annehmen dürfen, daß für den *Urocychus Ehlersi* und

für die Urocycliden überhaupt drei Begattungen während einer Brunstperiode die Regel bilden.

Aber weiter. Die drei Spermatophoren in unsrer Schnecke befinden sich in so regelmäßigen Abständen des Konservierungszustandes, daß man daraus auf ebenso regelmäßige Bildungsintervalle schließen kann. Das heißt aber nichts andres, als daß der Ablauf der Brunstperiode lediglich inneren Wachstumsgesetzen folgt ohne die geringste Reizauslösung durch vollzogene Copula. Selbstverständlich werden äußere Reizursachen anzunehmen sein; aber die sind vermutlich in klimatischen Verhältnissen zu suchen und haben mit der Copula im Grunde gar nichts zu tun. Die Schnecke ist einfach gezwungen, sich einen Partner zu suchen, sobald eine Spermatophore gebildet ist. Ja man wird schließen müssen, daß die Ausstoßung der Patrone auch erfolgen würde, wenn kein Artgenosse zum Vollzug der Copula zu finden wäre. Es ist immerhin von Interesse, zu sehen, daß das psychische Moment so ganz und gar in die zweite Linie rückt. Trotzdem das Gebaren vor und während der Begattung weitaus den höchsten, ja man könnte sagen, den einzigen dramatischen Moment im Leben der Stylommatophoren darstellt, so wird er doch jetzt rein auf die Stufe der mechanischen Auslösung eines inneren Reifezustandes herabgedrückt.

Einer solchen Auffassung der Dinge näherte ich mich, als ich (in Bern) das oft so lange Vorspiel der Begattung nicht mehr, wie früher, als ein Mittel betrachtete, den Partner durch dauernden Reiz in die richtige innere Verfassung zu bringen, die Abscheidung der Patronenhülse zu beschleunigen und dgl. Vielmehr dürfte der Reiz, der mechanisch oft an die verschiedensten Stellen des Hautmuskelschlauches, am stärksten aber durch Lecken an die Umgegend der Genitalöffnung appliciert wird, die Aufgabe haben, den Muskeltonus des ganzen Integuments umzustimmen. Denn wenn dieser gemeinhin darauf eingerichtet ist, durch Blutdruck Kopf und Fühler hervorstülpen, so handelt sich's jetzt darum, die Umgebung der Geschlechtsöffnung erschaffen zu lassen oder in irgend eine andre Verfassung zu bringen, so daß eine besonders starke Hautkontraktion nunmehr das Blut an diese Stelle treibt und die Genitalenden herauspreßt. Diese Auffassung dürfte nunmehr, nachdem die Unabhängigkeit der Spermatophorenbildung von äußeren mechanischen Reizen bewiesen ist, an Halt gewinnen<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> Ich mag an dieser Stelle nicht auf eine Parallele verzichten. Der Bruch sack, der durch die zurückgehaltenen Patronen am Penisende entstanden ist,

Ob anderseits die vollkommene Unabhängigkeit der Spermato-phorenaustreibung, der Begattung also, von gewissen psychischen, von einem Partner beeinflussten Momenten ein allgemeines Gesetz ist oder sich auf unsern *Urocyclus* beschränkt, etwa veranlaßt und reguliert durch einen besonders regelmäßigen Klimaverlauf, muß natürlich dahingestellt bleiben. Immerhin hat man wohl, so lange keine andern Tatsachen entgegenstehen, die Verallgemeinerung gelten zu lassen.

Daß in der Regel die Spermato-phorenbildung den unmittelbaren Copulationsreiz bildet, dürfte aus dem erwähnten Fehlen des Endknopfes am Faden hervorgehen. Es beweist, daß die Abscheidung unmittelbar vor, ja noch während der Begattung stattfindet; denn der Faden ist bei der Entleerung offenbar noch so weich, daß er durch den Druck des Penis gegen die Wand des Bursaganges umgeprägt werden kann, wodurch eben der Endknopf entsteht.

Aus der völligen Intaktheit der drei Patronenhülsen in der unteren Penisaufrichtung kann man noch für eine andre Tatsache die Erklärung finden. Ich habe wiederholt darauf hingewiesen, daß der Spermabehälter, Receptaculum oder Bursa, sehr häufig neben einer ganzen, zuletzt eingeführten Spermato-phore Reste vorher angelangter enthält, was ja selbstverständlich vielen Beobachtern aufgefallen sein muß. Aber ich sprach die Vermutung aus, daß diese Hülsen als stickstoffhaltige Abscheidungen vom Organismus nicht vergeudet, sondern zurückgewonnen werden, durch Auflösung und Resorption ins Blut. Dieses Problem erhält jetzt eine bestimmtere Fassung dadurch, daß wir ein solches Schicksal der Hülsen auf den Samenbehälter beschränkt sehen. Die Hülsen bleiben in der abnormen Lage, trotzdem sie gesprengt und ihres Inhaltes beraubt sind, unverändert. Daraus ergibt sich, daß die Resorption nicht schlechtweg auf Rechnung des Blutes gesetzt werden kann, sondern unter lokalem Einfluß steht im Samenbehälter. Es kann vermutlich bloß das drüsige Epithel, das in seiner Wand nirgends zu fehlen scheint, wohl durch Abscheidung eines bestimmten Fermentes eine solche Wirkung ausüben. Es wäre an der Zeit, dieser Frage jetzt einmal durch das rein physiologische Experiment näher zu treten; freilich

---

entspricht dem Spermato-phorensack der männlichen Cephalopoden, wobei als Ursache die veränderte Copula im Wasser und die dadurch bedingte Zurückhaltung der Patronen zu setzen ist. Nebenbei mag bemerkt werden, daß die sog. Prostata derselben Tintenfische auf das Flagellum bzw. den Kalksack zurückgehen dürfte. (Vgl. die Ableitung, die ich in Bern gegeben habe.)

ist dabei wieder Vorsicht am Platze, insofern, als das secernierende Epithel der Bursawand sicherlich noch eine andre Aufgabe hat, die wohl die Ernährung des Spermas bezweckt, so lange nicht die Spermatozoen mit ihren Köpfen sich gegen die Wand des eigentlichen Receptaculum oder der Vesicula seminalis eingestellt haben, ähnlich wie sie vorher in der Gonade die Basalzellen ausnutzen. Das meist rötliche Sekret, das CUVIER veranlaßte die Bursa als Purpursack zu bezeichnen, kommt auch da vor, wo keine Patrone gebildet, sondern der Same frei übertragen wird, wie z. B. bei *Limax flavus*. Es kann daher schwerlich mit der Auflösung der Patronenhülse zu schaffen haben, denn die Limaciden übertragen das Sperma frei.

Endlich taucht noch die Frage auf, ob auch die Pfeildrüse von dem abnormen Penisverschluß indirekt beeinflußt sei. Daß sie sowohl in Anbetracht ihres Volumens als ihrer Muskulatur schlechter gestellt ist als bei den bekannten Gattungsgenossen, wurde erwähnt. Und da liegt es nahe anzunehmen, daß das Ausbleiben der Copula, in der sie hätte funktionieren müssen, Anlaß zu einer Art von Schwund oder Rückbildung geworden wäre. Allerdings handelt es sich dabei mehr um eine Andeutung als um eine scharf ausgesprochene Tatsache.

## II. Der abnorme Arion.

(Fig. 8—12, 14—16, 18, 19.)

An die Untersuchung des buckligen *Arion* trat ich mit ziemlich hochgespannten Erwartungen heran. Das Tier war in keiner Weise schlechter entwickelt als seine normal gebauten Geschwister; im Gegenteil, es war ihnen an Länge und Umfang etwas vorausgeeilt, wie alle zusammen in demselben Raum und bei demselben Futter, Mohrrüben und zarten blassen Kopfsalatblättern, aufgezogen waren. Der Verdacht einer verkrüppelten Mißbildung war also ausgeschlossen. Da erhoben sich denn allerlei interessante Fragen. Die nächstliegende war die, ob ein Rückschlag, ein Atavismus vorlag. Da ließ sich erwarten, daß man Einblick erhalten konnte in die Stammform der Familie.

Wir wissen ja, daß die nackten Pulmonaten im allgemeinen aus beschalten dadurch hervorgegangen sind, daß der Eingeweidebruchsack allmählich in den bis dahin soliden Fuß hinabgedrückt wurde. Eine Ausnahme machen, wie es scheint, nur die Vaginuliden, die aber auch in anderer Hinsicht Merkmale hoher Sonderstellung und Altertümlichkeit an sich tragen. Von ihnen haben die SARASINS gezeigt, daß dem Embryo nur ein flaches, zartes Conchinhäutchen als Schale zukommt, das später abgestoßen wird (XI).

Bei allen übrigen wird, nachdem der Eingeweidesack in den Fuß hinabgedrückt wurde, oder auch schon vorher, die Schale von besonderen Schalenlappen des Mantels eingehüllt. Sie verwachsen nachher bis auf ein Loch, das schließlich nur noch mit Mühe als feiner gewundener Gang aufzufinden ist, wie TÄUBER nachwies (XVII). So ruht dann die Schale schließlich in einer besonderen Schalenkammer im Integument. Viele Formen, die man wohl als Halbnacktschnecken bezeichnen kann, zeigen den Übergang, sie sind namentlich reich um den Ostpol verbreitet, die *Parmarion*-Gruppe, *Parmarion*, *Microparmarion*, *Collingea*, *Damayantia*, *Parmacochlea* u. a. Aus der europäischen Fauna stellt *Parmacella* eine weiter vorgeschrittene Stufe dar. Wenn man betreffs der Janelliden, die nur kümmerliche Schalenreste, oft in verschiedene, im Integument getrennt eingeschlossene Brocken zerlegt, noch aufweisen, über die Herleitung schwanken konnte, so schien *Ostracolethe* zu zeigen, daß auch sie auf gleiche Weise entstanden (XIII). Von den Limaciden wird man dasselbe vermuten dürfen.

Für die Arioniden liegt der Fall eigenartig. Selbstverständlich ist auch für sie die gleiche Annahme zu machen. Aber die Wurzel, aus der sie entsproßen, liegt nur halb aufgedeckt vor uns. Die Familie teilt sich in zwei Kolonnen, eine neuweltliche (IV—VI) und eine altweltliche (VII—X, XII, XV, XVI). Beide umfassen eine Anzahl von Gattungen, so zwar, daß die Vertreter in jeder Hemisphäre untereinander näher verwandt erscheinen als mit denen der andern, die nordamerikanischen bilden eine Gruppe für sich, und ebenso die paläarktischen. Nur bez. einer Form könnte man schwanken, das ist der *Anadenus*, dessen Arten vom Himalaja über China sich erstrecken, zu dem möglicherweise der kalifornische *Anadenulus* in näherer Beziehung steht. Läßt man diese beiden problematischen Genera beiseite, dann sehen wir die übrigen, sagen wir, echten Arioniden jedesmal auf die Westseite der Hemisphären beschränkt, in Amerika auf die pacifischen Länderstrecken bis Columbien hinauf, in der alten Welt in Mittel-, West- und Nordeuropa von Siebenbürgen und Bosnien an; im hohen Norden haben sie sich weiter an den Küsten des Eismeres ausgebreitet, wie so viele Tiere, und reichen jetzt von Island bis Ostsibirien, so zwar, daß die nordasiatischen Arten streng zum europäischen Formenkreise gehören, der europäische *Arion subfuscus* im Westen, der *A. sibiricus* im Osten.

Für die amerikanische Gruppe ist es nun PILSBRY gelungen, noch die beschaltten Vorfahren aufzufinden im Süden des Territoriums, also

nach dem Westpole zu (VI). Noch haben sie als Halbnacktschnecken den Intestinalsack in der Schale. Und wenn man bei uns schon früher die Gattung *Arion* von den Limaciden, mit denen sie lange zusammengestanden hat, trennte und, der Radula wegen, in die Nähe von *Helix* brachte, so kommt man nun auf amerikanischer Seite dazu, für die nearktische Gruppe den Schluß im allgemeinen gelten zu lassen, die Ableitung indes noch weiter zurückzuschieben bis zu den Entodontiden, den Vorläufern der Heliciden.

Da müßte es jetzt äußerst erwünscht sein, wenn man auch bei uns prüfen könnte, ob die europäischen Arioniden derselben Wurzel entstammen, oder ob sich's um eine Parallelschöpfung handelt. So wenig man im ganzen zu der letzteren Annahme neigen wird, aus theoretischen Gründen, so sind immerhin die Unterschiede zwischen der nearktischen und der paläarktischen Kolonne groß genug, um den Gedanken nicht von vornherein ganz von der Hand zu weisen.

Das also waren die Erwartungen, mit denen ich an die Sektion des abnormen Exemplars heranging, die Hoffnung, eine Frage von prinzipieller Bedeutung zur Entscheidung zu bringen.

Diese Hoffnung hat sich, wie wir gleich sehen werden, in keiner Weise erfüllt. Trotzdem scheint mir eine genauere Analyse keineswegs überflüssig. Abgesehen davon, daß sich im einzelnen bei schärferem Zusehen allezeit die eine oder andre Schlußfolgerung ergibt, — mir scheint, daß die vorliegende Schnecke als typisches Beispiel gelten kann für die Beurteilung der sog. Rückschläge. Wer die oben gegebenen Erörterungen gelesen hat, wird wohl meine Erwartung begrifflich finden und verstehen, daß ich um so gespannter war, als ich Pfingsten bei Herrn KÜNDEL die Schnecke zuerst sah, sie aber erst etwa einen Monat später, nachdem sie beträchtlich weiter herangewachsen war, unter Beibehaltung der abnormen Umrisse, zugesandt bekam.

Und doch glaube ich jetzt hinterher, daß ich mich einer Illusion hingegeben hatte, daß meine Fragestellung von Anfang an falsch war. Es gibt keine Rückschläge in dem Sinne, daß ein Tier auf eine Vorfahren- oder Ahnenstufe zurückgeschraubt würde; es handelt sich immer nur um vereinzelte Merkmale, die wieder auftauchen, ganz im Sinne der WEISMANNschen Vererbungstheorie. Ein Pferd, das dreizehig wird, bleibt deswegen ein Pferd und stellt kein Hipparion dar. Derartig bequeme Rekonstruktionen aufzufinden, bleibt uns leider versagt. Es kann immer nur darauf ankommen, bei Abnormitäten zu prüfen, ob überhaupt etwas, und dann wieviel Atavistisches dabei sei. In diesem Sinne nehme ich jetzt die Beschreibung auf.

### Das Äußere.

Anstatt daß die mittlere Rückenlinie, wie bei einer gewöhnlichen Nacktschnecke, gleichmäßig vom Kopf bis zum Schwanzende über Mantel und Fuß verläuft, ist hier der Mantel stark aufgetrieben, der Fuß dahinter aber beträchtlich flacher (Fig. 8—10). Die Auftreibung ist gegen das Hinterende des Mantels am stärksten und fällt nach vorn allmählich, nach hinten steil ab (Fig. 8, 9). Der Bruch-sack, der so entsteht, gleicht am meisten dem von *Ostracolethe*. Doch ist der hintere Abfall insofern eigentümlich, als der Mantelrand nicht die Basis des Buckels umfaßt, also die Grenze zwischen Buckel und Fuß bildet, sondern weiter oberhalb auf der Buckelwand verläuft, besonders deutlich in Fig. 8. Dadurch schon erhält die Schnecke etwas Pathologisches im Aussehen, zum mindesten gibt es keine normale Parallele dazu.

Vorn ist der Mantelumfang, die Kappe bildend, normal, ebenso an den Seiten. Hinten dagegen ist er herzförmig ausgeschnitten (Fig. 10), so zwar, daß die rechte Hälfte etwas weiter nach hinten vorspringt und ihre Umrißlinie bis auf die Mantelfläche, im kontrahierten Zustande fast bis zur Mitte oder doch bis auf den Gipfel der Ausladung weiter zieht, um hier plötzlich zu enden. Es entsteht also, einem Scheitel ähnlich, eine Rinne, die aber nur flach ist und von einer feinen Falte, eben dem weiterziehenden Mantelrande, von rechts her zugedeckt wird.

Näheres Zusehen zeigt, daß im herzförmigen Ausschnitt an beiden Rändern, rechts und links, der Mantelrand als feine Falte vorspringt (Fig. 18 *m*), doch greift die von rechts in der Scheitellinie über die linke über.

Das Pneumostom hat die typische Lage vor der Mitte des Mantels.

Links auf dem Mantel zeigt sich ein fast kreisrunder hellerer Fleck, der in Fig. 8 deutlich hervortritt. Seine Deutung ist unsicher. Ich würde ihn unbedenklich darauf zurückführen, daß eine andre Schnecke hier mit ihrer Radula geschabt habe, wenn nicht die Lage-rung so regelrecht unter einer Ausbuchtung der Stammbinde läge.

Sonst ist, was die gröberen Umrisse anlangt, weiter nichts umgebildet als der Fußrand oder die Sohlenleiste, insofern, als sie gegen das Hinterende weit breiter wird als bei der normalen Form (Fig. 13). Dabei wird die Schwanzdrüse merkwürdig beeinflusst. Bei der normalen Form reicht sie als eine längliche, flache Grube über die ganze

Breite des Fußrandes weg, sie beginnt unmittelbar am Ende des Rückens, wo dieser sich mit der Leiste verbindet, und wird ein wenig von ihm überragt. Die schwarzen Striche, welche die Sohlenleiste namentlich hinten zieren, setzen ebenso an der Berührungsstelle zwischen Rücken und Leiste ein, nehmen also am Hinterende als nahezu parallele Linie die Drüse zwischen sich, wie bei der Gattung allgemein üblich. Anders an der verbreiterten Leiste unsrer Buckelschnecke. Hier rückt die Drüse von der Berührungsstelle weg ganz an das Hinterende, wo sie sich zu einer kreisförmigen Schüssel abrundet (Fig. 10). Die nächsten dunkeln Striche umfassen sie als konzentrische Linien, nur hinten unterbrochen. Erst der vierte etwa erreicht den Rand des Rückens, und von da an laufen die Striche regelrecht weiter. Diese Lostrennung und Verlagerung der Drüse ist um so auffälliger, als bei typischen Halbnacktschnecken, Zonitiden und Urocycliden, die Drüse sich erst recht gegen den Rücken zu erhebt. Bei der in Alkohol getöteten Schnecke schiebt sich die Drüse sogar noch weiter vom Rücken weg (Fig. 12), so daß noch eine Anzahl der nächsten dunklen Striche, anstatt vom Rande des Rückens auszugehen, mit ihrer Wurzel über diesen hinaus nach hinten geschoben werden. Auch an der lebenden Schnecke sieht man gelegentlich beim Kriechen eine solche stärkere Rückwärtsverlagerung der Drüse (Fig. 8).

Die Skulptur der Haut ist zum Teil verändert. Vorn ist sie normal, ebenso die feine Körnelung des Mantels. Während aber die Normalform auf dem Fußrücken die gewohnten, länglich polygonalen Runzeln in regelrechter Felderung aufweist (Fig. 13), finden wir hier kürzere, kleinere, ganz unregelmäßig rundliche oder stumpfpolygonale Runzeln (Fig. 10 und besonders 12).

Ähnlich steht es mit der Zeichnung. Die Normalform hat jederseits die typische dunkle Stammbinde auf Mantel und Rücken (Fig. 13), etwa wie der *Arion subfuscus*; namentlich scharf und sehr breit ist sie auf dem Rücken. Die Buckelschnecke läßt ebenfalls die Stammbinde auf dem Mantel erkennen, wenn auch, der Auftreibung entsprechend, etwas verschoben und verschwommen (Fig. 8—10). Der Fuß dagegen trägt bloß auf seiner vorderen Hälfte, die an den Buckel stößt, einen medianen Streifen dunklen Pigments (Fig. 10, 11).

Die Schnecke ist über und über mit grell orangerotem Schleim überzogen, er tritt nur unten seitlich zurück und fehlt auf der Sohle ganz. Der Überzug ist der gleiche bei der normalen wie bei der abnormen Form. Da aber der letzteren die dunklen Rückenstammbinden fehlen, so erscheint sie viel leuchtender rot als jene, so daß

sie vor den Geschwistern ein besonders stattliches Ansehen erhält und den Eindruck einer Kummerform in keiner Weise aufkommen läßt. Die Erweiterung der Umrisse und die Leuchtkraft der Färbung gestalteten sie zu einem wahren Prachtstück.

Die blasse Sohle läßt in dem klaren, seitlich scharf, wenn auch nicht durch Rinnen, doch durch eine markierte Linie abgegrenzten lokomotorischen Mittelfelde beim Kriechen mehr als ein Dutzend Wellen so deutlich hervortreten, wie sonst in erster Linie *Limax maximus*. Die Wellen sind dadurch, daß sie einen Schatten werfen, deutlich als Gerinnungsbänder gekennzeichnet; sie verlaufen in einem hyalinen Kanal, über dessen Mitte der Gang der Fußdrüse durchscheint. Die Seitenfelder sind mit weißlichen Pünktchen übersät, die wohl nur Drüsen sein können. Sie häufen sich am Hinterende, so daß die letzte Welle noch aus solchem punktierten Felde auftaucht.

Besonders auffällig ist bei unsrer Schnecke der riesige Unterschied in der Größe zwischen dem lebenden Tiere und dem im Alkohol geschrumpften. Die Fig 8—10 sind nach dem Augenschein gemacht, also kaum übertrieben; eine Anzahl weiterer Skizzen sind nur unwesentlich kleiner. Dem gegenüber ist Fig. 11 unter genauer Maßnahme hergestellt. Man würde kaum glauben, daß die Abbildung von demselben Tier stammt. Vermutlich hängen die Differenzen mit dem hohen Feuchtigkeitsbedürfnis der Schnecke zusammen, das Herr KÜNKEL feststellte (s. o.). Die gewaltige Schwellung im Leben, die sich auf alle Körperteile gleichmäßig zu erstrecken scheint, nicht, wie bei Limaxarten, besonders *L. arborum*, nur auf die Hinterhälfte, macht natürlich den Unterschied zwischen der Buckelschnecke und ihren normalen Geschwistern noch größer, als es nach der Alkoholschrumpfung wie in Fig. 11 und 13, erscheint.

#### Anatomisches.

Was uns beim Eröffnen zunächst auffällt, ist der Umstand, daß der Fuß keineswegs wie erwartet, solid, sondern hohl und bis ans Hinterende mit einem Teil des Intestinalsackes, nämlich mit Leberlappen gefüllt ist. Freilich ist die Höhlung weit enger als bei der Normalform und enthält weder Teile des Darmes noch der Genitalien. Nur ein Zipfel der Zwitterdrüse streckt sich noch in den Anfang hinein. Die übrigen Eingeweide sind alle nach vorn gedrängt und dabei mehr oder weniger aus ihrer gewohnten gegenseitigen Lagerung verschoben.

Die stärksten Lageveränderungen hat der Darm durchgemacht.

Der erste von seinen vier Schenkeln, der Vormagen oder Kropf, reicht gerade bis an die hintere Buckelwand (Fig. 14), während er sonst sich über den Mantel hinaus nach hinten ausdehnt. Die Raumbeschränkung hat er durch starke Krümmung in einem doppelten Knie überwunden. Der Magenstiefel ist kaum in seinem Umriß beeinflusst; um so mehr aber der Dünndarm. Während er sich sonst in drei Schenkeln, die abwechselnd nach vorn, nach hinten und wieder nach vorn ziehen, im ganzen dem Vormagen anlegt und mit ihm etwas zusammenknebelt, verläuft er hier getrennt von ihm und legt sich in viel reichere, atypische Schlingen (Fig. 15). Ja es ist ganz unmöglich die einzelnen Schenkel gegeneinander abzugrenzen, weniger vielleicht wegen der stärkeren Zusammenschiebung, als deshalb, weil die Aorta cephalica, die sonst an der Umbiegungsstelle zwischen dem zweiten und dritten Schenkel unter dem Darm hindurchläuft und eine scharfe Grenze setzt, hier gar nicht zum Darm in Beziehung tritt, sondern vor ihm zum Schlundring zieht (Fig. 15 *ao.c*).

Noch auffälliger ist das Verhalten der beiden Lebern. Zwar ihre Gänge münden einigermaßen regelmäßig von links unten und rechts oben in den Beginn des Magenstiefels, aber sie haben eine ganz verschiedene Ausdehnung angenommen (Fig. 15). In der Regel liegt die ungeteilte linke Leber vollkommen hinter dem Magen, die rechte, durch die in sie eingebetteten Darmschenkel zerteilte, vor ihm. Die letztere kann als einigermaßen normal gelten bei der Buckelschnecke, wenn auch natürlich die Aufteilung in Lappen mit dem veränderten Darmverlauf anders geworden ist. Die linke aber beschränkt sich nicht mehr auf die Lage hinter dem Magen, sie entsendet zwar einen Lappen nach hinten in den Fuß, die Hauptmasse aber liegt nach vorn, wo sie sich links vom Magen nach oben wendet, so daß sie in der Breite des Buckels die Leibeshöhle links ausfüllt. Sie entsendet aber noch einen besonderen Lappen (Fig. 15 *b*) über den Darm hinüber in die rechte Backe des Buckels, die von innen als Nische erscheint (Fig. 18 *ni*). Hier zerklüftet er sich in ganz feine Läppchen, und diese drücken sich der Nischenwand so fest an, daß sie nicht unverletzt von ihr gelöst werden konnten. Übrigens reicht die Nische inwendig weiter nach links, als der innere Umriß (s. o.) andeutet.

Mehr nebenher mag die Kleinheit des Pharynx erwähnt werden, an dem die Radulascheide kaum hervortrat. Der Kiefer war unregelmäßig gerippt, er erschien in der Mitte fast geteilt, wie wir ihn von jungen *Limax* kennen. Der Pharynx war, wie der Schlund, rot

gefärbt; doch habe ich mich nicht darum gekümmert, ob sich's um Pigmentzellen oder um rote, hämoglobinhaltige Muskelfasern handelte.

Die Genitalien hatten wohl nahezu das Stadium der männlichen Reife erreicht. Für die Einzelheiten beschränke ich mich mit dem Hinweis auf die Abbildungen (Fig. 16 und 17), indem ich die systematische Verwertung der völlig ausgebildeten Endwege Herrn KÜNDEL überlasse. Nur eine Abweichung von der normalen Form erwähne ich. Die normale Zwitterdrüse hat den gewohnten rundlichen Umriß und ist in zwei Hauptlappen zerklüftet. Bei der Buckelschnecke dagegen lag die Drüse, der der Geschwister an Umfang vorausgeeilt, gerade hinten im Buckel als ein mehr länglicher Körper, der den unteren Lappen nach der Höhlung des Fußes hin streckte und noch ein wenig hineintrat.

Eine besondere Beachtung verdient das System der Retractoren. In der Regel ist der einheitliche Spindelmuskel bei *Arion* in drei gesonderte Bänder geteilt, für die Fühler und den Pharynx. »Das lange Band des Pharynxmuskels entspringt am meisten rückwärts in der Mittellinie, ziemlich weit hinter der Lunge, nicht ganz symmetrisch zu beiden Seiten die breiten, flachen Fühlerretractoren, der linke im hinteren linken Lungenumfang, der rechte ähnlich, doch ein Stückchen von der Lunge entfernt in einem ihrem Umkreis parallelen Bogen« (XII). Auch die Buckelschnecke hatte keine einheitliche Wurzel, wie man sie wohl hätte erwarten können. Vielmehr waren auch hier die Komponenten, wenigstens zum Teil, getrennt und zwar noch stärker als bei der normalen Form. Der linke Fühlermuskel hatte sogar eine doppelte Wurzel, und zwar in recht auffälliger Weise. Die eine untere entspringt an der Hinterwand des Buckels, wo sie in den Fuß umbiegt, sie faßt hier in einem kräftigen Faserzuge noch nach rechts hinüber. Die andre kommt weiter oben aus dem Buckel heraus, etwa von der Stelle, die dem Scheitel auf der Außenseite entspricht. Nachher vereinigen sich beide Wurzeln, so zwar, daß sie auf der proximalen Seite breit flächenhaft zusammenhängen (Fig. 19). Auf der distalen erfolgt dann die Verästelung für das große und kleine Tentakel. Einfacher verhielten sich der Pharynxretractor und der des rechten Tentakels (Fig. 18 *r.ph* und *r.t.r*). Sie weisen auf eine ursprüngliche Anlage zurück, insofern als sie eine kurze gemeinsame Wurzel haben. Sie entspringt am hinteren Umfang der Niere gerade zwischen den beiden Lungenlappen; und zwar dürfte diese Insertion gerade den Punkt bedeuten, von dem die Scheitellinie außen auf dem Mantel einsetzt und nach hinten zieht.

Die Mantelorgane (Fig. 18) zeigen, merkwürdig genug, so gut wie keinerlei morphologische Abweichungen. Das Pericard wird von der Niere umfaßt, diese von der Lunge, so daß deren beide Flügel nur hinten rechts ein Stückchen frei lassen. Der weiter nach hinten vorspringende linke wird ein wenig durch den Leberlappen zusammengedrückt, der sich hier in die Nische des Buckels hineinschiebt. Die Schalen- tasche ist eng, in gewohnter Lage. Sie enthält keine zusammenhängende Kalkplatte, sondern einzelne polygonale Körner. Die Aorta teilt sich gleich nach dem Austritt aus dem Pericard. Von den Gefäßen ist immerhin eine Eigentümlichkeit zu melden. Das normale Stück, das ich zum Vergleiche untersuchte, hatte in den Arterienwänden die weißen Einlagerungen (von kohlen-saurem Kalk?), die beim *Arion empiricorum* am bekanntesten sind. Sie fehlen bei der Buckelschnecke bis auf einen geringen Rest an der Aortenwurzel. Es ist also nicht zu dieser »Speicherung« gekommen. Damit hängt wohl auch ein gewisser innerer Pigmentmangel zusammen. Das normale Stück hatte den Pharynx oben bräunlich gefärbt; daß er bei der Buckelschnecke nur rot war, wurde bereits erwähnt. Ebenso hatte die Normalform die Tentakelmuskeln wenigstens lila angehaucht, während sie bei der Buckelschnecke blaß waren.

Endlich noch eine Bemerkung bezüglich des Blutlaufs. Bei den Nacktschnecken wird bekanntlich das Venenblut aus der hinteren Körperhälfte der Lunge durch zwei Sinus zugeführt, deren je einer seitlich in der Körperwand liegt, da wo außen die Stammbinde sichtbar ist. Dazu kommt noch ein medialer schwächerer unter der Kiel- linie. Dieser direkte Weg war wohl bei der Buckelschnecke durch den Knick, den der Rücken hinter dem Mantel erfahren hat, unmöglich gemacht. Ein Querschnitt durch die Rückenhaut unmittelbar hinter dem Buckel zeigt drei Rückensinus nebeneinander, und nur seitlich rechts unten noch einen schwachen seitlichen. Es scheint also, daß sich die beiden lateralen Hauptsinus nach oben gezogen und neben den medianen gelagert haben.

#### Allgemeine Betrachtungen.

Die äußeren und inneren Verhältnisse der Buckelschnecke zeigen wenig Einheitliches, das eine Beurteilung von einem bestimmten Gesichtspunkte aus erleichtern möchte. Dennoch hat man das Gefühl, das die Abweichung keine rein pathologische sei, sondern daß ihr umgekehrt ein tieferer Sinn zugrunde liege. Schon der Umstand daß das scheinbar krankhafte Stück an Umfang und Reife allen

seinen Geschwistern vorausseilt, deutet in dieser Richtung. Aber die Analyse kommt gleichwohl über Einzelheiten und Andeutungen kaum hinaus. Ihnen wende ich mich jetzt zu.

### 1. Ökonomie der Abscheidungen.

Die regelrechte Stickstoffabfuhr scheint kaum verändert, die Niere ist normal geblieben.

Womit der Mangel an Kalkspeicherung in den Gefäßwänden zusammenhängt, ist schwer zu sagen. Vielleicht hat das beschleunigte Wachstum die Stoffe gleich verbraucht. Das scheint nicht nur vom Kalk, sondern auch von den inneren Pigmenten am Schlundkopf und den Fühlermuskeln zu gelten. Sehr klar liegt dagegen die Abhängigkeit der Ablagerung des dunklen Farbstoffes in der Haut vom Blutlauf. Auf einen solchen Zusammenhang ist man in neuerer Zeit immer mehr aufmerksam geworden, bei ganz verschiedenen Tierklassen. Ich glaube, ich habe ihn zuerst betont für die Nacktschnecken. Die Stammbinde auf Mantel und Rücken liegt genau über den venösen Hautsinus im Umfang der Lunge und am Rücken; und wenn statt dieser Stammbinde der Rücken eine andre Färbung zeigt mit dunklem Mittelfeld und scharf dagegen abgesetzten hellen Seiten, wie bei jungen echten *Arion brunneus* u. a., dann fällt die Grenzlinie wieder mit dem Seitensinus zusammen. Weiter in die Tiefe reicht das Verständnis allerdings bisher nicht; wir können nur behaupten, daß der Farbstoff eine Abscheidung aus dem Blut ist, die hier und da auch durch Kalk ersetzt werden kann, wie bei manchen abessinischen Ackerschnecken, die eine kalkige Rückenstammbinde haben statt einer dunkeln u. dgl. m. Ebenso wird oft genug in der Leibeshöhle Kalk durch Farbstoff ersetzt und umgekehrt. Welche chemischen Beziehungen hier zugrunde liegen, wissen wir vorläufig nicht. Aber das Gesetz der Abhängigkeit erhält bei der Buckelschnecke eine vortreffliche Bestätigung. Da die Seitensinus nach oben verschoben sind bis nahe an die Medianlinie heran, wo nunmehr drei solche Blutlakunen dicht nebeneinander auf dem Vorderücken verlaufen, da finden wir auch statt der dunkeln seitlichen Stammbinden, wie sie der Gattung und Art zukommen, nur einen medianen dunklen Rückenstreif. Dieser Mittelstreif reicht aber nicht über den Knick, den der Rücken am Anfang macht, nach vorn, bzw. oben hinaus, vielmehr ist dieser Teil des Rückens, der für gewöhnlich senkrecht gestellt und selbst von der Ausladung des Mantels ein wenig überdeckt ist, pigmentfrei (Fig. 8 und 10), wiederum Beweis genug,

daß die Ablagerung des Farbstoffs von der freien Einwirkung der Atmosphärien abhängig ist.

Man könnte noch daran denken, daß auch die mit Abrundung verbundene Verlagerung der Schwanzdrüse an das äußerste Ende mit einer Änderung der Abscheidungen in Beziehung stände. Doch dürfte hier ein andres, rein mechanisches Moment zugrunde liegen, die Abflachung des Rückens nämlich gegen das Schwanzende hin; es scheint, daß sich's hier um Faserzüge handelt, die von der Rücken-  
haut in die Sohlenleiste ausstrahlen. Wird das Ende des Rückens durch Vergrößerung der pedalen Leibeshöhle gespannt, dann dürfte auf die Leiste ein Zug ausgeübt werden, der den vorderen Umfang der Schwanzdrüse nach vorn auszieht und an die Rücken-  
haut heranholt.

## 2. Morphologische Begründung der Abweichung.

Daß der Rückschlag, den die Buckelschnecke vorzustellen scheint, über den allgemeinen Umriß in keiner Weise hinausgeht, wurde oben bereits bemerkt. Aber selbst der Bruchsack, der den Eindruck hervorruft, weicht bereits von dem aller Halbnacktschnecken wesentlich ab, in so fern, als der Mantel hinten nicht bis zu seiner Basis herabreicht.

Im Innern steht es nicht anders. Die Pallialorgane, Schale, Niere und Lunge, scheinen gar nicht verändert, die Componenten des Columellaris sind zum Teil abgewichen, doch so, daß daraus noch nicht die Rückkehr zur Ahnenform erschlossen werden kann. Ganz Ähnliches gilt vom Darm und den Geschlechtswerkzeugen.

Dennoch möchte ich kein Bedenken tragen, die Umwandlung im ganzen als Rückschlag aufzufassen. Wenn es so schwer ist, den Schlüssel für die Beurteilung zu finden und zu einem konstruktiv-  
causalen Verständnis der Rückbildung zu gelangen, so liegt das in erster Linie an unsrer Unfähigkeit, die Ursachen, die eine Gehäuseschnecke zu einer Nacktschnecke umwandeln, zu verstehen. In jedem Falle ist der Anfang mit einer Ausbildung der Schalenlappen am Mantel verbunden. Aber wie die Umwachsung der Schale von solchen Haut-  
lappen zu einer Herabdrückung des Intestinalsackes in den Fuß führen soll, das ist um so weniger zu verstehen, als wir Schnecken genug kennen, welche die Schale von solchen Lappen umwachsen haben, ohne jede Umformung im Innern. Formen, wie *Macrochlamys*, mögen am Anfang der Reihe stehen, manche Vitrinen und *Helicarion* sind weiter fortgeschritten, *Ostracolethe* zeigt die Vollendung, sie hat die

Schale vollkommen in den verwachsenen Mantel eingeschlossen und bis auf das Periostracum und eine kleine Kalkplatte reduziert; dennoch ist der Eingeweidebruchsack so vollkommen wie bei irgend einer Gehäuseschnecke. Der Gedanke muß also zurückgewiesen werden, als wenn die Umwachsung und Reduktion der Schale mit der Herabdrängung der Eingeweide irgend etwas zu tun hätte. Hier muß ein andres Moment hereinspielen, und zwar, soviel ich sehe, ein äußeres, nämlich das Verkriechen der Schnecke im Boden. Nacktschnecken können selbstverständlich nicht so viel Trockenheit vertragen, wie beschalte, die ihr Gehäuse durch ein Epiphragma abschließen und die Verdunstung herabsetzen bis auf ein Minimum. Das Abscheiden eines Epiphragmas wird zur Unmöglichkeit, sobald die Schale vom Mantel umschlossen ist; denn dann hört, so viel ich sehen kann, in allen Fällen die Fähigkeit auf, den Körper ins Haus zurückzuziehen, über das er vielmehr hinausgewachsen ist; ja es würde geradezu das umgekehrte Verhältnis erfordern, die Schale müßte größer sein als bei einer *Helix* etwa, denn sie hätte außer den gewohnten Weichteilen auch noch die Schalenlappen aufzunehmen und hinter dem Epiphragma zu bergen. Jede Schnecke also mit einigermaßen umfänglichen Schalenlappen ist gezwungen, sich bei Trockenis tiefer unter Steinen, im Mulm, im Boden zu bergen. Da aber hierbei der vorstehende Bruchsack ein Hindernis bietet, wird er möglichst, durch rein mechanische Wirkung von außen, beim Hineinzwängen des Tieres in eine engere Spalte, in den Fuß hinabgedrückt, natürlich in allmählich von Generation zu Generation fortschreitendem Verhältnis, bei entsprechendem Klimawechsel (s. u.), bis endlich die Nacktschnecke fertig ist. So weit mein Urteil reicht, handelt es sich um gar keine auf innere Ursachen beruhenden Wachstumsvorgänge, sondern um rein mechanischen äußeren Druck, durch den der anfangs solide Fuß, bez. Schwanz, von vorn her ausgehöhlt wurde. Der Druck von außen wird natürlich durch das Bestreben der Schnecke, den hemmenden Rückenbruchsack wegzuschaffen, d. h. durch Kontraktion der Rückenmuskulatur unterstützt.

Dementsprechend kann auch der Rückschlag sich nur dadurch äußern, daß die Höhlung des Fußes sich wieder schließt oder mindestens verengert. Was zuletzt sich aufprägte, wird wieder weggenommen. Ich würde als Rückschlag bei der Buckelschnecke weiter nichts bezeichnen als: Möglichste Aufhebung des Lumens im Schwanz.

Es würde sich also bloß um die Verengerung dieser Höhle handeln,

d. h. wohl um entsprechenden dichterem Schluß des Integuments, der etwa durch Verkürzung der transversalen Muskelzüge seinen praktischen Ausdruck fände. Selbst dieser Rückschlag aber ist in keiner Weise vollkommen; denn sonst würde sich die Beschränkung in anderer Form zeigen, das Lumen würde von hinten her ganz verschwinden, irgend eine Strecke weit, — also partieller Schluß statt Verengerung.

Alle übrigen Folgen sind als rein mechanische zu betrachten, vielleicht bis auf eine oder zwei, d. i. die Bildung der Nische, in welcher der Leberlappen festsetzt, und die Umwandlung des Columellaris mit seinen Komponenten. Bei Gehäuseschnecken pflegt man als das Organ, das die Spitze der Schale ausfüllt, die Gonade zu bezeichnen. Doch unterliegt deren Umfang und damit die Lagebeziehung zur Leber zu starkem Wechsel, als daß man sie zu einer festen Marke stempeln dürfte. Namentlich aber sprechen die Nacktschnecken selber dagegen. *Parmacella*, die ja noch einen Gewinderest an ihrer Schalenplatte trägt, hat ihn mit einem Leberlappen ausgefüllt, der, wie bei der Buckelschnecke, in feinste Läppchen zerklüftet ist, viel feiner als der Rest des Organs. Somit kann man wohl die Nische als einen Rest des Schalenhohlraumes bezeichnen; die Leber hat sich bei dem Zurückdrängen aus dem Fuße zum Teil in die alte Lage zum Mantel zurückbegeben, die sie bei der letzten Ahnenform inne hatte. Würde die Schale auch in den Atavismus einbezogen sein, so würde sie vermutlich zunächst hinten eine Verlängerung erhalten und mit dieser die Nische umfaßt haben. Eine solche Auffassung stimmt genau zu der Tatsache, die ich einst unter den europäischen Arioniden bei *Geomalacus* feststellen konnte, wo das eben ausgeschlüpfte Tier nur die Vorderhälfte einer Schalenplatte zeigt. Die hintere ist also verschwunden.

Möglicherweise ist, wie erwähnt, noch ein Organ, wenigstens zum Teil, in die alte Lage zurückgeschlagen, nämlich der rechte Tentakel- und der Pharynxretractor mit der gemeinsamen Wurzel; es ist nicht unwahrscheinlich, daß ebenso die obere abnorme Wurzel des linken Fühlermuskels, die auch vom Scheitel des Mantels entspringt, der ursprünglichen Lage des Columellaris sich wenigstens nähert.

Alles übrige erscheint als rein mechanische Folge der Zurückdrängung des Intestinalsackes aus dem Fuß. Ich würde es für verfehlt halten, aus den Verhältnissen der Buckelschnecke in bezug auf die Aufkrümmung und Windung des Darmes oder die Lagerung der Gonade irgend einen Schluß auf die Organisation einer Ahnenform

zu versuchen. Selbst die überwiegende Ausbildung der linken ungeteilten Leber gegenüber den normalen *Arion*-Arten dürfte nur eine sekundäre Folgeerscheinung sein, ohne atavistischen Wert, gemäß der so sehr labilen Ausprägung dieses Organs innerhalb der Gastropoden.

### 3. Geographische Begründung der Abweichung.

Die wahre Ursache der Nacktschneckenbildung klarzulegen, dürfte allein die Pendulationstheorie imstande sein. Für die Überwachsung des Mantels über die Schale, für die Bildung von Mantellappen also, wird man die Feuchtigkeit verantwortlich machen müssen. Alle solche Formen, wie die Vitrinen, *Helicarion* usw., sind auf feuchte Lokalitäten angewiesen, wobei man mehr an beschränkte Örtlichkeiten denken kann, als an das Klima ganzer Länderstrecken. Die Umwachsung der Schale wird stärker in feuchten Tropenländern, und ich habe in den letzten Jahren wiederholt darauf hingewiesen, daß Halbnacktschnecken in erster Linie im feuchten Ostpolgebiet ausgebildet sind, von Ostindien über den malaiischen Archipel bis Nordaustralien.

Bei der Nacktschneckenbildung hat man aber zweierlei zu unterscheiden. Feuchtes Tropenklima führt auf der ältesten Stufe zum Abwerfen der anfangs flachen Schale, wobei es fraglich bleibt, wie weit überhaupt bei den Vorfahren das Gehäuse aufgewunden war. Hier sind vor allem die Vaginuliden zu nennen, einschließlich *Atopos*, eine alte Gruppe, über deren Herkunft sich bis jetzt nichts mehr ausmachen läßt. Dann kommen die Philomyceiden, bei denen die Schale vom Mantel überwachsen wurde, so zwar, daß sich Mantel und Schalentasche allmählich über den ganzen Rücken ausdehnten. Auch sie beginnen in beiden Schwingpolgebieten in den Tropen und gehen von da aus nach Nordosten, westlich in die südlichen und östlichen Vereinigten Staaten, östlich über Ostchina und die Philippinen bis Japan. Als eine eigenartige Familie des Ostpolgebietes, immerhin in ziemlicher Entfernung vom Pol beginnend, stehen die Janelliden da, die von Neuguinea bis Neuseeland reichen.

Diesen Gruppen kann man die Nacktschnecken vom Habitus der *Limax* und *Arion* gegenüberstellen, mit beschränktem Mantelschild auf dem Rücken, also alle die Limaciden, Arioniden und Urocycliden. Alle diese fehlen in den Tropen der beiden Schwingpolgebiete so gut wie ganz, nehmen aber auf der atlantischen Erdhälfte, also auf unsrer Seite des Globus, immer mehr zu, je mehr man sich dem Schwingungskreis nähert. Auf der andern Hälfte sind, von Mexiko bis Britisch

Columbien, namentlich die amerikanischen Arioniden vertreten. Alle diese Tiere sind mit hoher Wahrscheinlichkeit dadurch abzuleiten, daß der Eingeweidesack in den Fuß hinabgedrückt wurde. Daß die Umlagerung eine Folge trockneren Klimas ist, wurde oben auseinandergesetzt, ebenso daß echte Gehäuseschnecken von dieser Umwandlung ausgeschlossen sind; die Schale mußte bereits rudimentär sein wie bei den Halbnacktschnecken. Aus der skizzierten Verbreitung ergibt sich jetzt von selbst, daß es sich bei der Versetzung in trockneres Klima nicht um aktive Wanderungen handelt, vielmehr wurden die Tiere rein passiv durch die Pendulation unter allmählich wechselnde klimatische Lage gebracht. Gemäß dem größeren Landreichtum der atlantisch-indischen Erdhälfte gegenüber der pacifischen haben wir die weit größere Menge dieser Tiere auf unsrer Seite. Zur pacifischen gehören allein die amerikanischen Arioniden und die Janelliden, beide ein kontinuierliches Areal bewohnend. Es entspricht durchaus den tatsächlichen Verhältnissen, wenn die Janelliden den altertümlicheren Eindruck machen. Sie hausten auf dem Küstensaume, der während der Glacialzeit noch zusammenhing. Der pacifische Südquadrant befindet sich in derselben Schwingungsphase wie wir in Europa, d. h. er stand während unsrer Tertiär- und Eiszeit in polarer Pendulation; damit tauchte er aus dem Wasser auf und erhielt, wie gesagt, die allgemein angenommene Küstenlinie von Neuguinea über Neucaledonien nach Neuseeland. In dieser Zeit müssen die Janelliden entstanden sein. Der pacifische Nordquadrant und mit ihm die Westküste Nordamerikas befindet sich erst seit der Eiszeit in polarer Pendulation, daher dort die Schöpfung der Arioniden noch im Fluß zu sein scheint. Jedenfalls macht sie den Eindruck eines jungen Vorganges, denn eine Reihe von Gattungen schließt sich noch an Halbnacktschnecken im Süden an, die aber immer noch auf den Nordquadranten beschränkt bleiben (IV—VI).

Dem gegenüber der europäisch-afrikanische Reichtum! In Afrika die Urocycliden in ihrer außerordentlich reichen Gliederung, durch die Mittelmeerländer die Parmacellen, hier ferner das Hauptschöpfungsgebiet der Ackerschnecken, das einerseits im Kaukasus, anderseits in Abessinien eine Steigerung erfährt, die Gruppe der Amalien, aus den Ackerschnecken herauswachsend die eigentliche *Limax*-Gruppe mit einer ganzen Reihe von Gattungen und Untergattungen, dazu eine eigenartige reiche Schöpfung fernerstehender Genera mit teilweise äußerst stattlichen Vertretern im Kaukasus, alle diese weiterhin vermehrt durch limacoide oder vitrinoide Testacelliden von echter

Nacktschneckenbildung im Kaukasus und auf den Azoren, — und dazu die Arioniden. An keiner Stelle der Erde erreicht aber eine Gruppe, eine Familie von Nacktschnecken eine derartige Ausdehnung unter einem Meridian, wie die Arioniden unter dem Schwingungskreis, bzw. der nächsten Festlandsausdehnung neben ihm. In Südafrika haben wir *Oopelta*, *Arion subfuscus* berührt in Nordskandinavien die Küste des Eismees. Streng unter dem Schwingungskreis hat sich, von Sardinien bis Piemont, eine neue, wenig abweichende Gattung herausgebildet, *Ariunculus*. In der Gattung *Arion* selbst scheinen wir im Norden eine extreme Form zu haben in dem *Arion limacopus* WESTERLUND, der geradezu eine durch Rinnen in drei Teile zerlegte Sohle haben, also im strengen Sinne aulacopod sein soll, der aber sonst leider noch nicht näher untersucht ist; und nun endlich, nur einen Grad vom Schwingungskreis entfernt, die neue große, von KÜNKELE entdeckte Species und in ihr der einzige Fall von Rückschlag zur Halbnacktschnecke. Die geringe Abweichung vom Schwingungskreis erklärt sich aber wohl zur Genüge aus der Öcologie des Tieres, das in ganz besonderem Grade feuchtigkeitsbedürftig ist und dadurch allein schon ein Erbteil von Vorfahren bekundet (s. o.); es fand seine Lebensbedingungen im nächsten feuchten Gebirge, dem wasserreichen Schwarzwald. Nebenbei mag daran erinnert sein, daß eine zweite Rückschlagsform in anderm Sinne, der ursprünglich als besonderes Genus beschriebene kleine *Arion* mit offenem Mantelloch, östlich vom Schwingungskreis gefunden wurde, in der Adelsberger Grotte, d. h. in dem ungestörtesten Teile des Alpengebietes, wo er bei troknerem Klima in der Höhle das Gleichmaß von Feuchtigkeit fand (XV)<sup>1</sup>.

Man mag mir einwenden, daß ich zu sehr mit Einzelheiten und Kleinigkeiten rechne. Umgekehrt gerade. Wie uns die moderne Malerei in mehr als einer Hinsicht den Blick für die Natur geschärft und das Verständnis vertieft hat, so werden wir um so sicherer in die Schöpfung eindringen, je umfassender wir selbst das scheinbar Vereinzelte und Unwichtige beachten.

Und so komme ich zu dem Schluß, daß die Ausarbeitung der

<sup>1</sup> Ich habe in Bern in einem Vortrag nachzuweisen gesucht, daß der piemontesische Flügel der Alpen zuletzt, während der Eiszeit, zu seiner jetzigen Höhe aufgestaucht wurde. An andrer Stelle soll gezeigt werden, daß die Ostalpen früher emporgehoben wurden und am längsten in ungestörter tektonischer Ruhe verharrten, als ein Refugium vieler alter Tierformen. Die Biologie liefert zahlreiche Belege.

auf die gemäßigten Zonen beschränkten Arioniden ihre maximale Steigerung erfahren hat unter dem Schwingungskreis, einfach durch mechanische Verschiebung infolge der Pendulation. Wo wir den Übergang zwischen den beiden Gruppen, der südafrikanischen *Oopelta* und den europäischen Arionen zu suchen haben, bleibt vorläufig dunkel. Für viele Tiere bilden Abessinien und die ostafrikanische Küstenlinie die Brücke. Doch könnte ebensogut eine atlantische Landverbindung, die zweifellos noch in älterer Tertiärzeit vorhanden war, die europäischen Arioniden mit den amerikanischen in Verbindung gesetzt haben. Diese Punkte sind vorläufig noch ganz unklar. Für den letzteren Zusammenhang spricht vielleicht das Hinzutreten der Gattung *Geomalacus* in Westeuropa. Die Verbreitung dieses Genus entspricht aufs schärfste der Pendulation, die Arten der hygrophilen Gattung sind rein nach Breitengraden geordnet, auf den Gebirgen der Pyrenäischen Halbinsel, die nördlichste reicht bis Irland hinüber. Wenn die Arten der Gattung *Arion* vom Schwingungskreis nur wenig nach Osten hinüberreichen, bis Siebenbürgen und Zentralrußland, so hat das seinen Grund in der zunehmenden Steppennatur und Trockenis dieser Länder; erst das nördliche Waldgebiet und die feuchte Tundra erlaubt wieder dem *Arion subfuscus* sich über den Ural bis Nordasien auszubreiten, vielen andern Tieren entsprechend. Auf jeden Fall ist das parallele Auftreten der amerikanischen und europäischen Arioniden in den westlichen extratropischen Teilen der neuen und der alten Welt, an identischen Punkten, ein Zug von ähnlicher Gesetzmäßigkeit, wie etwa die Beschränkung der arktischen und antarktischen Fjorde auf die Westküsten.

Dieselbe Gesetzmäßigkeit zeigt die ältere Schwesterfamilie, die der Philomyceiden, auf der Ostseite der beiden Hemisphären, nur daß diese ältere Familie bis in die Tropen hineinreicht, in Übereinstimmung mit der oben abgeleiteten Regel, wonach Nacktschnecken mit Abstoßung der Schale — Vaginuliden —, oder mit Überwuchern des Mantels über den ganzen Rücken — Philomyceiden — im feuchten Tropenklima entstanden.

Zweifelhaft in dieser schematischen Übersicht der Gruppe, die sich paradigmengartig in die Pendulationstheorie fügt<sup>1</sup>, bleibt nur noch

---

<sup>1</sup> Daß sich die Arioniden und Philomyceiden in Amerika mit ihren Süden den ineinander schieben, während sie in der alten Welt weit voneinander getrennt sind, hat, wie kaum der Ausführung bedarf, seinen Grund in der zugespitzten Form von Nordamerika gegenüber der großen Breitenausdehnung der alten Welt.

die Sippe der anadenusartigen Formen. *Anadenus* dürfte den europäischen Arioniden ungefähr in gleichem morphologischen Abstände gegenüberstehen, wie der kalifornische *Anadenulus* den amerikanischen. Ob aber *Anadenus* und *Anadenulus* wirklich enger miteinander verwandt sind, muß noch dahingestellt bleiben. Man gewinnt den Eindruck, daß diese Sippe entstanden ist unter dem Schwingungskreis auf der pacifischen Hälfte, auf einer alten Landbrücke zwischen Kalifornien und China-Japan, daß also die versprengten Reste etwa dem parallelen Vorkommen altertümlicher Koniferen in Kalifornien und China-Japan entsprechen. Doch fehlt zur näheren Begründung der Ansicht außer dem morphologischen Vergleich auch noch die genauere Kenntnis der Verbreitung von *Anadenus*, den wir zwar aus dem östlichen Himalaja und dem südwestlichen China kennen, dessen südöstliche Grenze indessen noch unklar zu sein scheint.

Wie dem auch sei, die Arioniden einschließlich der Philomyceiden, die man ihnen als Unterfamilie anfügen kann, ordnen sich ohne jeden Zwang als ein weitreichendes Muster der Pendulationstheorie unter, ihre beschalteten Vorfahren sind in den Tropen zu suchen, ihre höchste Ausbildung erreichen sie auf der landreichen Erdhälfte unter dem Schwingungskreis, und es kann kaum als Zufall erscheinen, daß unter ihm noch eine neue große hygrophile Art bei uns entdeckt wurde, und daß bei ihr noch der Rückschlag zur Beobachtung kam, den wir als Buckelschnecke kennen lernten.

### Literaturverzeichnis.

- I. LUDWIG BRÜEL, Über die Geschlechts- und Verdauungsorgane von *Caliphylla mediterranea* Costa: ihr morphologischer Wert und ihre physiologische Leistung. Halle 1904.
- II. W. E. COLLINGE, Some observations on certain species of Arion. Journ. of Malacology. VI. 1897.
- III. W. KEFERSTEIN und E. EHLERS, Beiträge zur Kenntnis der Geschlechtsverhältnisse von *Helix pomatia*. Diese Zeitschrift, X. Bd. 1860.
- IV. PILSBRY, A new american genus of Arionidae. Proc. acad. nat. sc. Philadelphia 1904.
- V. PILSBRY und VANATTA, Revision of the North-American slugs *Binneya*, *Hemiphillia*, *Hesperarion*, *Prophysaon* and *Anadenulus*. Ibid. 1898.
- VI. — Phylogenie of the genera of Arionidae. Proc. malac. soc. London. III. 1898/99.
- VII. C. POLLONERA, Specie nuove o mal conosciuti di Arion europei. Atti R. Acad. sc. Torino. XXII. 1887.
- VIII. — Nuove contribuzioni allo studio di Arion europei. Ibid. XXIV. 1889.

- XI. C. POLLONERA, A proposito degli Arion del Portogallo. Riposta al Dr. SIMROTH. Boll. mus. zool. anat. Torino. V. 1890.
- X. — Recensement des Arionidae de la Région Paléarctique. Ibid.
- XI. P. und FR. SARASIN, Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. II. Die Landmollusken von Celebes. Wiesbaden 1899.
- XII. H. SIMROTH, Versuch einer Naturgeschichte der deutschen Nacktschnecken usw. Diese Zeitschrift, XLII. Bd. 1885.
- XIII. — Über Ostracolethe und einige Folgerungen für das System der Gastropoden. Ibid. LXXVI. 1904.
- XIV. — Anatomie der *Elisa bella* Heynemann. Jahrb. d. d. malak. Ges. X, 1883.
- XV. — Die Nacktschnecken der portugiesisch-azorischen Fauna etc. Nova Acta Leop. LVI. 1891.
- XVI. — Über die Abhängigkeit der Nacktschneckenbildung vom Klima. Biolog. Centralbl. XXI. 1901.
- XVII. H. TÄUBER, Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Ann. Mus. Zool. St. Petersburg. V. 1900.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>ao</i> , Aorta;	<i>p</i> , Penis;
<i>ao.c</i> , Aorta cephalica;	<i>p<sub>1</sub></i> , dessen (verschlossene) Einmündungsstelle in das Atrium;
<i>ao.i</i> , Aorta intestinalis;	<i>pf</i> , Pfeildrüsen;
<i>ar.i</i> , Arteria intestinalis;	<i>phar</i> , Pharynx;
<i>at</i> , Atrium genitale s. vestibulum;	<i>pn</i> , Pneumostom;
<i>ca</i> , Kalksack;	<i>rec</i> , Receptaculum seminis s. Bursa copulatrix;
<i>d<sub>1</sub>—d<sub>4</sub></i> , die einzelnen Darmschenkel;	<i>rec<sub>1</sub></i> , Ausführgang der Bursa;
<i>d<sub>1</sub>d<sub>2</sub></i> , Umbiegungsstelle des ersten in den zweiten Darmschenkel, bzw. der Magen;	<i>r.gen</i> , Genitalretractor;
<i>ei</i> , Eiweißdrüse;	<i>r.p</i> , Penisretractor;
<i>ep</i> , Epiphallus;	<i>r.pf</i> , Retractor der Pfeildrüse;
<i>fl</i> , Flagellum;	<i>r.ph</i> , Pharynxretractor;
<i>hk</i> , Herzkammer;	<i>r.t.r.</i> , Retractor des rechten Ommatophors;
<i>hl</i> , Hinterleber;	<i>sp</i> , Speicheldrüse;
<i>hl'</i> , deren Einmündung in den Darm;	<i>spr</i> , Spermatophore;
<i>l</i> , Leber, bzw. die freien Leberläppchen, die in der Nische stecken;	<i>spr<sub>s</sub></i> , Spermatophorensack;
<i>ll</i> , linker Lungenflügel;	<i>vd</i> , Vas deferens;
<i>lr</i> , rechter Lungenflügel;	<i>ves</i> , Vesicula seminalis s. Receptaculum seminis;
<i>m</i> , Mantel, bzw. die Ränder des Mantels in der Scheitellinie;	<i>vl</i> , Vorderleber;
<i>n</i> , Niere;	<i>vl'</i> , deren Einmündung in den Darm;
<i>ni</i> , Nische;	<i>zd</i> , Zwitterdrüse;
<i>od</i> , Eileiter;	<i>zg</i> , Zwittergang.
<i>osp</i> , Spermoviduct;	

Tafel XXIX.

Fig. 1—7. *Urocyclus Ehlersi* n. sp.

- Fig. 1. Die Schnecke von oben. Vergr. 3 : 2.
- Fig. 2. Der Darmkanal unter Weglassung der Speicheldrüsen.
- Fig. 3. Die Geschlechtswerkzeuge.
- Fig. 4. Deren proximale Hälfte, stärker auseinandergelegt.
- Fig. 5. Die Endwege; davon sind das Vestibulum und der Oviduct der Länge nach geöffnet und auseinandergelegt.
- Fig. 6. Der Spermatophorensack, geöffnet.
- Fig. 7. Eine Spermatophore, links möglichst gestreckt, in nat. Größe.

Fig. 8—19. *Arion* n. sp.; alle Figuren beziehen sich auf die abnorme Buckelschnecke, nur Fig. 13 und 17 gehören zu einem der normalen Geschwister.

- Fig. 8. Die Buckelschnecke von links. Nat. Gr.
- Fig. 9. Dieselbe von rechts, weniger gestreckt. Nat. Gr.
- Fig. 10. Dieselbe von oben. Nat. Gr.
- Fig. 11. Dieselbe von rechts, in Alkohol geschrumpft. Nat. Gr.
- Fig. 12. Deren Hinterende von oben, aus Alkohol.
- Fig. 13. Eins der normalen Geschwister, von rechts, aus Alkohol.
- Fig. 14. Darm der Buckelschnecke.
- Fig. 15. Derselbe mit den Lebern, nur  $d_1$  ist weggelassen; der mit  $l$  bezeichnete, stark in Läppchen zerklüftete Leberlappen war über den Darm nach rechts und hinten hinübergeschlagen und stak in der Nische. Einige Darm- bzw. Leberarterien.
- Fig. 16. Genitalien der Buckelschnecke.
- Fig. 17. Genitalien von einem der normalen Geschwister.
- Fig. 18. Die Buckelschnecke ist links an der Seite geöffnet, der Hautlappen mit den Mantelorganen ist nach rechts hinübergeschlagen, so daß die Unterseite freigelegt ist. Das Pneumostom scheint durch die Lunge durch.
- Fig. 19. Der linke Tentakelretractor mit einer doppelten Wurzel. Die obere kommt aus der Nische.

# Zur Entwicklung des Verdauungskanals bei *Bombyx mori*.

Von

Prof. Dr. E. Verson,

Direktor der R. Stazione Bacologica Sperimentale in Padua.

---

Mit Tafel XXX—XXXIII.

---

Im Laufe des Akademischen Jahrgangs 1896—97 legte ich dem R. Istituto Veneto di Scienze Lettere ed Arti eine Abhandlung über die postembryonale Entwicklung des Darmes bei *Bombyx mori* vor, welche in zwei kurz aufeinanderfolgenden Lieferungen (Tomo LV e LVI degli Atti) veröffentlicht wurde. Ein knapper Auszug derselben ist seinerzeit dem Zoolog. Anzeig. (Nr. 539 und Nr. 564) mitgeteilt worden, und berichtete darüber auch das Zoologische Centralblatt in seinem VII. Jahrgange. Nachdem aber verschiedene Forscher sich später mit demselben Objekte befaßt haben, ohne die erwähnten Untersuchungen zu berücksichtigen, muß man annehmen, daß sie wohl zum größten Teil übersehen worden sind. Und so unterziehe ich mich gern der Aufgabe, dieselben in deutscher Bearbeitung hier wiederzugeben, wobei auch nachträgliche Beiträge der Literatur, insofern sie auf das gleiche Thema sich beziehen, nicht außer acht gelassen werden sollen. Ich werde dieselben nur außerhalb des Textes und in besonderen Anmerkungen am Fuße der Seiten behandeln.

---

## I.

### Embryonalphasen.

Der Darm von *Bombyx mori* wird innerhalb des Eies, wie bei den Insekten überhaupt, in drei gesonderten und voneinander unabhängigen Teilen angelegt. Vorder- und Hinterdarm sind allgemein als Einstülpungen des Ectoderma, als Produkte des oberen Embryonalblattes

anzusehen. Dahingegen lauten die Meinungen sehr verschieden, sobald es sich darum handelt, die eigentliche Herkunft des Mitteldarmes festzustellen. Und wenn die Embryologen, welche dieselbe in das untere Blatt der Keimstreifen verlegen, auch in der Mehrzahl sich noch befinden dürften, so fehlen doch solche nicht, welche das Mitteldarmepithel aus modifizierten Dotterzellen entstehen lassen oder gar ohne weiteres vom ektodermalen Blatte ableiten.

Es liegt nun keineswegs in meinen Absichten, bis zu den frühesten genetischen Äußerungen des Keimes zurückzusteigen, und darf ich daher auch einer erschöpfenden Durchsicht aller jener verschiedenen Auslegungen entsagen, welche über die ersten Anfänge des Mitteldarmes von KOWALEVSKY, HATSCHKE, TICHOMIROFF, VOELTZKOW, GRABER und R. HEYMONS vertreten werden<sup>1</sup>. Aber auch ohne mich in das schwierige Thema der Keimblätterlehre einzulassen, wird sich in der Folge doch Gelegenheit geben, einzelne unter den jüngsten Keimphasen, soweit sie mit der Anlage und weiteren Entwicklung des Darmrohres eng verbunden sind, zu näherer Betrachtung heranzuziehen.

Behufs Ausbrütung pflegt man in der Praxis die gut überwinterten Eier der Seidenraupe anfänglich einer Temperatur von etwa  $+10^{\circ}$  C auszusetzen; und indem man letztere allmählich, von Tag zu Tag, bis zu einem Maximum von  $+25^{\circ}$  steigert, erzielt man gewöhnlich nach 18—20 Tagen das Ausschlüpfen der ersten Rüpchen. Geht man in angegebener Weise vor, so kann man schon nach etwa fünf Tagen am Keimstreifen die beginnende Einsenkung des Ectoderma, sowohl zwischen den Kopflappen als am Grunde des Caudalsegmentes wahrnehmen, welche bei vorschreitender Vertiefung zur wirklichen Einstülpung wird und hiermit den Vorder- sowie den Hinterdarm in Form eines Blindsackes neu entstehen läßt. Nichtsdestoweniger differieren aber diese zwei Bildungen schon in ihrem äußeren Aussehen sehr wesentlich voneinander.

1) Der Vorderdarm erweitert sich ganz bedeutend an seinem blinden Grunde, seine Wände zeigen aber sehr ungleichmäßige Stärke. Je weiter sich dieselben von der eigentlichen Einstülpungsstelle, von der Mundöffnung entfernen, um so höher erscheint nämlich ihre ektodermale Zellschicht, — bis in unmittelbare Nähe des Trichter-

<sup>1</sup> Seitdem haben sich zahlreiche andre Forscher an der Lösung dieser Frage noch beteiligt; und es mögen unter denselben namentlich HEIDER (1897 und 1900), LÉCAILLON (1898), RABITO (1898), SCHWARTZE (1899), ESCHERICH (1900), DEEGENER (1900) und SCHWANGART (1904) angeführt werden.

randes, der die Umbiegungsstelle am Ende des Sackes gewissermaßen vorstellt. Der blinde Grund selbst ist dagegen durch eine viel dünnere Haut gegeben, deren einzelne abgeflachte Elemente scheinbar fast ohne Zwischenstufen in die hohen Zellen der Seitenwände rasch übergehen. Demgemäß ist die Vorstellung sehr nahelegend, daß die erste Anlage des Stomodäums aus einem Kranze proliferierender Ectodermalzellen bestehen müsse, welche derart gelagert sind, daß ihre Teilungsprodukte sich vorzugsweise in zentrifugaler Richtung abtrennen. Nur so kann es kommen, daß der betreffende Kranz von der Oberfläche immer mehr abrückt und in die Tiefe versinkt, während die aus ihm neu hervorgehenden Zellen sich zu einem Rohre zusammenfügen, das die Verbindung mit dem ursprünglichen Ausgangspunkte doch unversehrt erhält. Die im Innern des Kranzes verbleibenden Elemente sind dagegen offenbar nicht vermehrungsfähig, und werden allmählich zu niederen, aber breiten Plättchen ausgezogen, in demselben Maße, als die anwachsende Energie der Keimzellen im Kreise zu einer reicheren Produktion von Baumaterial und daher zur trichterförmigen Erweiterung der Seitenwände führt. Aber die tätigen Keimzellen, welche vom oberflächlichen Ectoderma immer mehr in die Tiefe, in das Innere versinken, bleiben unverrückbar am tiefsten Rande des Vorderdarmes, wo wir sie, noch immer zu einem Ringe angeordnet, auch während des Larven- und Puppenlebens wiederfinden werden. Der ganze Vorderdarm selbst muß daher als eine unmittelbare Emanation derselben aufgefaßt werden.

Daß an der Kuppe der Einstülpung besondere Zellelemente — aus dem unteren Embryonalblatte etwa — haften und mit in die Tiefe gerissen werden, um zu geeigneter Zeit zur Bildung des Mitteldarmepithels zu führen, will ich hier nicht erörtern<sup>1</sup>. Nur dies möchte ich hervorheben, daß jene Zellelemente ganz sicher nichts gemein haben mit einer andern besonderen Zellengruppe, welche an der ventralen Seite des Vorderdarmes auftritt und von WHEELER für *Xiphidium ensiferum* als Suboesophagealkörper beschrieben worden ist (Contribution to Insect Embryology. Journ. of Morphology VIII), während ich denselben noch früher in einem 7tägigen Keimstreifen von *Bombyx mori* bildlich dargestellt hatte (Cellule glandolari ipostigmatiche del *B. m.* Tav. 1, Fig. 1. — Stazione Bacologica di

<sup>1</sup> Für die neuesten Anschauungen über diese Bildung wird auf die einschlägigen Arbeiten von HEYMONS, LÉCAILLON, RABITO, SCHWARTZE, DEGENER und SCHWANGART verwiesen.

Padova 1891). In der Tat scheint der Subösophagealkörper der Bestimmung gar nicht zu entsprechen, welche HATSCHKE (Beiträge z. Entwlg. d. Lepidopteren. Jena. Zeitschr. Bd. XI) demselben hätte zuschreiben mögen. Derselbe liegt zwar in nächster Nähe des Vorderdarmes, berührt ihn aber kaum mit der äußersten Spitze seines Zellenhaufens und teilt sich nachträglich in zwei laterale Hälften; die einzelnen Elemente, aus denen er besteht, bleiben eine Zeitlang noch vereinigt, nachdem Stomodäum und Proctodäum durch die Darmdrüsenblattstreifen schon miteinander verbunden erscheinen; sie bieten mit der radiären Streifung, welche vom zentralen Kern ausstrahlt, ein ganz charakteristisches rosettenartiges Aussehen dar. Wenn ich überdies bedenke, daß diese Zellen von Anfang an eine gelbliche Färbung aufweisen, wie sie später nur bei den drüsigen Bildungen vorkommt, welche das Fettgewebe der Larve netzartig durchweben, so neige ich um so mehr der Ansicht TICHOMIROFFS zu (*Développement du ver à soie du mûrier dans l'œuf*, S. 224. Laboratoire d'Études de la soie. Lyon 1891), der sie dem sog. Fettkörper zweiter Ordnung zurechnet, wie die Oinocythen von WIELOWIEJSKI oder meine *Cellule ghiandolari*<sup>1</sup>. —

Während der blinde Grund des Vorderdarmes aus einer dünnen Lage abgeflachter Zellen besteht, zeichnen sich die nachstehenden Elemente der Seitenwände, wo der Trichter seine größte Breite erreicht, durch ihre rasch anwachsende Höhe aus. An dieser Stelle findet nun eine sehr lebhaft Vermehrung unter ihnen statt. Indem jedoch die Mesodermalhülle nicht in demselben Maße zu wachsen scheint, wird die losgewordene Epithelschicht gezwungen, faltenartig in das Lumen des Blindsackes einzufallen (Fig. 6 und 7 *re*), und ist hiermit auch die Anlage der ringförmigen Cardiaklappe gegeben, welche, wie weiter gezeigt werden soll, bis tief in die Höhlung des larvalen Mitteldarmes hineinreichen kann.

Während der letzten Tage des Embryonallebens erleidet übrigens auch die ganze äußere Gestaltung des Vorderdarmes eine sehr merkwürdige Veränderung. Es verschwindet nämlich vollständig die dünne Lamelle, welche den blinden Grund ausmachte, indem am 15. oder 16. Tage der Bebrütung ihre einzelnen Elemente auseinanderfallen und zergehen. Fast gleichzeitig wird aber auch eine offenbare Schei-

<sup>1</sup> Neueren Beobachtungen zufolge halte ich es für sehr wahrscheinlich, daß aus dem Subösophagealkörper die von mir als *Cordoni ghiandolari* bezeichneten Bildungen hervorgehen. (*Dei tessuti ghiandolari che il flugello alberga nei suoi vasi circolatori. Ann. d. Staz. Bac. di Padova. XXVIII, 1900.*)

dung des ganzen Organs in zwei Portionen ersichtlich (Fig. 1). Die eine davon erstreckt sich von der Mundöffnung bis etwa zur halben Länge des Vorderdarmes, und stellt einen engen, annäherungsweise zylindrischen Kanal mit dicken Wänden vor (*fg* in Fig. 1 und 10). Dieselbe entspricht dem Pharynx und ist durch eine scharf begrenzte Erweiterung dort unterbrochen, wo die Dilatatoren (*df* in Fig. 10) sich anheften, welche durch ihre Kontraktion eine kräftige Saugwirkung zu vermitteln imstande sein dürften.

Mit den Muskelzügen, welche in der Mesodermalhülle immer deutlicher auftreten, gedenke ich mich später des näheren zu beschäftigen. Hier mag es genügen, nur anzudeuten, daß sie hauptsächlich verengernd auf das Lumen des Kanals einwirken, so daß zwischen Mundöffnung und pharyngealer Erweiterung die Schleimhaut sich zu vier Längsfalten zusammenlegen muß, welche oben, unten und seitlich ins Innere weit vorspringen. Die zwei seitlichen Falten verzweigen sich wieder in je zwei besondere Nebenäste, sobald sie die Pharyngealerweiterung überschritten haben. Und so kommt es, daß die Zahl der ursprünglichen vier Längsfalten dann zu sechs ansteigt und der Querschnitt des Darmrohres die Figur einer ebenso vielblättrigen Rosette annimmt.

Dem Pharynx schließt sich unmittelbar der Oesophagus (Fig. 1 *es*) an, welcher den ganzen übrigen Vorderdarm samt der Cardiaklappe in sich begreift. Letztere baucht sich immer stärker vor und hängt schließlich als mächtige Duplikatur der Schleimhaut tief herunter, während die ganze Speiseröhre dabei fortfährt, sich glockenartig zu erweitern. Es darf jedoch nicht verschwiegen werden, daß dieses nachträgliche Wachstum um diese Zeit von jeder ferneren Zellvermehrung unabhängig ist. Im Gegenteil kann man nachweisen, daß nach dem zehnten Tage der Bebrütung aus dem Ringe von Keimzellen, welcher ungefähr im Sinus der Cardia zu liegen kommt, keine neuen Epithelialelemente hervorgehen; vielmehr die schon vorhandenen, ohne sich weiter zu teilen, nur an Gesamtgröße zu nehmen, dabei niedriger, aber breiter werden und auseinanderrücken, um endlich eine viel bedeutendere Flächenausdehnung zu erreichen, als jene der mesodermalen Umhüllung eigentlich beträgt. Diesem Mißverhältnis zwischen innerer und äußerer Wandschicht ist es auch zuzuschreiben, daß erstere sich überall in kurze und unregelmäßige Fältchen zusammenzulegen bestrebt ist.

Nicht viel anders verhält sich das Epithel des Pharynx, wo ebenfalls die Größe, aber nicht die Zahl der ursprünglichen Elemente

sich ändert. Jedenfalls bleibt aber hier das fernere Wachstum der einzelnen Zellen ein viel beschränkteres, als sollte den ältesten Teilungsprodukten des Keimringes im Vergleich zu den jüngsten Emissionen eine geringere Entfaltungseenergie innewohnen. Und deshalb behalten sie eine zylindrische oder allenfalls eine kubische Form; und ihre freie, dem Kanale zugewendete Fläche verstärkt sich durch Ausschwizung einer chitinösen Membran mit nach hinten gerichteten Dornen, ganz ebenso wie ich es im Jahre 1870 für den Pharynx des *Bombyx Yama-Mai* schon angegeben hatte (K. K. Akad. d. Wissensch. in Wien).

2) Auch der Hinterdarm beginnt in Form einer ektodermalen Einsenkung, welche sich sackartig vertieft. Und da sein blinder Grund mit einem ähnlichen Ringe von Keimzellen besetzt ist wie der Vorderdarm, so rückt derselbe von der Oberfläche um so weiter ab, je mehr neu hinzukommende Teilungsprodukte sich dazwischen einschieben. Der Umstand aber, daß sich am Hinterdarme von dieser Keimzone schon sehr frühe schwächende Nebenknospen für die MALPIGHISCHEN Gefäße differenzieren, dürfte nicht ohne Einfluß für die allgemeine Gestaltung des Proctodäums bleiben. Und in der Tat entfernt sich der Hinterdarm wenig von der zylindrischen Form und bewahren seine Wände ziemlich gleichmäßige Stärke, zum Unterschied vom Vorderdarme, wo der anfangs ganz enge Mundschlauch zu einem weiten Schlundtrichter am distalen Ende sich öffnet.

Was die seitlichen Nebenknospen anlangt, von welchen die Renalgefäße ausgehen, so werden sie ungefähr am sechsten Tage der Bebrütung sichtbar und treten von Anfang an in Form je einer dreigeteilten Emanation auf. Die freien vorragenden Enden derselben sind teilweise von Mesodermalelementen überdeckt und haften so am Darmrohre in nächster Nähe des Afters fest. Ihre Ausgangspunkte entfernen sich dagegen immer mehr vom After, je mehr der Keimring des Darmrohres, zu dem sie eigentlich gehören, sich nach innen zu verlagert. Und so dehnen und strecken sich dazwischen die aufstrebenden Renalgefäße, aber nur in viel ausgiebigerem Maße als die Versenkung des Keimringes beträgt, so daß sie sich biegen und krümmen und schlangenartig vorrücken, bis sie jene eigentümliche Verteilung und Disposition erlangen, die wir später am Hinter- und Mitteldarm der Larve beobachten werden. In Fig. 4, welche einen Sagittalschnitt von einem Embryo darstellt, der dem achten Tage der Bebrütung ungefähr entspricht, sieht man seitlich und etwas ventralwärts vom Hinterdarme ein Renalgefäß *rr* austreten und sich

zunächst nach vorn richten; sein rückläufiger Teil *v,r*, legt sich mit blindem Ende an der Darmwand nahe dem After fest; das Zwischenstück, welches Anfang und Ende der Bildung miteinander verbinden soll, kommt außerhalb des Schnittes sowie des Sehfeldes zu liegen.

Zur Zeit, als der Hinterdarm die ganze ihm zukommende Länge erreicht hat, befinden sich also die Mündungen der Renalgefäße nicht weit vom blinden Grunde desselben, welcher übrigens viel später dem Schwunde anheimfällt als der gleichwertige Teil des Vorderdarmes. Gewöhnlich findet dieser Durchbruch erst dann statt, wenn das Ausschlüpfen des Rüpchens schon bevorsteht. Dem geht aber ausnahmslos die Systemierung der Pylorusklappe (*vp* in Fig. 2 und 3) voraus, welche schon ein paar Tage früher in Gestalt einer vorspringenden Ringduplikatur der Schleimhaut an der Kuppe des blinden Darmgrundes bemerkbar geworden war. Die Dimensionen, welche sie endgültig erreicht, bleiben immer in sehr bescheidenen Grenzen und halten den Vergleich mit der Cardiaklappe nicht entfernt aus. Nichtsdestoweniger verharret die Bildung durch das ganze Larvenleben und kann nicht leicht übersehen werden.

Bis zur völligen Austragung des Embryos sind besondere Verschiedenheiten im Aussehen des Epithels, je nachdem es zu diesem oder jenem Bezirk des Hinterdarmes gehört, nicht recht erkennbar. Dagegen hat sich die Mesodermalhülle zu dieser Zeit schon so weit differenziert, daß Dünn-, Dick- und Enddarm (*t*, *c* und *r* in Fig. 2) voneinander gut abgesetzt erscheinen.

3) Der Mitteldarm. Abgesehen von der Streitfrage, welche sich um die ersten Anfänge des Mesenterons bewegt, wird allgemein angenommen, daß dasselbe sehr frühe unter der Form zweier getrennter Keime angelegt wird, welche am blinden Grunde des Vorderdarmes resp. des Hinterdarmes auftreten. Diese zwei Keime sind hufeisenförmig und streben sich mit ihren Doppelarmen entgegen, bis dieselben sich schließlich erreichen und verschmelzen. Infolgedessen spannen sich in kurzem zwischen Vorder- und Hinterdarm zwei parallele Längsbänder, die sog. Darmdrüsenblattstreifen, welche bald darauf sich nach unten und nach oben auszubreiten beginnen, hier wie dort nach einer Weile an den Seiten zusammenstoßen, verwachsen, und somit einen zylindrischen Mittelraum abschließen, der mit einem Ende am Vorderdarm, mit dem andern am Hinterdarme sich stützt und befestigt.

Das Mesenteron, welches auf diese Weise die Bedeutung eines

Verbindungsgliedes zwischen den entgegengesetzten Endabteilungen des Verdauungskanal's erlangt, wird allgemein als ein regelrechter Sack betrachtet, der nach Obliteration des Nabels von allen Seiten in sich selbst geschlossen sich erweise. Und was die Seidenraupe selbst betrifft, besitzen wir nebst ausdrücklichen Angaben auch eigne Zeichnungen, welche diese Verhältnisse näher zur Anschauung bringen sollen. So bildet SELVATICO in Fig. 9 seiner geschätzten Arbeit »Sullo sviluppo embrionale dei Bomicini (Annuario d. R. Staz. Bacol. di Padova IX) einen Embryo von etwa zehn Tagen ab, wo der Mitteldarm als langer zylindrischer Sack dargestellt wird, der mit seinen beiden abgerundeten Enden sich an den blinden Grund von Vorder- und Hinterdarm anschmiegt<sup>1</sup>. TICHOMIROFF gibt in seiner bekannten Abhandlung über Développement du ver à soie du mûrier<sup>2</sup> eine Darstellung (Fig. 33), aus welcher man entnehmen muß, daß das Mesenteron vorn und hinten mit einem eignen blinden Grunde endet, der am ebenfalls blinden Grunde von Vorder- und Hinterdarm sich anlegt. Auch KOWALEVSKY spricht in seinen Beiträgen zur Kenntnis der nachembryon. Entwicklung der Musciden von einem »Zusammenlegen und späterer Verschmelzung zweier blinder Säcke, wie z. B. des Vorder- oder des Hinterdarmes mit dem Mitteldarm«. Um es kurz zu fassen, sollten also die Wände, welche den embryonalen Darm in drei besondere Räume scheiden, aus einer Doppelmembran bestehen, deren einzelne Blätter zu je einer der zwei anstoßenden Abteilungen gehören.

Aber diese Anschauung ist ganz bestimmt unrichtig. Zur Zeit, als die hufeisenförmigen Keime des Mitteldarmes sich so weit entgegengekommen sind, daß sie sich begegnen und zu zwei parallelen Längsstreifen verschmelzen, reicht ihre Epithelschicht bis zum genauen Anschlusse am blinden Grunde der extremen Darmportionen. Dieselbe breitet sich jedoch nicht weiter aus und biegt nicht um, wie es geschehen müßte, wenn letzterer dazu bestimmt wäre, einen zweiten Zellenbelag auf sich zu nehmen. In der Fig. 4, die ich einem Embryo vom achten Tage der Bebrütung entnehme, hört das Darmdrüsenblatt *lim*, vom Längsschnitt in seiner ganzen Länge getroffen, mit einem offenbar abgeschmolzenen Ende neben dem Grunde des Hinter-

<sup>1</sup> »I tre sacchi corrispondenti all' intestino anteriore, medio e posteriore non comunicano ancora fra loro. Il fondo dell' intestino posteriore si allarga alquanto per mettersi in intimo contatto col fondo dell' intestino medio che è sempre riempito« ecc. p. 99.

<sup>2</sup> Rapport du Laboratoire d'Etudes de la Soie. Lyon, 1891.

darmes auf, ohne eine ausgedehntere Verbindung mit ihm zu suchen als das Zusammentreffen eines offenen Rohrmundes mit der vorspringenden Rundung einer Blase es eben mit sich bringen kann. Die Vereinigung des Darmdrüsenblattes *lim* mit dem Vorderdarm ist dagegen in Fig. 6 dargestellt, welche sich auf einen neuntägigen Embryo bezieht. Die ventralen Drüsenblattstreifen befinden sich noch in rudimentärem Zustande und sind noch weit davon entfernt, den ganzen Raum zu umschreiben, der dem Mesenteron zukommt. In der Tat stellt die Körperhöhle noch immer eine weite offene Lücke vor, welche dorsalwärts der Bewandung noch entbehrt und mit dem Dotter (*gl.v*) frei kommuniziert. Andernteils liegt es aber zutage, daß das Drüsenblatt *lim* den blinden Grund des Vorderdarmes von außen umgreift und mit scharfem Rande in dessen mesodermales Gewebe ausläuft, um seine Lage besser zu sichern. Die gegenseitige Verbindung und Festigung wird also hier durch Vermittlung des Muskelgewebes besorgt; und die zugeschliffenen Ränder der zwei Epitheldecken, die sich hier begegnen (Vorderdarmepithel und Mitteldarmepithel) kommen im Längsschnitt so aufeinander zu liegen wie zwei angefügte Keile, die mit zugekehrten Spitzen in entgegengesetzter Richtung sich bewegen. Dasselbe Verhältnis zeigt sich am weiter vorgeschrittenen Embryo der Fig. 7, wo die Darmdrüsenblätter schon allseitig verschmolzen sind und der Wandverschluß auch dorsal perfekt geworden ist.

Es entspricht also nicht dem eigentlichen Sachverhalt, wenn man den Larvendarm aus drei geschlossenen embryonalen Säcken bestehen läßt, die vom Munde bis zum After aufeinander folgen. Der Mitteldarm muß vielmehr als ein zylindrisches Rohr bezeichnet werden, das auf beiden Seiten offen endet und nur mechanisch verstopft wird durch den vorspringenden Boden des Vorder- und Hinterdarmes, der über die betreffende Öffnung sich ausspannt. Der Involutionsprozeß, demzufolge die drei ursprünglichen Abteilungen des Darmes miteinander in Kommunikation treten und sich zu einem einzigen durchgängigen Kanal verbinden, bringt allerdings jene Membran zum Schwunde, welche den blinden Grund der zwei äußersten Teile ausmacht; der Mitteldarm an und für sich bleibt jedoch von demselben ganz unberührt.

Was die Art und Weise betrifft, wie die zwei Darmdrüsenblattstreifen bei der Anlage des Mesenterons vorgehen, kann ich auch für *Bombyx m.* bestätigen, daß sie zunächst am Ventralrande miteinander verschmelzen und erst nachträglich auch an den Seiten sich ver-

breitern, um allmählich dorsalwärts anzusteigen<sup>1</sup>. Ihre einzelnen Zellen haben anfangs zylindrische Gestalt. In dem Maße als die Epitheldecke aber nach unten und nach oben weiter vordringt, erscheinen die randständigen Elemente anfangs bedeutend niedriger und flacher, um erst später — sobald sie nach fortgesetzter Teilung dichter beieinander stehen — sich mehr zu strecken und zu verschmälern. Nicht anders könnten Schnitte, wie das in Fig. 5 abgebildete, erfaßt werden, wo der Mitteldarm *ms* eine in sich schon geschlossene und vom Dorsalgefäß *v.p* streng geschiedene Wandung besitzt, während sein epithelialer Überzug — mit Rücksicht auf Zahl und Größe der einzelnen Elemente — noch als sehr unvollständig bezeichnet werden muß. Übrigens verharrt auch bei weiter vorgeschrittener Entwicklung, und ganz besonders am Vorderende des Mesenterons, noch immer ein schwacher Hinweis auf die stattgefundene Verschmelzung der zwei bilateralen Rudimente. Man entnimmt es leicht der Fig. 8, welche, den Querschnitt einer kaum ausgeschlüpften Raupe darstellend, in der ventralen sowie in der dorsalen Medianlinie eine tief einspringende Depression der Mitteldarmwandung veranschaulicht.

Es ist weiter oben erwähnt worden, daß das Mitteldarmepithel bei seinem ersten Auftreten zylindrisch erscheint, daß es während seiner allmählichen Ausbreitung über die ganze innere Rohrwandung eine merkliche Abflachung erfährt, und daß es schließlich zur gestreckteren Form des Anfangs wieder zurückkehrt. Sehr auffallend ist es nur dabei, daß die Epithelkerne — und ich glaube, daß diese Besonderheit noch nirgends hervorgehoben worden ist — eine ganz eigne Verlagerung zeigen. Die ersten Elemente, welche den Ausgangspunkt der kontinuierlichen Epitheldecke bilden, sind zu kleinen, zerstreuten Gruppen vereinigt, welche untereinander keinen Zusammenhang besitzen. Solche Zellennester habe ich für den Embryo des Eichenspinners schon im Jahre 1870<sup>2</sup> beschrieben und abgebildet. Bei *Bombyx m.* wachsen diese Zellen heran und strecken sich in die Höhe, ohne noch eine fortlaufende Schicht abzugeben, indem hier und dort an den Schnitten kleinere Unterbrechungen bemerkt werden, wie sie in *ep* der Fig. 1 und 2 (aus einem Embryo nach 15 tägiger Bebrütung) deutlich gezeichnet sind. Während diese Lücken nun

<sup>1</sup> Nur in CARRIÈRE und BÜRGER (Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene im Ei. Abh. d. K. Leop. Carol. d. Naturf. Bd. LXIX. Halle 1897) findet sich eine gegenteilige Angabe vor.

<sup>2</sup> Beiträge zur Anatomie des *B. Yama-Mai*. — Sitzsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien, LXII, Fig. 13.

ausgefüllt werden — und der ganze Prozeß dauert nicht länger als höchstens zwei Tage! — erscheinen die Epithelkerne in doppelter fast regelmäßig alternierender Reihe angeordnet. Zwischen den gestreckten zylindrischen Zellen, deren Kerne hoch oben und nahe der freien Oberfläche liegen, tritt nämlich um diese Zeit eine neue Generation von massenhaften Elementen auf, welche einen beinahe ebenso großen Kern einschließen, dabei aber sehr arm an Plasma und von rundlicher Form sich erweisen. Ein näheres Eingehen auf die Erneuerungsprozesse, welche kurz vor den Larvalhäutungen im Epithel des Mesenterons stattfinden, wird uns sichere Grundlage darbieten, um zu schließen, daß die hier besprochene Erscheinung auf ähnliche Ursachen zurückgeführt werden muß. Unterdessen mag es genügen, hervorzuheben, daß der ganze Vorgang sehr rasch abläuft, und daß am letzten Tage vor der Ausbrütung das Epithel des Mitteldarmes schon aus einer zusammenhängenden, lückenlosen Lage zylindrischer Zellen besteht, in welchen der Kern mehr oder weniger den Mittelteil einnimmt, während ihre freie Seite deutlich gestreift erscheint und unterhalb des Bürstensaumes zahlreiche Tröpfchen einer stark lichtbrechenden homogenen Flüssigkeit sich ansammeln. Leere Becherzellen sind im Epithel noch nicht zu erblicken; auch fehlt bis jetzt noch jede Spur einer peritrophischen Membran im Innern des Ventrikels.

## II.

### Larvalphasen.

1. **Vorderdarm.** Die Differenzierung zwischen Pharynx und Oesophagus wird in der ausgeschlüpften Raupe immer schärfer. Der erstere nimmt geradezu das Aussehen eines tubularen Kanals an, der, nach innen durch eine dicke chitinogene Ausschwüzung geschützt, äußerlich von einer kräftigen Muskelschicht umgeben wird (*fy*, Fig. 10); letzterer begrenzt hingegen einen trichterförmigen, weiter oben dünnwandigen Raum und reicht mit seiner Cardiaklappe tief in das Innere des Mitteldarmes hinein. Wie kommt nun die Verbindung zwischen Vorder- und Mitteldarm eigentlich zustande? . . .

Ich habe im Vorhergehenden des breiteren auseinandergesetzt, wie im Embryo der blinde Grund des Vorderdarmes vom offenkundigen Mitteldarm umgriffen wird, der mit zugeschärftem Rande sich längs desselben von außen anschmiegt, während die beiderseitigen Mesodermhüllen sich ineinander verflechten (Fig. 7). Man

könnte sogar meinen, daß diese partielle Einführung des Vorderdarmes in die offene Mündung des Mitteldarmes die Bildung jener Ringduplikatur geradezu befördert, welche ich mit dem Namen Cardia unterschieden habe. Ist aber einmal der verdünnte Boden des Vorderdarmes geschwunden, so befindet sich der äußerste Saum des stehengebliebenen Epithels (*a.im*, Fig. 9) noch immer in genauer Apposition zum obersten Rande des mit zylindrischen Zellen ausgekleideten Mitteldarmes (*ep.i.m*). Bei weiterem Vorschreiten der Evolution gleiten aber beide Teile leicht auseinander; und wie es von Fig. 12 deutlich dargestellt wird, kommen die früher übereinandergestreiften Endringe nun nebeneinander zu stehen, so daß die letzten niedrigen Zellen des Vorderdarmes (*a.im*) von den ersten Zylinderelementen des Mitteldarmes (*ep.i.m*) unmittelbar gefolgt sind. Wir werden letztere später, am geeigneten Platze, näher berücksichtigen; hier müssen wir aber vor allem das Epithel des Vorderdarmes in Augenschein nehmen.

Obwohl die Zellen, die es zusammensetzen, alle ohne Ausnahme einen und denselben Ausgangspunkt haben, so erfahren sie doch noch während des Embryonallebens seitens innerer und äußerer Einflüsse so tiefe Modifikationen, daß sie in der Larve je nach ihrem Standplatze auch verschieden aussehen. Sie besitzen insgesamt die Neigung, cuticulare Bildungen auszusecheiden, und bei Annäherung einer Häutung sieht man überall eine zusammenhängende Membran sich ablösen (*ct.cs* in Fig. 13), welche Pharynx und Oesophagus durchsetzt, die Cardiaklappe an beiden Seiten lose überzieht und schließlich an der Basalschicht sich festsetzt, genau an der Stelle, wo die letzte Epithelialzelle des Vorderdarmes aufhört (*a.im*) und die erste des Mitteldarmes beginnt (*ep.i.m*). Dabei kann es dem Beobachter nicht entgehen, daß nicht nur die Cuticula in den verschiedenen Darmabschnitten ihr Aussehen ändert, indem sie im Pharynx ganz besonders verdickt und mit spitzen Zähnen bewaffnet erscheint, gefältelt den Oesophagus überzieht und ganz dünn über die Cardia hinwegstreicht, sondern daß die Epithelzellen selbst, von welchen sie erzeugt wird, ebenso an Form und Größe wechseln. Demgemäß besteht das Epithel des Pharynx aus kubischen Zellen mit rundlichem Kern. Im Oesophagus sind die einzelnen Elemente stark abgeflacht und enthalten einen anfangs kreisförmigen, aber ebenfalls platten Kern (Fig. 14), der in den späteren Altersperioden elliptisch wird (Fig. 15) und zuletzt sogar lappig auswächst (Fig. 16). Diese Zellen stehen übrigens nicht in einer Flucht nebeneinander

ausgebreitet, sondern weisen meist Falten und Runzeln auf, welche offenbar eine bedeutende Erweiterung des Kanals gestatten, sobald reichlichere Nahrungszufuhr dessen Wände auseinanderdrängt. Und selbst ihre Größe unterliegt ganz bestimmten Schwankungen. Denn nach Überschreitung des engeren Schlundes verhalten sie sich noch eine kurze Strecke fast unverändert; darauf werden sie allmählich flacher und breiter, um die trichterartige Erweiterung des Oesophagus zu überziehen; bewahren ungefähr die gleiche flächenhafte Ausbreitung über dem inneren Blatte der Cardiaduplikatur und verkleinern sich endlich in rascher Folge bis zur Größe von einfachen Embryonalzellen am obersten Rande des äußeren Blattes, wo unversehens die ersten zylindrischen Elemente des Magenepithels auftreten.

Nichtsdestoweniger muß man zugeben, daß, wenn auch im allgemeinen besagte Abstufung volle Geltung hat, zu gewissen Altersperioden der Abfall der breiten Pflasterzellen des Oesophagus zu den embryonalen Elementen des Cardiaringes doch viel langsamer sich scheinbar gestaltet. Vergleicht man untereinander Präparate, welche Larven verschiedenen Alters entnommen sind, so wird es ohne weiteres klar, daß die in Fig. 12 mit *a.im* bezeichneten embryonalen Zellehen langsam aber stetig während der ganzen Zeit, welche zwischen je zwei nachfolgenden Larvenhäutungen verstreicht, an Größe zunehmen (vgl. *a.im* in Fig. 13). Dieses Wachstum betrifft vorwiegend den protoplasmatischen Teil der Zellen, welche anfangs durch Mangel an Raum sich genötigt finden, vorübergehend kubische oder zylindrische Form anzunehmen, bis sie nicht in den Bereich günstigerer Verhältnisse gelangen, wo auch ihre flächenhafte Ausbreitung ermöglicht wird. Dadurch erreicht natürlich die ganze Epitheldecke der Cardiaklappe eine fortschreitende Zunahme ihrer Flächenausdehnung. Steht aber ein neuer Schlaf der Larve bevor, so wird jede weitere Vergrößerung in den anwachsenden Zellen sogleich sistiert; und dafür gibt sich in den jüngsten noch unveränderten Epithelelementen am äußersten Saume des Vorderdarmes (*a.im* Fig. 12) ein lebhafter Teilungsprozeß kund, der eine neue Generation von Epithelelementen erzeugt und oralwärts weiter schiebt, damit sie ihrerseits während der nächsten Altersperiode ebenso sich vergrößern mögen. Das Spiel wiederholt sich regelmäßig bei jeder kritischen Phase, und der ganze Vorderdarm erfährt dadurch eine stoßweise Zugabe von vergrößerungsfähigen Epithelelementen. Die Seidenraupe besitzt also ganz eigne Keimzellen, welche am äußersten Saume des Vorderdarmes, im Sinus der Cardiaklappe rund herum angeordnet,

dem sogenannten Imaginalringe entsprechen, den GANIN am Vorderdarme der Musciden entdeckt und KOWALEVSKY<sup>1</sup> näher beleuchtet hat. Von diesem Ringe embryonaler Zellen leiten besagte Forscher den Vorderdarm der Imago, des fertigen Insektes, nur ab; und ich werde nicht ermangeln, am geeigneten Platze mit den Einzelheiten des Vorganges mich zu befassen. Aber ich darf schon von diesem Augenblicke an behaupten, daß, unbeschadet jedwelcher Bedeutung für die histogenetischen Prozesse im Puppenalter, der sog. Imaginalring des Vorderdarmes auch bei den Larvenhäutungen als das eigentlich bestimmende Agens angesehen werden muß, indem ausschließlich durch seine Intervention jene periodisch auftretende Steigerung des Wachstums zustande kommt, welche ganz besonders an der Cardia sich bemerkbar macht. Dagegen halte ich es nicht für wahrscheinlich, daß die proliferere Tätigkeit des vorderen Imaginalringes noch weit jenseits der Cardia auf die Wände des eigentlichen Oesophagus zurückreiche. Hier habe ich allerdings ganz vergebens nach Teilungsfiguren in den Epithelzellen gesucht, welche die unleugbare Vergrößerung dieses Darmabschnittes einigermaßen rechtfertigen könnten. Aber die allgemeine Wachstumsenergie dieser Epithelzellen selbst reicht für eine befriedigende Erklärung vollkommen aus. Und wer die Figuren 14, 15 und 16 vergleicht, welche sich auf verschiedene Larven im Alter von 5, 15 und 25 Tagen mit Rücksicht auf einen und denselben Standplatz beziehen, wird leicht inne werden, daß die Vermehrung der Epithelzellen durch ihre progressive Vergrößerung vollständig ersetzt werden kann, ohne das Endresultat irgendwie zu beeinträchtigen.

Was den Muskelschlauch des Vorderdarmes anbetrifft, hätte ich denselben an dieser Stelle gar nicht besonders erwähnt, wenn meine Präparate einzelnen Angaben L. BLANCS<sup>2</sup> — der den Kopf der Seidenraupe zum Gegenstande einer sehr sorgfältigen Untersuchung gemacht hat — nicht widersprechen würden. BLANC unterscheidet am Pharynx zunächst eine Schicht längs verlaufender Muskelfasern und darunter Querfasern, welche, in dorsaler Region entspringend, die rechte oder die linke Hälfte des Rohres umfassen, um in der ventralen Medianlinie sich mit den von der entgegengesetzten Seite kommenden zu kreuzen und schließlich an der Basalmembran des

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschrift. Bd. XLV. 1887.

<sup>2</sup> La tête du *B. mori* à l'état larvaire. Laboratoire d'études de la soie. Lyon 1889—90.

Epithels zu endigen. Dieser Darstellung kann ich unbedingt zustimmen. Für den Oesophagus aber werden dem Muskelschlauche drei übereinanderliegende Schichten zugeschrieben, die so geordnet sein sollen, daß zunächst dünne Ringfasern dem Epithel unmittelbar aufliegen, darauf eine Hülle von schiefen Fasern folgt, welche die Seiten des Kanals umgürten, und daß zum Schluß Längsfasern verlaufen, die vom Pharynx dahin ausstrahlen. Wenn es sich nicht um eine zufällige Wortverstellung handelt, so müßte ich doch darauf bestehen, daß die Verteilung der kontraktile Elemente am Oesophagus sich mir anders ergibt. Denn ich finde an meinen Präparaten, daß der Epithelschlauch zuerst von ganz dünnen längsgerichteten Ausstrahlungen überzogen wird; daß von innen nach außen in zweiter Reihe eine Schicht kräftiger, zirkulär oder vielmehr spiralg angelegter Fasern kommt, welche breite Zwischenräume frei lassen; und daß ganz oberflächlich die trichterartige Erweiterung der Speiseröhre von weit auseinander liegenden Längsfasern durchzogen erscheint, die an der Muskelhaut des Mitteldarmes sich verlieren.

2. Mitteldarm. Bekanntlich zeichnet sich das Ventrikel von *B. mori* im Larvenzustande dadurch aus, daß es gar keine besonderen Drüsenapparate besitzt. Streng genommen stellt es nur einen einfachen tubularen Sack aus kontraktilem Gewebe vor, welcher von einem Zylinderepithel innen überzogen ist. Während aber im reifen Embryo, der sich eben anschickt, die hornige Eischale zu durchnagen, dieses Epithel durchgehends aus ähnlichen Formelementen zu bestehen scheint, da sie ja alle gekernt, zylindrisch gestreckt und mit Bürstensaum versehen sich erweisen<sup>1</sup> (Fig. 18), begegnet man hingegen einer großen Mannigfaltigkeit in Form, Lichtbrechung und Färbbarkeit bei den Elementen, welche es im Larvenstadium zusammensetzen. Dieselben zeigen sich in der Tat zuweilen schmal und lang, zuweilen aber breit und kurz; ihr Kern, schwach ovoidal geformt und ziemlich chromatinarm, liegt bald im unteren Drittel des Zellkörpers, bald erhebt er sich gegen dessen freie Fläche mit aufgetriebenem Kopfe und konisch verschmälertem Schwanzende; hier bewahrt das Cytoplasma ein durchscheinendes, nur leicht granulöses Aussehen, dort ist es von colloiden Tröpfchen durchsetzt, welche zumeist sich oberhalb des Kernes ansammeln, nicht selten aber auch unterhalb desselben reichen; häufig löst sich stellenweise der streifige

<sup>1</sup> Wenn ich nicht irre, hat EDINGER zuerst, und zwar für Fische angegeben, daß im embryonalen Darne das Epithel noch keine Becherzellen enthält. — MAX SCHULTZES Arch. XIII, 1886.

Zellensaum in wahrhaftige Stäbchen auf, welche kurz oder lang, starr oder wellig gebogen, zu Bündeln geordnet oder wirr durcheinander geworfen erscheinen können; anderswo ist derselbe Zellensaum durch eine blasse Streifung kaum angedeutet, welche den obersten Teil des Zellkörpers gewissermaßen mit dicht ausgehöhlten Wegen und Kanälchen, behufs Ausführung eines halbfüssigen Inhalts durchsetzt; oder man findet endlich, daß der gestreifte Saum ganz verschwunden ist und die ganze freie Fläche der Zelle sich immer mehr vorbaucht, bis ein verflüssigter Teil ihres Körpers in Gestalt von rundlichen Tropfen sich losmacht und fortgeschwemmt wird. Überall aber, mögen sie zerstreut in einzelnen Exemplaren vorkommen oder die überwiegende Mehrzahl ausmachen, mag eine dicke fleischige Theca sie begrenzen oder eine dünne schwindende Hülle, mögen sie in ihrem Innern schon ganz leer stehen oder noch einen Rest von Cytoplasma mit und ohne Kern beherbergen, überall begegnet man offenen Becherzellen, d. h. Zellen, welche ihren Inhalt ganz oder nur zum Teil verflüssigt und in Form von dicken, stark lichtbrechenden Tropfen ausgeschieden haben.

Zur genauen Beschreibung aller aufgezählten Veränderungen, sowie der noch viel zahlreicheren Fälle, welche gleichsam als Verbindungsglieder zwischen die Einzelstufen der Gesamtreihe sich einfügen, würden wohl ganze Bände nicht ausreichen, wie es übrigens die schon bestehende Literatur über Becherzellen reichlich beweist. In Anbetracht des besonderen Zweckes, der meinen Untersuchungen oblag: zu bestimmen nämlich, ob und inwieweit jene Bildungen durch genetische Beziehungen einander verwandt sind, würde eine so lange und mühselige Arbeit weit über das Ziel hinauschießen. Ich will mich daher möglichst kurz fassen.

Die schon angeführte Tatsache, daß bei *Bombyx m.* das embryonale Mitteldarmepithel nur aus typischen, einander ganz ähnlichen Zellen besteht, während im larvalen Zustande dasselbe eine große Mannigfaltigkeit der Form und des Inhaltes darbietet — diese Tatsache an und für sich ist allerdings schon geeignet, dem Verdachte Vorschub zu leisten, daß die typischen Zellen des noch untätigen embryonalen Mitteldarmes ein ursprüngliches Produkt des Evolutionsganges darstellen, die abweichenden Formen der späteren Larvenperioden hingegen einem sekundären Zustande entsprechen, der aus dem embryonalen direkt hervorgegangen sei. Deshalb wird es wohl noch niemandem einfallen, den Beweis als vollkommen erbracht anzusehen. Denn um solche Schlußfolgerung hinfällig zu machen, würde es z. B.

genügen, daß die im embryonalen Mitteldarme vorhandenen Epithelzellen sich auch bei den Larven unverändert, als persistierende Elemente, erhielten, was nicht ausschließen würde, daß daneben, und von ersteren ganz unabhängig, später auch verschiedene andre Zellenarten auftreten möchten, wie sie eben den früher beschriebenen Modalitäten entsprechen.

Ist aber ein solches Nebeneinanderbestehen denkbar? . . . Die Gefräßigkeit der Larve von *B. mori* ist geradezu sprichwörtlich. Und wenn man bedenkt, daß letztere in einem kurzen Zeitraume von kaum 30 Tagen ihr Anfangsgewicht ungefähr 800mal verzehnfacht, so sind wahrlich keine weiteren Ausführungen nötig, um ihre wunderbare Assimilationsfähigkeit ins rechte Licht zu stellen! Nun kann es keinem Zweifel unterliegen, daß eine so fabelhafte Arbeitsleistung nicht ohne entsprechende Abnützung der dabei verwendeten Werkzeuge vor sich gehen kann; man stelle sich nur vor, welche enorme Quantität Verdauungssaft von den Zellen des Mitteldarmes bereitet und ausgeschieden werden muß, um aus dem verschlungenen Futter so viel Nahrungsstoffe auszuziehen und resorptionsfähig zu machen, daß sie zur Bildung und Ablagerung einer solchen Gewichtsmenge lebender Substanz genügen! Und in der Tat, wenn man das Untersuchungsmaterial so anordnet, daß unter das Mikroskop eine ununterbrochene Reihenfolge von Präparaten gelangt, die dem Mitteldarme von Larven aufsteigenden Alters entnommen sind — also von Larven, welche im ersten, zweiten und dritten Lebensstadium stehen, und so fort bis zur erreichten Spinnreife —, so kann man sich der Überzeugung nicht erwehren, daß innerhalb der kurzen Spanne Zeit, welche je einer Altersperiode zukommt, schließlich alle Epithelzellen des Mitteldarmes der Verwandlung zu offenen Tüten unterliegen müssen.

Es ist also nicht zulässig, bei der Larve von *B. mori* die sogenannten protoplasmatischen Zellen des Mitteldarmes von den secernierenden zu trennen und sie als besondere Bildungen bleibenden Charakters anzusehen.

Will man sich Rechenschaft verschaffen, wie es kommen möge, daß in verschiedenen Altersperioden an einem und demselben Standplatze ganze Epithelzonen bald unter dem Bilde rein protoplasmatischer Zellen erscheinen, bald die Erkennungszeichen von schleimbildenden Zellen an sich tragen, zuweilen Vertreter beider Gattungen in wechselndem Verhältnisse durcheinander aufweisen, oder gar leere Becherzellen in großer Überzahl, so ergibt sich als annehmbarste Folgerung doch immer die, daß die protoplasmatischen Elemente nur

vorübergehende Bildungen darstellen, welche die Bestimmung gemein haben, nach einer Reihe eigener chemischer Veränderungen in secernierende Organe und darauf in offenstehende Becher sich zu verwandeln. Der besondere Name, der ihnen beigelegt wird, würde demnach nur für eine einzelne unter den verschiedenen Entwicklungsphasen bezeichnend sein, welche alle Epithelzellen des Mitteldarmes ohne Ausnahme durchmachen müssen.

Die Becherzellen selbst aber, in welchen meiner Ansicht nach nur die zerfallenden Überreste der tätigen Epithelzellen des Mitteldarmes erblickt werden sollen, — sind dieselben auch immer und überall gleich untereinander? . . .

Wir dürfen hier nicht vergessen, daß die noch unveränderten Epithelzellen des larvalen Magens schon von Anfang an zuweilen sehr verschieden aussehen können. Es kommt z. B. ganz regelmäßig vor, daß der Schlauch des Mitteldarmes an seinen beiden Endmündungen einen Überzug von besonders hohen aber schmalen Zellen trägt, welche nur stufenweise — und zwar viel rascher am Vorderende als am Hinterrande — gegen die Mittelportion abfallen, wo breite und niedrige Elemente in hohem Grade vorherrschen. Man vergleiche z. B. in Fig. 22 die drei mit *a*, *b* und *c* bezeichneten Zellengruppen, welche eben dem Vorderrande bzw. dem Mittelstücke und dem Hinterrande des Mitteldarmes entnommen sind.

Abgesehen von mannigfaltigen inneren Einflüssen, die hier nicht in Betracht kommen, mag dabei ohne Zweifel schon der dünnere oder dichtere Stand der Epithelkeime hinreichen, um die Prävalenz einer bestimmten Dimension über alle andern zu begünstigen.

Ferner kann auch der Bürstensaum sehr merklich von Stand zu Stand abwechseln. Im allgemeinen erscheint er höher in langen und schmalen Zellen, wird dagegen viel unansehnlicher, wo der Zellkörper niedriger bleibt und mehr in die Breite sich verzieht. Die Streifung selbst ist häufig so scharf ausgeprägt, daß das Auge des Beobachters sie ohne Mühe in wahrhaftige Stäbchen oder Cilien zerlegt, während andre Male die einzelnen Streifen nur in nächster Nähe der freien Zellenfläche als verschwommene Konturen erkennbar werden. Meistens empfängt man aber doch den Eindruck, daß es sich um einen besonderen Besatz handle, der bis zu einer gewissen Tiefe im Cytoplasma selbst steckt. Ob solcher Eindruck einen materiellen Sachverhalt zur Grundlage hat, oder ob er nicht vielmehr von einer eignen Verteilung feiner Granulationen abhängt, die sich da zu parallelen Reihen nebeneinander anordnen, will ich

ganz unerörtert lassen. Jedenfalls hat nach meinem Dafürhalten die Meinung RABLS<sup>1</sup> viel für sich, daß die Stäbchen des Bürstensaumes eine unmittelbare Fortsetzung der Filarmasse darstellen, von der am gegebenen Orte die Interfilarmasse größtenteils entfernt worden sei. Und denke ich auch, daß eine solche Scheidung leicht durch rein mechanische Ursachen zustande kommen muß, wie sie etwa durch die fressende Reibung ganz schwacher Strömungen gegeben sein könnte, die sich vom Kern aus gegen die freie Oberfläche der Zelle bewegen.

Ebensowenig darf es wundern, wenn die Abweichungen im allgemeinen Aussehen der Zellen, von entsprechenden Veränderungen in der Form und in der Größe der Kerne begleitet einhergehen. Letztere pflegen in den breiten und niedrigen Elementen des medianen Mitteldarmes ganz besonders ansehnliche Dimensionen zu erreichen. Sobald die Zelle zur Sekretion sich anschiekt, rückt der Kern der freien Fläche näher und verhält sich gewissermaßen wie eine halbgefüllte Blase, welche, innerhalb einer dichten Flüssigkeitssäule, zum Aufsteigen gebracht, sich oben infolge des begegneten Widerstandes abflacht, — dabei den weniger beweglichen Teil ihres Inhaltes in Gestalt eines spitz auslaufenden Konus nachschleppend (Fig. 23, 24, 25). Ist dagegen die Zelle infolge vorausgegangener Sekretionsprozesse schon teilweise geleert und abgetragen, so erscheint der Kern, welcher von der Sekretmasse nicht mitgerissen sein sollte, wie geschrumpft und eingesunken (Fig. 28).

Als ob die Veränderlichkeit, welche unter Einwirkung solcher vorwiegend mechanischer Einflüsse an den äußeren Merkmalen sich kundgibt, nicht genügte, muß aber noch hinzugefügt werden, daß an verschiedenen Standplätzen des Mitteldarmes die Epithelzellen sogar den Farb- und Fixierungsstoffen wechselndes Verhalten entgegenbringen. Es ist sehr zweifelhaft, ob unsre heutigen Kenntnisse in der mikrochemischen Analyse zu einem wirklich fruchtbringenden Studium auf diesem Felde ausreichen würden. Daraus geht aber nicht hervor, daß jede Erscheinung, welche sich zu einer klaren Deutung noch nicht eignet, ganz einfach außer acht gelassen oder übersehen werden soll. Die FLEMMINGSche Lösung eignet sich z. B. sehr mangelhaft für histologische Untersuchungen des Mitteldarmes, indem sie eine mehr oder weniger tiefe Schwärzung der Epithelzellen verursacht, welche viele Einzelheiten der Struktur verwischt.

<sup>1</sup> Zellen und Zellteilung. Morpholog. Jahrbuch X.

Aber nichtsdestoweniger ist es sehr belehrend, den Mitteldarm der Seidenraupe in toto damit zu behandeln. Denn man wird dabei mit dem ersten Blick gewahr, daß der Grad jener Schwärzung mit der Ubikation der Epithelzellen zusammenhängt, so daß bei Durchmusterung der aufeinander folgenden Magenabschnitte dieselbe von vorn nach hinten allmählich abnimmt und dabei von der braunen Farbe, die sie dort zeigte, hier nach und nach mit abgestuftem Übergange einen Stich ins Violette annimmt. Sollte man nicht an eine derartige Modifikation des Epithels glauben, daß dessen Elemente im hintersten Drittel des Mitteldarmes immer geringere Mengen Schleimsubstanz in ihrem Innern produzieren und dafür irgend einen andern Stoff in wachsender Proportion absondern, der dem Verdauungsprozesse zugute kommt?<sup>1</sup> . . .

---

<sup>1</sup> Unter den zahlreichen Forschern, welche auf diesem Felde gearbeitet, ruht der Streit über die Beziehungen zwischen Zylinderepithel und Becherzellen noch immer nicht. Nach EDINGER (Über die Schleimhaut des Fischdarmes usw. Arch. f. micr. Anat. XIII) stammen letztere vom gewöhnlichen Epithel ab, in dem sie sich sowohl während des Lebens als auch nach dem Tode bilden können; eine einfache Arbeitsteilung würde daher ihre Differenzierung bedeuten.

Aus dem Umstande, daß Becherzellen zuweilen noch Überreste eines Bürstensaumes an sich tragen, schließt NIKOLAI TRINKLER (Arch. f. micr. Anat. XXVII), daß dieselben mit modifizierten Zylinderzellen identifiziert werden müssen.

JOH. FRENZEL (Einiges über den Mitteldarm der Insekten, sowie über Epithelregeneration, Bonn 1886) hält Zylinderzellen und Schleimzellen für ganz verschiedene Bildungen. Letztere sollen von Anfang an viel kleiner sein, aber sich lebhafter regenerieren.

J. H. LIST (Über Becherzellen, Arch. f. mikr. Anat. XXVII) gibt zu, daß unter dem Einflusse gewisser Reagenzien aus den gewöhnlichen Epithelzellen becherartige Bildungen immer entstehen können. Aber derartige Kunstprodukte seien mit den wirklichen Becherzellen nicht zu verwechseln, welche ab initio im Epithel vorkommen. Diese wirklichen Becherzellen sind als spezifische Bildungen aufzufassen, selbst wenn sie epitheliale Abkömmlinge darstellen sollten, da ihre Umwandlung nicht ohne tiefe physiologische Veränderungen einhergehen kann.

SAM. C. NEEDHAM, dessen Arbeit (The digestive Epithelium of Dragonfly Nymphs, Zool. Bull. Vol. 1. No. 2, Boston 1897) ungefähr zu gleicher Zeit mit der italienischen Ausgabe meiner eignen Befunde erschienen ist, leitet alle Epithelzellen von den Nestern der Keimzellen ab, deren Abkömmlinge an Größe zunehmen, nach und nach bis zur freien Oberfläche gelangen, einen Bürstensaum erhalten, secernieren und zugrunde gehen. Während nach meinen Beobachtungen aber die Teilungen der Keimzellen in obengenannten Nestern nur periodisch bei Annäherung eines Häutungsprozesses stattfinden, meint NEEDHAM, daß dieselben durch Sekretion und Zerfall der nächststehenden reifen Epithelzellen zu jeder Zeit ausgelöst werden. Nur von MÖBUSZ (Über den Darmkanal der *Anthrenus*-Larve nebst Bemerkungen zur Epithelregeneration, Arch. f. Naturg.,

Wie dem auch immer sei, und ohne ja in Abrede stellen zu wollen, daß nebst mechanischen auch chemische Ursachen dazu beitragen mögen, das biologische Verhalten des Mitteldarmepithels innerhalb gewisser Grenzen zu beeinflussen, muß ich jedenfalls mit vollem Nachdrucke darauf bestehen, daß alle Elemente desselben, ohne Ausnahme, ihren Inhalt als Sekret ausscheiden und dabei sich zu offenen Bechern umwandeln, welche ihrerseits nach kurzer Zeit zugrunde gehen und dahinschwinden.

Man muß allerdings zugeben, daß diese Becherzellen nicht immer ein und dieselbe stereotype Form wiedergeben, nachdem die unversehrten Zellen, von denen sie abstammen, ja auch bis zu einem gewissen Grade voneinander abweichen können.

Wir finden sie mit weitklaffender Mündung versehen, wo sie von andern Zellen umgeben sind, die einen guten Teil ihres Inhaltes schon nach außen entleert haben (Fig. 27 und 31); zuweilen führen sie nur ein enges und längeres Kanälchen, wenn ringsherum andre Elemente sie bedrücken, welche in ihrer oberen Portion stärker aufgequollen sind (Fig. 24 und 26); sehr häufig erscheinen sie am Fußende bauchig, wenn infolge dickerer Wände die Tüte dem Seiten-

---

63. Jahrg. 1897) ist ebenfalls die Ansicht bestimmt ausgesprochen worden, daß während jeder einzelnen Häutung nämlich das Mitteldarmepithel vollständig regeneriert wird.

W. BIEDERMANN (Beiträge zur vergl. Phys. der Verdauung, PFLÜGERS Arch. f. d. ges. Ph. Bd. LXXII, 1898), D. N. VOINOV (Récherches physiolog. sur l'appareil digest. et le tissu adipeux des larves des Odonates, Bull. Soc. Sc. Bucarest VII, 1898) und NASSONOW (Über den Bau des Darmkanals bei den Insekten, Zool. Labor. der Univ. Warschau, 1898) stimmen in der Annahme überein, daß alles Mitteldarmepithel secerniert, daß es nach beendiger Sekretion abgestoßen und schließlich durch neugebildete Zellen ersetzt wird.

A. NAZARI (Ricerche sulla struttura del tubo digerente e sul processo digestivo del *B. mori* allo stato larvale, Lab. d. Anat. Norm. alla R. Università di Roma 1899) leitet die Becher von zylindrischen Epithelzellen ab, meint aber, daß dieselben durch eine ganze Altersperiode zu funktionieren fortfahren. Dieser A. beruft sich wiederholt auch auf meine Arbeit über postembryonale Entwicklung des Verdauungskanal, scheint aber meine Angaben über die larvalen Häutungen des Mitteldarmes ganz übersehen zu haben, da er behauptet, daß in der Literatur nirgends eine Beschreibung derselben zu finden ist.

SANDOR ABONYI (Morph. und Physiol. Beschreibung des Darmkanals der Honigbiene, Allattani Közlemenyek II, Budapest 1903) unterscheidet im Mitteldarme Keim-, Resorptions- und Drüsenzellen. Die ersteren sollen in ununterbrochener Mitosis sich befinden, die zweiten tragen einen gestreiften Saum, die dritten sind an ihrer Vacuolisierung erkennbar; alle drei Arten haben aber gemeinsamen Ursprung und durchlaufen schließlich dieselben Entwicklungsstadien.

drucke dort besser zu widerstehen vermag; nicht selten bewahren sie auch die zylindrische oder prismatische Form ihrer Stammzellen, wenn der Sekretionsvorgang ruhigen, gemessenen Verlauf genommen hatte (Fig. 22).

Die Entstehungsbedingungen und Lageverhältnisse der Epithelzellen beeinflussen nicht minder die Art und Weise wie ihre Funktionstätigkeit sich äußert. In den vorderen Zonen des Mitteldarmes, wo sie gleichförmiger und ebener nebeneinander stehen, weil hier tiefere Faltungen des Muskelschlauches gewöhnlich fehlen, beobachtet man häufig bei beginnender Sekretion, wie nur ganz kleinwinzige Tröpfchen den Bürstensaum durchsetzen, ohne ihn irgendwie zu verwirren. Oder es steigen auch größere Kügelchen aus den einzelnen Zellen wiederholt empor, aber dann erscheint der gestreifte Zellen-saum ganz ausgehoben oder in Stäbchen zerlegt, und aus dem Zellenkörper gähnt eine der stattgehabten Sekretion entsprechende Höhlung entgegen (Fig. 19 und 23).

Im Mittelstück des Darmes verläuft der Sekretionsvorgang meist rascher und ausgiebiger, mit direkter Teilnahme des Kernes<sup>1</sup>. Die Entleerung des Sekrets findet hier so gewaltsam statt, daß der aufgequollene, schon nahe der freien Oberfläche gelangte Kern fast unausbleiblich mitgerissen wird. Und so bleibt nur eine dickwandige leere Tüte zurück, welche häufig noch vor ihrem vollen Zerfalle abgehoben und ausgestoßen wird, sowie unter derselben neue Ersatzelemente in größerer Zahl aufkommen (Fig. 26 *cl*); oder sie bleibt an Ort und Stelle haften, wenn kein Nachschub drängt, um zuerst sich zu verkleinern (Fig. 24 *cl*), darauf allmählich zu lang ausgezogenen colloiden Tropfen zu verschmelzen (Fig. 28), und endlich ganz dahin zu schwinden.

Im hintersten Abschnitte des Mitteldarmes hingegen kehrt eine

---

<sup>1</sup> Im Jahre 1853 beschrieb DONDERS für den Darmtractus Epithelzellen mit zwei Kernen, von welchen der eine, größere, der freien Fläche näher stehen und zur Elimination bestimmt sein sollte, während der kleinere seinen Platz nicht verließ. PANETH (Über d. secernierenden Zellen d. Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat. XXXI, 1888) glaubt annehmen zu dürfen, daß der auszustoßende Inhalt der Schleimthea mit dem ersteren der zwei vermuteten Kerne verwechselt wurde und der zweite derselben dem wirklichen Kerne entsprach. Meinerseits muß ich darauf verweisen, daß bei der Larve von *B. mori* im Mittelstück des Magens die Schwellung und der schließliche Austritt des Kernes eine fast konstante Erscheinung bilden; und daß die Gegenwart einzelner Ersatzzellen in nächster Nähe der Schleimthea sehr leicht zu bedauerlichen Verwechslungen Anlaß geben kann.

ruhigere, mehrmals abgesetzte Sekretion wieder: so daß die äußere Form der schon geöffneten Zellen anfangs gar keine Veränderung erleidet und ihr Kern in situ verharnt, bis nicht alles degeneriert und verfällt (Fig. 21 *nr*). Es kann aber zuweilen vorkommen, daß eine gewisse Sekretionstätigkeit selbst in Ersatzzellen sich kundgibt, welche in ihrer aufsteigenden Bewegung die freie Fläche des Epithels noch lange nicht erreicht haben; und es ergeben sich dann Becherzellen, welche durch die außerordentliche Länge ihres Fußes sogleich auf fallen.

Nach alledem kann ich nur der festen Überzeugung Ausdruck geben, daß in der Larve von *B. mori* die Becherzellen weder permanente und stabile Bildungen darstellen<sup>1</sup>, noch einer solchen Erneuerung fähig sind, daß ihre ausgetretenen Bestandteile ersetzt und das Aussehen einer unversehrten Zelle wieder hergestellt werden könnte<sup>2</sup>.

Trotz der fabelhaften Schnelligkeit, mit welcher das Wachstum der Larve im allgemeinen und jenes des Mitteldarmes im besonderen

<sup>1</sup> Das wäre die Anschauung LEYDIGS, der die Becher als wirkliche einzellige Drüsen ansieht und deren Ausführungsgang in die innere Aushöhlung des Organs verlegt. Auch F. E. SCHULZE (Epithel und Drüsenzellen. Arch. f. mikr. Anat. III) beurteilt sie von demselben Standpunkte aus.

<sup>2</sup> Mit Bezug auf die Fähigkeit, mehr oder weniger anhaltend zu secernieren, sei noch angedeutet, daß PANETH (Über d. secernierenden Zellen d. Dünndarmepithels. Arch. f. mikr. Anat. XXXI) es nicht für unmöglich hält, die Becherzellen mögen zu gewöhnlichen Epithelzellen sich wieder umgestalten, aber keinesfalls zugibt, daß sie nach stattgehabter Sekretion zugrunde gehen sollen; während nach VOINOW (Recherches sur l'appareil digestif etc. Bull. Soc. Sc. Bucarest VII) die Epithelzellen auch mehrmals secernieren können, aber schließlich doch zugrunde gehen.

Eine fortgesetzte Sekretionstätigkeit seitens derselben wird auch von BIZZOZERO angenommen (Über d. schlauchförmigen Drüsen des Magen-Darmkanals. Atti della R. Accademia delle Scienze di Torino 1892 und 1893; Arch. f. mikr. Anat. XLII), welcher schleimbildende (chromatophile) und protoplasmatische Zellen streng voneinander unterscheidet, ohne deshalb auszuschließen, daß die einen wie die andern einen gemeinsamen Ursprung aus indifferenten Keimen haben könnten.

Dagegen schreibt CLOËTTA (Beiträge z. mikr. Anat. des Vogeldarmes. Arch. f. mikr. Anat. XLI) den Becherzellen die Eigenschaft zu, daß sie nur ein für allemal zu secernieren imstande sind.

In weitere Einzelheiten bezüglich der Drüsennatur der Becherzellen, soweit sie mit dem Gegenstande dieser Arbeit nicht unmittelbar zusammenhängen, kann ich mich nicht einlassen, und muß für dieselben auf die fleißige Zusammenstellung der einschlägigen Literatur verwiesen werden, welche LIST (Über Becherzellen) im Archiv f. mikr. Anat. XXVII besorgt hat.

vorschreitet, verändern die einzelnen Mitteldarmepithelzellen ganz merkwürdigerweise ihre Dimensionen gar nicht oder nur in sehr bescheidenem Maße. Man vergleiche untereinander die zwei Figuren 18B und 32, welche einerseits einem noch nicht ausgetragenen Embryonen und andererseits einer spinnreifen Raupe entnommen sind. Und wenn man bedenkt, daß beide unter gleicher Vergrößerung gezeichnet wurden, so wird man mit Berücksichtigung der auch sonst in einem und demselben Darne von Zelle zu Zelle vorkommenden Abweichungen (siehe der Reihe nach die Fig. 19, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31 und 32) zugeben müssen, daß niemand so geringe Größenunterschiede a priori vermutet hätte. Was die Höhe des Epithels anbelangt, so ist sie wirklich fast ganz unverändert geblieben; und doch ist das Gesamtgewicht der Larve beinahe um das 10000fache unterdessen gestiegen.

Jedenfalls steht die Tatsache fest, daß die einzelnen Epithelial-elemente bei weitem nicht in demselben Verhältnisse zu wachsen fortfahren, als die Ausdehnung des Mitteldarmes zunimmt, und daß sie daher nicht imstande sind, je eine größere Wandpartie mit ihrer Grundfläche zu belegen, wie es hingegen im Vorderdarne erwiesenermaßen der Fall ist. Da sie ferner den obigen Ergebnissen zufolge nicht länger am Leben bleiben als es einer Altersperiode der Larve, d. h. einem Zeitraume entspricht, der zwischen je zwei Häutungen verfließt, so wird es zur unumgänglichen Forderung, daß die Natur für eine reichliche Produktion neuer Epithelzellen Sorge, damit nicht nur die verbrauchten Elemente genügenden Ersatz finden, sondern auch durch ununterbrochene Vermehrung des Nachwuchses eine vollständige Auskleidung der in fortgesetzter Erweiterung begriffenen Magenwände dennoch ermöglicht werde.

Nun darf man sich nicht vorstellen, daß die typischen, schon ausgebildeten Epithelzellen die Fähigkeit besitzen, an und für sich eine zahlreiche Nachkommenschaft zu erzeugen. So sehr auch FRENZEL (Einiges über den Mitteldarm der Insekten. Arch. f. mikrosk. Anat. Bd. XXVI) das Gegenteil behauptet, und sogar des weiteren ausführt, wie im larvalen Mitteldarme der Lepidopteren sowohl die zylindrischen als auch die schleimbildenden Zellen sich ausschließlich auf amitotischem Wege vermehren, da ja wegen Mangel an jeglichem Netzwerke in den Jugendkernen eine Karyolyse zu den Unmöglichkeiten gehöre, muß ich doch erklären, unter Tausenden von Präparaten nicht ein einziges Mal ausgebildete, typische Epithelzellen mit sicheren Merkmalen, sei es direkter, sei es in-

direkter Teilung, angetroffen zu haben. Deshalb wäre ich nicht abgeneigt, an denselben jedwelchen Teilungsprozeß geradezu auszuschießen. Aber selbst zugegeben, daß hier und dort einzelne derartige Fälle sich dennoch ereignen mögen, muß jeder einsehen, daß dieselben nicht genügen können, um für die Abschuppung des gesamten Mitteldarmepithels Ersatz zu bieten. Zu dem Zwecke kann offenbar nur eine Massenproduktion neuer Elemente dienen, welche sich von Zeit zu Zeit wiederholt. Und das ist es eben, was jeder Beobachter festzustellen vermag, der sich die Mühe nimmt, ganze Präparatenreihen von in abgestufter Altersfolge geordneten Larven systematisch durchzuarbeiten.

In der bahnbrechenden Arbeit M. GANINS über postembryonale Entwicklung der Musciden, welche, in russischer Sprache verfaßt (Warschau 1876), meist nur so weit bekannt ist als die fragmentarischen Übersetzungen reichen, die s. Z. VON HOYER, VIALLANES und KOWALEVSKY wiedergegeben wurden, sind einzelne Keimzellen beschrieben, welche, zur Zeit der Verpuppung in der ganzen Ausdehnung des Mitteldarmes zerstreut auftretend, gleich darauf in Proliferation geraten sollten, um das imaginale Epithel desselben zu liefern. KOWALEVSKY bestätigte in seinen Beiträgen zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden (s. diese Zeitschr., XLV. 1887) die Entdeckung GANINS und vervollständigte sie, indem er zeigte, daß die betreffenden Imaginalkeime auch in ganz jungen Larven gefunden werden und deshalb nicht erst bei der Umwandlung zur Puppe entstanden sein können. Es sei mir gestattet, an dieser Stelle auch zu erwähnen, daß dieselben Keimzellen — ohne aber ihre Bedeutung für die nachfolgenden Evolutionsvorgänge zu erkennen — schon lange vorher in meinen Beiträgen zur Anatomie des *B. Yama-Mai* (Sitz.-Ber. der K. K. Akad. d. Wiss. Wien 1870, S. 12) für Embryonen des Eichenspinners beschrieben und abgebildet worden waren<sup>1</sup>.

Ganz ähnliche Nester von Keimzellen liegen nun auch bei der Seidenraupe zwischen Epithel und Muskelschlauch des Mitteldarmes in zerstreuter Ordnung angebracht. Sie fehlen weder beim Embryo, noch während des larvalen Lebens; aber sie sind nicht immer gleich ausgeprägt und werden nur zeitweise deutlich. Darin verhalten sie

<sup>1</sup> . . . »während das Epithel des Blind- und Dickdarmes fertig erschien . . . ergaben sich auf der inneren Oberfläche des Magens nur zerstreute Nester rundlicher Zellen, welche offenbar aus einzelnen Mutterzellen hervorgegangen waren (s. Fig. 13) . . . .«

sich ungefähr wie die sog. Peritonealzellen der Tracheen, welche bald nach jeder Häutung das Vermögen, Farbstoffe aufzunehmen, einbüßen und vom Auge des Mikroskopikers deshalb meist ganz übersehen sind, während bei Annäherung eines neuen Häutungsprozesses — noch bevor ihre lebhaften Teilungen beginnen — sie ohne Schwierigkeit sich färben lassen und hiermit auch wieder kenntlich werden. Ebenso treten die Keimnester des Mitteldarmes mit jeder angehenden oder überstandenen Häutung regelmäßig vor und zurück. Und da eine solche auf- und absteigende Schwankung sich auch am Embryo, kurz vor seinem Ausschlüpfen, kund tut, dürfte man wohl, selbst in Ermanglung jedes andern Beweises, schon daraus auf die wirkliche Existenz einer intraovulären Häutung mit an Gewißheit grenzender Wahrscheinlichkeit schließen. Es ist wohl nur der dabei erwachenden Vermehrungstätigkeit der Keimzellen zuzuschreiben, daß bei bevorstehender Ausbrütung der Eier im Mitteldarmepithel des nahezu fertigen Embryo eine doppelte Reihe Kerne zum Vorschein kommt, wie es auf S. 533 schon angedeutet wurde (s. auch Fig. 1 und 2 *ep*).

Im Laufe des larvalen Lebens werden diese periodischen, den Häutungen kurz vorangehenden Tätigkeitsäußerungen noch viel augenfälliger. Der Kürze halber will ich mich aber darauf beschränken, nur drei verschiedene Evolutionsphasen der besagten Keimnester mit der Zeichnung wiederzugeben, indem ich sie Präparaten junger Räupehen entnehme, die sich zur ersten Häutung anschicken. In Fig. 34 (einer Larve entsprechend, welche den dritten Lebenstag überschritten hat) sieht man die Muskelhaut des Mitteldarmes mit ganz kleinen, aus zwei oder höchstens drei noch blassen, aber sonst gut differenzierten Elementen bestehenden Inselchen (*ng*) besät. Fig. 35 bezieht sich auf ein Räupehen im fünften Lebenstage und zeigt, daß die Zahl der Elemente, aus welchen die einzelnen Inseln oder Nester (*ng*) sich zusammensetzen, unterdessen auf sechs bis zehn gestiegen ist. Die Kerne derselben erscheinen wohl infolge der überstandenen Teilungen etwas verkleinert, das Cytoplasma scheint aber dafür eher gewachsen zu sein und nimmt leicht Färbungen an. In den zwei Nestern, welche Fig. 36 darstellt (aus einer Raupe, welche eben in den ersten Schlaf verfällt), ist der Teilungsprozeß noch viel weiter gediehen, so daß über je 20 Elemente nun beisammenstehen, und sich vorwiegend nach den Seiten auszubreiten beginnen. Ist die Zahl von 25—30 Elementen für je ein Nest erreicht, so steht — wenigstens vorübergehend — der Teilungsvorgang still. Aber die

aus ihm verkleinert hervorgegangenen Zellen benutzen die Pause nicht allein, um allmählich die Größe ihrer Voreltern wieder zu erlangen, sondern sie wachsen noch darüber hinaus, heben sich vom Muskelschlauch ab, drängen sich zwischen die schon teilweise entleerten Zellen des Epithels (Fig. 22, 23, 26, 27 und 28) und schieben einen protoplasmatischen Fortsatz vor, der nach und nach die freie Oberfläche erreicht (Fig. 20 *en*). Nun breiten sie sich auch nach den Seiten aus; werden zylindrisch und nehmen schließlich den Platz der schon entleerten und abgestorbenen Zellen ein, welche nach kurzer Zeit zu vollständigem Schwunde kommen (Fig. 21 *A* und *B*). Die jungen Ersatzelemente, welche von unten herauf in die Epithelschicht dringen, scheinen zuweilen noch eine Weile in ihrer Teilungstätigkeit fortzufahren, so lange wenigstens, als sie noch rundlich bleiben und die typischen Charaktere der fertigen Modellierung nicht angenommen haben. Und dieser Umstand dürfte es mit bedingen, daß der Beobachter nicht selten den Eindruck empfängt, als würden auch die schon ausgebildeten Epithelzellen eine gewisse Teilungsfähigkeit noch vortäuschen. Ein anderer, wenn auch viel geringerer Teil der neugebildeten Zellen bleibt dagegen an Ort und Stelle liegen, statt in das Epithel überzutreten. Dieselben verfallen aber sogleich in den Zustand ruhender Keime, mit blassen, halbgeschwundenen Konturen, und erwachen zu einem fast plötzlichen Ausbruche neuer Assimilations- und Prolifikationstätigkeit erst bei Annäherung des nächstfolgenden Häutungsprozesses wieder.

Es bleibt mir noch übrig, mit Bezug auf den Mitteldarm die sog. *Membrana anhistia* oder *peritrophica* in genauere Betrachtung zu ziehen.

Es ist allgemein bekannt, daß im Magen von Lepidopteren kein unmittelbarer Kontakt zwischen Wandepithel und eingeführtem Futter besteht. Letzteres befindet sich vielmehr, bei der Seidenraupe, innerhalb eines eignen membranösen Sackes angesammelt, welcher gewöhnlich so fest und widerstandsfähig ist, daß man ihn, nach Öffnung der Magenwandung, mit Hilfe einer Pinzette in einem ganzen Stück herausheben kann, ohne seinen Inhalt irgendwie zu verstreuen. Woraus besteht nun diese Membran, die ihn begrenzt? Woher stammt sie? Und welche Bedeutung kann man ihr eigentlich beilegen?

Was zunächst die Frage nach ihrer speziellen Natur anbelangt, so gibt es Forscher, welche sie als eine einfache cuticuläre Ausscheidung ansehen und an ihr die Abdrücke der einzelnen Zellen noch zu

erkennen glauben, die sie ausgeschwitzt haben<sup>1</sup>; andre dagegen erblicken in ihr nur das Produkt einer Gerinnung von albuminoiden Substanzen, welche den Magensäften selbst oder dem eingeführten Futter angehören<sup>2</sup>. Die richtige Deutung ist aber nach meiner Ansicht nur in einer Kombination beider Anschauungen zu finden.

Daß die peritrophische Membran nur ein gewöhnliches Gerinnsel vorstelle und seine Entstehung der Wirkung des Magensaftes<sup>3</sup> auf die Nahrungssäfte verdanke, diese Annahme kann getrost fallen gelassen werden, wenn man bedenkt, daß bei Larven, welche eben eine Häutung überstanden und darauf noch kein Futter zu sich genommen haben, im sonst noch ganz leeren Mitteldarm schon die Neubildung einer frischen Anhysta im Gang ist als Ersatz für die noch früher samt den letzten Futterresten der vorhergehenden Altersperiode eliminierte.

Andernteils ist aber die Behauptung ebenso unzulässig, daß die peritrophische Membran eine reine, unvermischte Cuticularabsonderung vorstelle.

Sie hat absolut keinen Zusammenhang mit der Intima des Vorder- und des Hinterdarmes, welche vielmehr, auf Längsschnitten, unabänderlich an der Basalmembran der letzten Epithelzelle des Vorderdarmes sich festsetzt, respektive der ersten Epithelzelle, mit welcher der Hinterdarm sich am Magen anschließt. Während der Embryonalperiode, wo die Epithelzellen des Mitteldarmes noch nicht zu secernieren vermögen, gibt es auch keine hypertrophische Membran zu sehen; man nimmt sie bei der ausgeschlüpften Larve zuerst wahr, welche sich einen Weg durch die Eischale durchnagt und die abgenagten Schalenreste verschluckt hat<sup>4</sup>.

<sup>1</sup> »Bei der Larve zeigte . . . diese Haut eine den Darmzellen entsprechende polyedrische Felderung, woraus man wohl schließen dürfte, daß sie eine von ihnen abgesonderte, vielleicht die oberste Schicht der Intima vorstellt.« — P. SCHEMENZ, Über das Herkommen des Futtersaftes a. d. Speicheldrüsen d. Biene. Diese Zeitschrift. XXXVIII.

<sup>2</sup> JOH. FRENZEL, Einiges über d. Mitteldarm der Insekten. Arch. f. mikr. Anat. XXVI.

<sup>3</sup> Für die chemische Zusammensetzung desselben siehe meine Analysen im Boll. di Bachicoltura, 1881 (Il succo gastrico nel baco da seta).

<sup>4</sup> Die Behauptung NAZARIS (l. c. 1899), welcher zufolge die Anhysta des Mitteldarmes ohne Unterbrechung in die Intima des Vorder- und des Hinterdarmes übergehen soll, ist ein augenscheinlicher Irrtum. Auch will ich hier von ungefähr bemerken, daß die Eischale von *B. mori* nicht aus Chitin besteht, wie NAZARI meint. Schon lange wurde von mir (Bollettino di Bachicoltura,

Wenn man nun diese beginnende, diese neue Anhystra bei einem eben ausgeschlüpften Rupchen naher ins Auge fat, oder auch bei einer alteren Larve, welche aber frisch aus einer Hautung komme, so bemerkt man ohne Ausnahme, da die hypertrophische Membran anfangs mit der freien Flache des Epithels ganz fest zusammenhangt (Fig. 18 und 19), und da sie erst dann die Form eines losen Sackes annimmt, wenn sie durch die ersten Sekretropfen abgehoben wurde, welche den in Tatigkeit neu eingetretenen Epithelzellen entsteigen. Diese feste Verbindung der strukturlosen Membran, welche zuerst mit der freien Flache des Epithels geradezu verschmolzen erscheint, ist ein untruglicher Fingerzeig, da wir in letzterem ihren eigentlichen Ursprung zu suchen haben. Aber wir durfen auch nicht verkennen, da im Laufe der einzelnen Altersperioden besagte Membran sich wesentlich verandert. Je mehr die Altersperioden vorschreiten, um so dicker, rauher und ungleichmaiger wird sie an ihrer Oberflache (Fig. 32 *int*), um zuletzte wirklich den Eindruck eines membranosen Gerinnsels zu machen. Und ich glaube in der Tat, da die fortgesetzte Verdickung der ursprunglich ganz dunnen cuticularen Ausscheidung nur auf eine fortwahrende Ablagerung geronnener Substanzen zuruckzufuhren ist. Es hat namlich den Anschein, als ob die dickflussigen, von den abgesonderten Epithelzellen abgesonderten Tropfen gleich bei ihrem Austritt eine teilweise Gerinnung erfahren, infolge welcher ein geringer fest gewordener Ruckstand an der peritrophischen Membran meist haften bleibt, wahrend der ausgeprete dunne Saft zum eigentlichen Verdauungsproze verwendet wird. Diese einzelnen Ruckstande, die sich an der cuticularen Membran immer mehr anhaufen, sind unter dem Mikroskop leicht unterscheidbar, solange sie nicht inniger zusammenbacken, und tragen nach meiner Ansicht wohl die Hauptschuld an der SCHIEMENZSchen Angabe, derzufolge an besagter Membran das Epithel polyedrische Abdrucke hinterlassen soll.

Noch weit wichtiger ist die Frage nach der physiologischen Bedeutung, welche der peritrophischen Membran eigentlich zukommt, und kann ich mich der laufenden Meinung nicht anschlieen, da sie einzig und allein dazu bestimmt sei, das zarte Magenepithel vor der rauen Beruhung mit den Ingestis zu schutzen.

Die peritrophische Membran stellt allerdings einen zylindrischen

Padova 1884) und von TICHOMIROFF (*Ztschr. f. physiol. Chemie* von HOPPE-SEYLER IX. 1885) nachgewiesen, da dieselbe nur Keratin oder keratinahneliche Substanz enthalt.

Sack vor. Derselbe steht aber nicht allein von den Wänden des Mitteldarmes ganz lose ab, so daß ein zirkulärer Raum dazwischen frei bleibt, sondern auch seine äußersten Ränder nach vorn und nach hinten ermangeln jeder Heftung, zum Unterschiede von der Intima des Vorder- und Hinterdarmes, welche an der Grenze des Mitteldarmes mit der Basalmembran des betreffenden Epithels verschmilzt. Hier dagegen erscheinen die Wände des Sackes gegen die offenen Mündungen bis zu ihrem freien Ende immer mehr verdünnt und ausgezogen. Und so kommt es, daß der vordere freie Rand des Sackes nur bis zu einer gewissen Tiefe in den Sinus zwischen Magenwand und Cardiaklappe hineinreicht, und daß jenseits desselben ein breiter Kommunikationsweg offen bleibt, der vom zirkulären, zwischen Epithel und Anhystra eingeschlossenen Raum direkt in das Innere des membranösen Sackes führt<sup>1</sup>. Bedenkt man nun, daß der Dünndarm, welcher mit seiner kräftigen Muskelhaut wie eine Presse auf den Speisebrei wirkt, dessen flüssige Teile nach dem Magen zurückwirft, um nur die fixen, eingedickten Rückstände dem Enddarme zuzuführen, so ergibt es sich von selbst, daß der Magensaft in dem Maße, als er abgesondert wird, einem Druck a retro begegnen muß, der ihn zum Vorderende des Mitteldarmes aufsteigen läßt. Es ist aber einleuchtend, daß bei einer solchen Rückströmung der Magensaft in unmittelbare Berührung mit jedem einzelnen der verschluckten Laubpartikelchen gerät, welches von der vorspringenden Cardia in den peritrophischen Sack des Mitteldarmes geleitet wird. Und siehe da! Hiermit, d. h. durch Vermittlung dieser einfachen strukturlosen Membran wäre es der Natur geglückt, eine vollständige mechanische

<sup>1</sup> Nach N. D. VOINOW (Recherches physiologiques sur l'appareil digestif et le tissu adipeux des larves des Odonates. Bull. Soc. Sc. Bucarest. Vol. VII. 1898) erstreckt sich die peritrophische Membran über die ganze Ausdehnung des Mitteldarmes und erscheint mehrfach geschichtet, indem das Epithel bei jedem wiederholten Sekretionsakte an seiner freien Oberfläche auch eine geronnene Membran ausscheidet.

Für die Larven der Trichopteren (Zool. Centralbl. 1903. XI) gibt MARTYNOW an, daß der gestreifte Saum am Mitteldarmepithel einen extra- und einen intracellulären Teil unterscheiden läßt. Ersterer trägt häufig eine strukturlose Auflagerung, welche sich nachträglich vom Epithel ablöst. Aus solchen Ausscheidungen setze sich die peritrophische Membran zusammen.

SANDOR ABONYI (Morphol. und physiol. Beschreibung d. Darmkanals der Biene. Allattani Közlemenyek. II. Budapest 1903) hält die peritrophische Membran für eine Gerinnung des dicklichen vom unteren Zapfenteil des Vorderdarmes ausgeschiedenen Saftes, welche das eingeführte Futter vor sich herschiebt und so zu einem Sacke mit blindem Grunde verzerrt.

Durchdringung des Futters mit den Verdauungssäften zu erzielen, während letztere, falls sie in nächster Nähe ihrer Bildungsherde träge verharren müßten, wohl nicht imstande wären — auch ohne das Hindernis der vorliegenden Membran — die ganze Laubmasse gehörig zu durchtränken, welche in kompakter Säule den Mitteldarm der Larve füllt. —

Was die absondernde Tätigkeit des Epithels in den einzelnen Regionen des Mitteldarmes betrifft, scheint mir ein gewisser Unterschied nur insofern zu bestehen, als sie in den zwei letzten Dritteln desselben, durch allmähliche Heranreifung immer frischer Elemente genährt, ununterbrochen fort dauert, während im vorderen Drittel eine reichere Sekretion mit dem Anfange jeder folgenden Altersperiode und der damit verbundenen Einführung neuen Futters zusammenfällt. —

Die Untersuchung der äußeren Muskelhaut, auf welcher der Epithelschlauch innen ruht, hat mir keine besonderen Resultate ergeben. Die Verbindung der zwei übereinanderliegenden Schichten wird durch laxes, sehr spärliches Bindegewebe vermittelt, welches einerseits an der Basalmembran haftet, anderseits mit zahlreichen Ausläufern der Sarkolemmen sich verwebt. Eine ähnliche bindegewebige Verdichtung breitet sich an der Oberfläche des Mitteldarmes auch zwischen den Längsmuskelfasern aus und täuscht eine Art Serosa (LEYDIG) vor, welche aber nie die Kontinuität eines wirklichen Überzuges erreicht (Fig. 30 und 32). Nicht unerwähnt mag es überdem bleiben, daß während der letzten (fünften) Larvenperiode die Längsmuskulatur mit dem Wachstum des übrigen Mitteldarmes nicht Schritt hält. Und weil von den betreffenden Längsfasern im hintersten Abschnitte des Magens ungewöhnlich zahlreiche Fibrillenbündel seitlich abbiegen, um an der Kreisfaserschicht sich festzusetzen, so legt sich die ganze Darmwand in immer dichtere Querfalten, welche ihr ein runzliges Aussehen verleihen.

3. Hinterdarm. Bedenkt man, daß die Natur hier offenbar bestrebt ist eine möglichste Vergrößerung der Berührungsflächen zwischen Darmwänden und Inhalt zu erzielen, wie sie z. B. durch die blasenartigen Ausstülpungen des Cöcums gegeben wird; daß die Epithelzellen selbst durch die ungewöhnliche Größe ihrer verästigten Kerne auffallen und somit auf eine außerordentliche Intensität ihrer funktionellen Tätigkeit angewiesen scheinen; daß der ganze Hinterdarm überhaupt an seiner Außenfläche von Drüsenbildungen (MALPIGHISCHEN Gefäßen) bedeckt ist, welche in dichten Windungen nach

allen Richtungen durchziehen, um gewissermaßen wie angewurzelte Epheuranken an seinen Lebenssäften zu saugen: so sollte man wirklich meinen, daß der Hinterdarm an den Resorptionsprozessen des Organismus viel regeren Anteil hat, als ihm gewöhnlich zuge-rechnet wird. Leider muß aber zugegeben werden, daß die mikro-skopische Forschung am betreffenden Epithel bis zum heutigen Tage nicht genügendes Material zutage gefördert hat, um weitgehende Schlußfolgerungen daraus zu rechtfertigen.

Die Pylorusklappe (*v.p.*, Fig. 33), welche den Eingang zum Hinterdarm bewacht, trägt an ihrer Basis, genau dort, wo das letzte konische Element des Mitteldarmepithels aufhört, einen Ring embry-onaler Zellen (*a.im*), in welchen — ganz ebenso wie am Imaginal-ring der Cardia — jeder angehende Häutungsprozeß eine lebhaftere, aber bald vorübergehende Vermehrungskrise erweckt. Die Erzeugung neuer Elemente ist jedoch eine verhältnismäßig sehr beschränkte, so daß sie kaum zur stetigen Vergrößerung der Klappe selbst genügen dürfte. Jenseits derselben findet hingegen das allgemeine Wachs-tum auf Kosten der einzelnen Epithelzellen statt, deren Dimensionen fort und fort zunehmen, ohne deshalb weitere Teilungen zu veran-lassen. Die Figuren 39 bis 42 stellen derartige Zellen in verschie-denen Altersperioden bei gleicher Vergrößerung dar: Fig. 39 aus einem Räu-pchen, welches die erste Häutung eben überstanden hat; Fig. 40 unmittelbar nach der zweiten Häutung; Fig. 41 am Ende der vierten Altersperiode; Fig. 42 kurz vor der Spinnreife. Wer nun alle diese Bilder in Hinsicht auf ihre Maßverhältnisse miteinander vergleichen wollte, würde sich der Einsicht schwer verschließen können, daß sie im ganzen und großen dem allgemeinen Wachstum des Organs wohl entsprechen dürften. Nichtsdestoweniger will ich nicht in Abrede stellen, daß möglicherweise eine gewisse Anzahl Zellen sich doch neu bilden möge, nachdem mir einmal unter vielen andern ein Präparat unterlaufen ist, wo zwischen Muskelhaut und Epithel einzelne kleine Elemente sichtbar waren, welche ruhenden Keimzellen nicht unähnlich aussahen (*gr*, Fig. 37). Soviel Sorgfalt ich aber darauf verwandte, es gelang mir nicht, das Bild an andern Objekten wieder-zufinden. Und bleibt hiermit auch die Entscheidung dahingestellt, ob jener Befund einem zufälligen Vorkommnis oder einer natürlichen Anlage zuzuschreiben sei. —

Unter den morphologischen Eigentümlichkeiten des Epithels mag noch hervorgehoben werden, daß ursprünglich dasselbe im ganzen Hinterdarm aus ähnlichen Zellen mit sphärischem Kerne besteht. Erst

nach der zweiten Larvalhäutung fangen die Epithelkerne des Blinddarmes sich zu verästeln an, und wiederholt sich, nur noch später, derselbe Vorgang auch im Rectum. Dabei konnte ich feststellen, daß um die Zeit der vierten Larvalhäutung in allen verästigten Kernen unter den zahlreichen kleineren Granulationen ein einzelnes voluminöses und glänzendes Kernkörperchen auffällt (Fig. 41), welches jedoch bald darauf wieder verschwindet.

Nicht minder bemerkenswert ist die Tatsache, daß die Epithelzellen des Hinterdarmes nicht alle im gleichen Verhältnis an der allgemeinen Vergrößerung teilnehmen. Darin gebührt unbestreitbarer Vorrang den Zellen des Blinddarmes, während jene des Rectums weit geringere Flächenausdehnung erreichen und dichter beieinander stehen. Noch viel unscheinbarer sind die Epithelzellen des Dünndarmes, welche überdies von hinten nach vorn, d. h. bis zum Pylorus, in steter Aufeinanderfolge abnehmen und einen ansehnlichen Teil ihrer Funktionsenergie in der Bildung einer starken stacheligen Intima aufwenden. Im Innern des Dickdarmes wird endlich unsre Aufmerksamkeit durch das Vorkommen von wirklichen Riesenzellen angezogen, welche an Ausdehnung die übrigen nebenstehenden um wenigstens das zehnfache übertreffen. Dieselben liegen ausschließlich am Grunde der Längsfurchen aneinandergereiht, durch welche die sechs blasenartig vorspringenden Ausstülpungen dieses Darmabschnittes gesondert werden (*cip*, Fig. 43). Abgesehen von den außerordentlichen Dimensionen, die ihnen eigen sind, zeigen sie vorderhand keine auffallenden Strukturunterschiede, es sei denn, daß die Ringmuskelfasern, welche die einzelnen Ausstülpungen umgürtend von einer Längsfurche zur andern ziehen, mit den Enden sich an ihnen festsetzen. Und es fragt sich daher, ob, unbeschadet der weiteren Evolution, die wir nachträglich an ihnen beobachten werden, es sich vorläufig bei der ungewöhnlichen Entwicklung der Zellgebilde nicht um eine einfache hypertrophische Erscheinung handelt, die auf Rechnung des durch die wiederkehrenden Muskelkontraktionen gegebenen Reizes zu setzen wäre<sup>1</sup>.

<sup>1</sup> V. FAUSSEK (Beiträge zur Histologie des Darmkanals der Insekten. Diese Zeitschrift. XLV. Bd.) bespricht für den Enddarm der *Aeschna*-Larve ein großzelliges und ein kleinzelliges Epithel, welche regellos miteinander abwechseln sollen. Es ist mir nicht recht klar, ob diese Angabe zu meiner obigen Schilderung in irgend welche Beziehung gebracht werden kann. Dagegen kann es keinem Zweifel unterliegen, daß die von W. KARAWAIEW (Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Diese Zeitschrift. LXIV. Bd. 1898) sogenannten großzelligen Lamellen mit meinen Riesenzellen vollkommen gleichwertig

Über das Cytoplasma der Epithelzellen sowie über die cuticulären Bildungen, die von demselben ausgeschieden werden, habe ich nichts Nennenswerthes zu berichten, was nicht anderswo seine Beschreibung schon gefunden hätte.

### III.

#### Metamorphose.

1. Vorderdarm. Bei den Larvalhäutungen, welche wir bisher ausschließlich berücksichtigt haben, herrscht unter allen Lebensäußerungen das Bestreben vor, eine materielle Vergrößerung des Organismus im allgemeinen zu erzielen und die Hindernisse von Zeit zu Zeit wegzuräumen, welche sich seinem vorschreitenden Wachstum entgegenstellen. Die Veränderungen, welche dabei am Vorderdarm im besonderen vor sich gehen, beschränken sich eigentlich auf eine zweifache Zunahme der Zellelemente, welche den inneren Darm Schlauch ausmachen: einerseits nämlich findet am sog. vorderen Imaginalring eine numerische Vermehrung derselben durch Teilung der an der Cardia sitzenden Keimzellen statt, andererseits erlangen die aus der Teilung hervorgegangenen Elemente auch früheren Datums eine um so größere Ausdehnung an Volumen sowie an Oberfläche, je älter sie nach und nach werden. Die Vermehrung der zum Imaginalring gehörenden Keimzellen erneuert sich periodischerweise bei jeder Häutung und nützt vorzugsweise der Vergrößerung der Cardia-klappe selbst; dagegen kommt dem Pharynx und dem Oesophagus die progressive Flächenausdehnung zugute, welche an den älteren Elementen ihres Epithels sich geltend macht. Es wäre aber nicht eine leichte Aufgabe, wollte man entscheiden, wo die erste der beiden Zonen aufhört und die zweite beginnt; denn wo sie sich begegnen, da dringen sie zum Teil auch ineinander und erscheint auf kurzer Strecke ihre Grenze ganz verwischt.

Wie dem auch sei, der Proliferationsdrang, der während der letzten Larvalhäutung im Imaginalringe der Cardia ausbricht, hält in den ersten Tagen der fünften Altersperiode noch eine Weile an, und erzeugt in rascher Aufeinanderfolge mehrere Generationen neuer

---

sind. Die Auslegung KARAWAIEWS ist aber von der meinen sehr verschieden. Diesem Autor zufolge besteht nämlich die Epithelschicht des Dickdarmes aus alternierenden Streifen bzw. Lamellen, welche entweder aus sehr großen oder aus sehr kleinen Zellen bestehen. Erstere fallen bei der Metamorphose der Degeneration anheim; die kleinzelligen sollen sich dagegen seitlich ausbreiten und die großzelligen allmählich ersetzen.

und außerordentlich kleiner Zellen, welche, von immer jüngeren Produkten vorgeschoben, sich besonders am äußeren Blatte der Cardiaklappe verteilen und dabei unaufhaltsam in ihrer Flächenausdehnung weiter wachsen. Nach kurzer Zeit steht aber dieser Vermehrungsprozeß der zum Imaginalring gehörenden Keimzellen wieder still, und das weitere Wachstum der neugebildeten dicht zusammengedrängten Elemente findet nicht mehr bloß in der Fläche statt, sondern erstreckt sich sogar vorwaltend in die Tiefe, mit dem Resultate, daß ihre Form zuerst kubisch und schließlich zylindrisch oder konisch wird. Eine ähnliche Veränderung kommt vorübergehend allerdings auch in früheren Altersperioden der Larve vor, kurz nachdem eine Häutung überstanden war (Fig. 13 *a.i.m.*). Jetzt aber, wo die Spinnreife der Raupe schon nahe heranrückt, ist die Erscheinung noch viel ausgeprägter, so daß die Zone von reinen Zylinderzellen eine weite Strecke einnimmt und, vom Imaginalring aus, über beide Blätter der Cardiaklappe gegen den Oesophagus zu aufsteigt.

Es ist keine Frage, daß die ungewöhnliche Ausdehnung des Zylinderepithels, die man an der Cardia der spinnreifen Raupe beobachtet, zunächst auf Rechnung der Teilungsvorgänge gesetzt werden muß, welche am Anfange der letzten Larvenperiode mit ganz besonderer Lebhaftigkeit im vorderen Imaginalringe entbrennen. Das massenhafte Auftreten neuer, jugendfrischer Elemente auf einer beschränkten Fläche muß natürlich deren Wachstum in jener bestimmten Richtung begünstigen, welche den geringsten Widerstand entgegenbringt; und schon dieser Umstand würde die schmale und längliche Form der betreffenden Epithelzellen hinreichend erklären, welchen überdies eine radiäre Orientierung zur Lichtung des ausgekleideten Kanals unvermeidlich auferlegt wird. Aber eine zweite Ursache kommt dazu, um die Wirkung der ersteren noch zu verstärken: ich meine die Verkürzung und Retraction, welche, unter den letzten Anstrengungen des erschöpften larvalen Muskelschlauches, beiden Blättern der Cardiaklappe nun zuteil wird.

Die Muskulatur des Vorderdarmes beginnt in der Tat, noch bevor die Raupe ihre volle Spinnreife erlangt hat, ganz unzweideutige Zeichen eines langsamen aber unaufhaltsamen Schwundes von sich zu geben. Die einzelnen kontraktile Fasern verschmälern sich und erscheinen gleichsam in einer fein granulierten weichen Masse eingebettet; die Kerne schwellen hier und da ganz bedeutend an als wollten sie sich zu einer Teilung anschicken, oder verkleinern sich an andern Stellen und verblässen gleichzeitig, bis sie sich unserm

Auge ganz entziehen; die Querstreifung verliert jede scharfe Zeichnung: ein organischer Involutionsprozeß steht offenbar in vollem Gange. Ob derselbe nur eine Folge von Übermüdung durch langwierige Tätigkeit sei, ob die Unterbrechung jeglicher Nahrungszufuhr mit im Spiele sei, oder welche andren uns noch unbekanntem Ursachen dabei in Wirksamkeit treten, das alles mag dahingestellt bleiben. Aber das läßt sich jedenfalls mit voller Sicherheit behaupten, daß, bei der Seidenraupe wenigstens, die Phagocytosis mit dem angehenden Schwunde der Muskulatur im larvalen Darmschlauche nichts zu schaffen hat. In der spinnreifen Raupe ergeben sich die Muskelfasern des Vorderdarmes schon tief angegriffen und geschmälert (Fig. 45 *ms.lv*), ohne daß in ihrer Nähe ein einziges Phagocyt noch zu erspähen wäre. Erst später, wenn das Werk der Zerstörung viel weiter gediehen oder gar seinem Abschlusse nahe steht, erst dann finden sich dieselben in steigender Menge ein und übernehmen die Aufgabe die letzten Reste der Trümmer wegzuräumen, um sie bald darauf in gelöster Form der Zirkulation wieder zuzuführen<sup>1</sup>.

Nichtsdestoweniger wäre es ein großer Irrtum, wollte man annehmen, daß die hinsiechenden Muskelfasern sogleich in Erschlaffung verfallen und die Schleimhaut dadurch jeder Stütze berauben. Im Gegenteil kann es leicht festgestellt werden, daß das Muskelgewebe zuerst, und zwar schon bei beginnender Involution, eine ausgiebige Retraction erfährt, infolge welcher die ganze Lichtung des Darmes sich zusehends vermindert. Da die spärlichen Längsfasern aber schneller als die Ringfasern dem Zuge wieder nachgeben, so haben wir sogleich eine doppelte Wirkung vor uns: die Duplikatur der Cardiaklappe beginnt sich auszuglätten, weil die Muskeln, welche

<sup>1</sup> KARAWAIEW (Die nachembryonale Entwicklung von *Lasius flavus*. Diese Zeitschrift. LXIV. Bd. 1898; sowie Über Anatomie und Metamorphose des Darmkanals der Larve von *Anobium Paniceum* im Biolog. Centralblatt. Bd. XIX. 1899) schreibt die Zerstörung des larvalen Muskelgewebes der Chromatolyse seiner Kerne, ohne Intervention von Phagocysten zu.

In seinen »Osservazioni su fenomeni che avvengono durante la ninfa degli insetti metabolici« (Rivista di Patol. Veget. Anno 8. 1899, sowie Zoolog. Centralblatt 1901) gibt A. BERLESE an, daß, sobald die Larvalmuskeln zugrunde gehen, ihre freigewordenen Kerne Fragmente derselben um sich sammeln und während des ganzen Puppenlebens unversehrt erhalten, ohne den Angriffen der Phagocysten zu erliegen.

Nach C. VANEY (Contributions à l'étude des larves et des métamorphoses des Diptères. Annal. Univers. Lyon. Nouv. Ser. I. 1902) werden bei der Metamorphose von *Gastrophilus* nur schon absterbende Gewebe von den Leucocyten bedroht.

vom Vorderdarm zum Mitteldarm ausstrahlen, nicht mehr ausreichen, sie in situ zu erhalten; und der ganze Vorderdarm verwandelt sich daher zu einem schmäleren, dafür aber auch viel längeren Schlauche.

Die Fig. 44, 46 und 47 der Tafel XXXIII geben ein getreues Bild der in der Cardiaklappe stufenweise erfolgenden Umwandlung. Fig. 44 ist einer schon vor fünf Tagen spinnreif gewordenen Raupe entnommen, welche daher nahe daran ist sich zu verpuppen. Man ersieht aus derselben, wie zurzeit die erwähnte Klappe in sich selber zusammengeschrumpft ist mit Hinterlassung ihrer losgeschälten Cuticula (*ct*), welche gardinenartig herunterhängt, bevor sie in die Vertiefung *a.i.cd* sich einsenkt, wo Vorder- und Mitteldarm (*mst*) sich zusammenlöten. Gleichzeitig trennen sich die zwei Blätter der Schleimhautduplikatur, und kommen nun um so weiter voneinander zu stehen, je mehr die Längsmuskeln gedehnt und gezerzt werden, welche vom Oesophagus zur Vordermündung des Mitteldarmes übertreten. Dadurch wird jedoch die Schleimhaut von allen Seiten vorgewölbt, bis die Lichtung des Kanals davon ganz ausgefüllt bleibt und ein mechanischer Verschuß zustande kommt, der übrigens keine organische Verschmelzung mit sich bringt, sondern jederzeit ohne Kontinuitätstrennung, durch einfache Verrückung aufgehoben werden kann.

Für *B. mori* findet also der Befund KOWALEVSKYS bei Musciden<sup>1</sup> — demzufolge bei der Verpuppung Vorder- und Mitteldarm voneinander durch Verschmelzung der verdickten Wände des Imaginalringes abgeschlossen sein sollen — ganz gewiß keine Anwendung. Der Imaginalring bleibt vielmehr stets offen und frei; und was die vorspringenden Teile der Klappeninvagination betrifft, so legen sich dieselben im Laufe der Ausglättung allerdings so eng aneinander, daß jede Lichtung im Kanale aufgehoben zu sein scheint; ihre Vereinigung behält aber unabänderlich nur die Bedeutung einer mechanischen Apposition.

In Fig. 46, welche nach Präparaten einer vier Tage alten Puppe entworfen wurde, erscheint der Involutionsprozeß noch viel weiter vorgeschritten. Die larvalen Muskeln sind hier, sowohl für den Vorder- wie auch für den Mitteldarm, aus dem äußeren Schlauche vollkommen geschwunden, und nur eine größere Anzahl mit Detritus beladener Phagocyten zeigt sich in den Lücken, welche zwischen neu aufkommenden imaginalen Fasern noch frei bleiben. Das Vorder-

---

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschrift. XLV. Bd. 1887.

ende des Mitteldarmes befindet sich in stark kontrahiertem Zustande. Der Imaginalring (*a.i.cd*) hat aber seine Tätigkeit schon wieder eingestellt; und die Ausglättung der Klappeninvagination ist so weit gediehen, daß deren äußerem Blatte ein fast zylindrisches Rohr (*cd*) seine Entstehung verdankt, während der vordere Teil der Duplikatur größtenteils in die Bildung einer Ausweitung (*v.a*) eingeht, welche an der dorsalen Wand des Oesophagus hervorzutreten beginnt. In dieser Periode tritt übrigens der Mangel jeglichen organischen Verschlusses zwischen Vorder- und Mitteldarm nur um so deutlicher zutage. Das Verbindungsrohr *cd* ist zwar in seinem Inneren von Zylinderepithel ausgekleidet, aber seine Wände stehen so sehr voneinander ab, daß in der Mitte ein bequemer Durchgang frei bleibt, der die unterdessen neu ausgeschiedene pupale Cuticula (*ct*) aufnimmt. Ein Blick auf die Zeichnung belehrt sofort, daß diese Cuticula auch jetzt bei der Puppe, ganz ebenso wie bei der Larve, an der Basalmembran der letzten Epithelzelle des Vorderdarmes (*a.i.cd*) endigt.

Zuletzt kommt Fig. 47 an die Reihe, welche sich auf eine Puppe im sechsten Lebenstage bezieht und die vollständige Ausglättung der Cardiaklappe zu einem geradlinigen Verbindungsrohre (*cd*) zwischen Mitteldarm (*mst*) und Oesophagus (*v.a.*) darstellt.

Der eigentlichen Auflösung der larvalen Muskulatur innerhalb des äußeren Darmschlauches geht also unausbleiblich eine gewaltsame Retraktion der Gesamtwände voraus. Da dieselbe jedoch nicht nach allen Richtungen mit gleicher Intensität wirkt, so erfolgt eine mehr oder weniger gründliche Deformation des Organs, wie solche bei der Verpuppung zunächst vom Vorderdarm uns dargeboten wird. Man kann im allgemeinen annehmen, daß die ganze innere Oberfläche desselben eine bedeutende Verkleinerung erfahren hat. Aber die eigentümlichen Veränderungen, welche an der Epithelbekleidung selbst Platz gegriffen, ziehen unsre Aufmerksamkeit in noch höherem Grade auf sich. Und so finden wir im röhrenförmigen Ansatzstücke, welches der larvalen Klappeninvagination direkt entstammt und einen großen Teil der letzten Zellenemission von seiten des Imaginalringes in sich begreift, hohe Zylinderzellen nebeneinander stehen. In der von hinten nach vorn darauffolgenden Erweiterung, welche gewissermaßen der trichterartigen Expansion des larvalen Oesophagus entspricht, kommen ventralwärts noch Zylinderzellen der jüngsten Emission in reichlicher Menge vor, während an Dorsal- und Seitenwänden ein Epithel älterer Emissionen, also larvaler Herkunft, noch bei

weitem vorherrscht. Auch dieses letzte hat aber unterdessen, und ganz besonders an den Seitenwänden, eine wesentliche Reformierung erfahren. Kaum haben die larvalen Pflasterzellen, beim Heranrücken der Verpuppung, sich ihrer steifen Cuticula entledigt, so sind sie auch genötigt, ihr Protoplasma zu sammeln, um der verkleinerten Grundfläche gerecht zu werden, auf der sie stehen. Deshalb nehmen sie eine gedrungenere Form an, die sich der kubischen oder sogar der zylindrischen nähert. Aber die angebahnte Verjüngung gibt sich an ihrem inneren Verhalten nur wenig zu erkennen; und die schwache Rezeptivität für Safranin, die sie äußern, unterscheidet sie sogleich von den jüngeren Schwesterzellen, welche sich saftiger erweisen, den Farbstoff viel leichter aufnehmen und einen chromatinreicheren Kern einschließen. Bei ihnen zieht sich im Gegenteil das noch färbbare Protoplasma in den Basalteil zurück; die apicale Portion, welche dem Darmlumen zugewendet ist, erhärtet zu einer hyalinen Cuticularsubstanz, welche ihrerzeit sich ebenfalls losschälen wird: und so vollendet sich nach und nach eine allgemeine Verkleinerung aller Epithelzellen des Oesophagus, welche, larvalen Ursprunges, die Verpuppung überdauert haben. Man kann daher nicht sagen, daß der Vorderdarm bei der Verpuppung das larvale Epithel ganz abwirft, um es mit Elementen neuer Bildung zu ersetzen. Zum guten Teil bleibt dasselbe erhalten, wenn auch in Größe und Aussehen verändert. Und daß an einer mutmaßlichen Erneuerung desselben auch keine circumoralen Keimzentren sich beteiligen, das beweist am besten die Tatsache, daß am Rande der Mundöffnung das Darmepithel in scharfer Linie aufhört, während sich ihm nach außen gewöhnliche Ectodermalzellen, mit allen Charakteren des nymphalen Zustandes und ohne irgendwelche Übergangsstufe, unmittelbar anschließen.

So mangelhaft und beschränkt an Zahl auch die Arbeiten sind, welche sich bisher mit speziellen Untersuchungen über die Metamorphose der Insekten befassen, so muß man doch zugeben, daß bezüglich der Veränderungen, welche bei der Verpuppung im Vorderdarme statthaben, auch schon sehr divergente Meinungen laut geworden sind. GANIN, welcher als der eigentliche Entdecker des vorderen Imaginalringes angesehen werden muß, glaubte, daß von diesem aus das Epithel des ganzen Vorderdarmes, bis zur Mundöffnung, dabei erneuert oder regeneriert würde. KOWALEVSKY schließt sich den Ausführungen GANINS größtenteils an, vermag aber den Zweifel nicht zu unterdrücken, daß wenigstens der imaginale Pharynx zum guten Teile von circumoralen Keimzentren abgeleitet werden müsse.

VAN REES<sup>1</sup> spricht die Ansicht aus, daß dem Imaginalring der Cardia bei der Verwandlung des Vorderdarmes viel geringere Bedeutung zukommt als GANIN und KOWALEVSKY anzunehmen schienen, und ist vielmehr überzeugt, daß ein großer Teil des larvalen Epithels an Ort und Stelle verhartet und sich nur durch wiederholte Mytosen erneuert. C. RENGEL<sup>2</sup> bestreitet seinerseits nicht, daß die Regeneration des Vorderdarmes von hinten nach vorn sich ausbreitet, findet jedoch an der Cardia von *Tenebrio molitor* statt eines gut differenzierten Imaginalringes nur eine breite Zone, wo sehr häufig Zellen mit allen Zeichen indirekter Teilung begegnet werden. Die Reste des abgeworfenen Larvalepithels sollen nicht nachweisbar sein, weil sie der Resorption anheimfallen.

Komme ich nun auf die Resultate meiner eignen Beobachtungen zu sprechen, so muß ich zunächst feststellen, daß dieselben viele von den obenerwähnten Einzelbefunden bestätigen, aber mit den Angaben keines meiner Vorgänger vollkommen übereinstimmen. Ich muß vor allem auf das Bestimmteste in Abrede stellen, daß äußeres Integument oder Imaginalscheiben desselben den Ausgangspunkt einer Regeneration des Vorderdarmes bei *B. mori* abgeben können; ich muß darauf bestehen, daß im Pharynx sowie in einer ansehnlichen Ausdehnung des Oesophagus nach der nymphalen Umwandlung larvales Epithel, wenn auch in modifizierter Form, persistiert; ich muß endlich annehmen, daß die Produkte der mit der Verpuppung zusammenfallenden Zellenemission von seiten des sog. Imaginalringes nur wenig über das Verbindungsrohr *cd* (Fig. 46) in die Basalportion des angehenden Saugmagens hinaufreichen<sup>3</sup>.

Von diesem neuen Organe, welches bei *B. mori* in Wirklichkeit nie dazu kommt, irgend eine saugende Funktion auszuüben, ist bis zum Beginne der Nymphosis nicht die geringste Andeutung zu er-

<sup>1</sup> J. VAN REES, Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.

<sup>2</sup> Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Diese Zeitschrift. LXII. Bd. 1896.

<sup>3</sup> Für *Hydrophilus* nahm DEGENER im Jahre 1900 (Diese Zeitschrift. LXVIII. Bd.) die Abstreifung des ganzen larvalen Vorderdarmepithels an, und die Regeneration desselben vom Cardiarings aus. Nach einer späteren Arbeit (Die Entwicklung des Darmkanals der Insekten während d. Metamorphose. Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie. Bd. XX. 1904) desselben Autors würde das ösophageale Epithel der Larve nur zum Teil durch neue Emissionen seitens des Cardiarings verdrängt und zerstört werden. Es würde also zunächst ein vergängliches nymphales Epithel sich einstellen, das nur zuletzt durch imaginales Epithel ersetzt wird.

kennen. Um diese Zeit herum — abgesehen von individuellen Schwankungen in einem sowie im entgegengesetzten Sinne, welche gar nicht so selten vorkommen — stellt der Vorderdarm einen längeren, in der Mitte leicht geschwellten Schlauch dar, der zwischen Mund und Mitteldarm ziemlich geradlinig verläuft. Der Pharynx besitzt fast genau dieselben Dimensionen wie in der Larvenperiode; der Oesophagus erscheint mehr in die Länge gezogen, aber dafür bedeutend verschmälert in seinem untersten Abschnitte, welcher früher mit trichterartiger Erweiterung in den Mitteldarm überging; zwischen dem einen und dem andern findet sich jetzt ein zylindrisches Rohrstück eingeschaltet, welches aus der teilweise schon geglätteten Cardia-invagination hervorgegangen ist.

Sobald aber die letzte Larvenhaut abgefallen ist, oder spätestens innerhalb der ersten Tage, die der Verpuppung folgen, beginnt im Vorderdarm eine sehr auffallende Veränderung sich auszubilden. Die dorsale Wand des Oesophagus, wo der Schwund der larvalen Muskelfasern noch viel weiter als seitlich und ventralwärts vorgeschritten ist, erleidet nämlich jetzt eine steigende Dehnung, welche in Form einer wachsenden Vorwölbung zum Ausdruck kommt; die vorgewölbte Wand wird immer mehr verdünnt; und das innere Epithel erfährt daselbst eine solche Abflachung und Verbreiterung, daß die einzelnen Zellen weit auseinander liegenden, gekernten Schuppen ähnlich werden. Auf diese Weise erhebt sich nach und nach vom Oesophagus, aus relativ umschriebener Basis, eine anscheinend membranöse Blase, welche an Umfang immer mehr zunimmt und sich schließlich mit einer stark alkalischen Flüssigkeit erfüllt, die dem fertigen Insekte, dem Schmetterlinge, zur Durchbohrung des geschlossenen Kokons dient, und gleichzeitig den Mitteldarm von den Überresten des abgestoßenen larvalen Epithels befreit.

Um die ersten Entwicklungsphasen des Saugmagens besser zu beobachten, bin ich bemüht auf die Figuren 44, 46 und 47 noch einmal zurückzukommen. In der ersten derselben sieht man, bei einer Vergrößerung von etwa 30 Durchmessern, die Cardiaklappe in Form einer unvollständigen Schleimhautduplikatur, die von seiten der abgeschwächten und überlebten Larvalmuskeln (*ms*) nur mit Mühe und Not noch zusammengehalten wird; die ventrale Wand des Oesophagus (*vtv*) trägt ein mittelhohes, dichtes Epithel; an der Dorsalwand desselben (*ds*) stehen dagegen die Elemente der Epithelauskleidung ganz schütter, wie die im Durchschnitt prominierenden Kerne zeigen —, und haben durch Zerrung eine solche Flächen-

ausdehnung erreicht, daß sie nichtsdestoweniger zur Auskleidung der stark erweiterten Dorsalwand vollauf genügen. Ich will ausdrücklich bemerken, daß das vorgebrachte Bild einem Sagittalschnitt entnommen ist, und daß im Verhältnis zum Lebensalter des untersuchten Subjektes (fünf Tage nach der Spinnreife!), der Evolutionsgrad des Darmes hier als ein außerordentlich vorgeschrittener bezeichnet werden muß.

Fig. 46 bringt einen Horizontalschnitt zur Ansicht, in welchem, bei ungefähr 80facher Vergrößerung, die Verbindung zwischen Mittel- und Vorderdarm sehr lehrreich hervortritt. Die Invagination der Cardia hat sich ausgezogen und geglättet, so daß sie nun ein gerades Kommunikationsrohr *cd*, zwischen Magen und Oesophagealtrichter (*v.a.*) darstellt; der sog. Imaginalring (*a.i.cd*) hört unmittelbar vor der ersten Epithelialfalte des Magens wie abgeschnitten auf. Dabei ist zu beachten, daß der von uns betrachtete Schnitt in nächste Nähe der Ventralwand des Oesophagus fällt, da ohne diesen Umstand die Gegenwart eines so ungewöhnlich hohen Epithels hier nicht verständlich wäre.

Auch Fig. 47 ist von einem Sagittalschnitte, und zwar bei Vergrößerung von etwa 30 Durchmessern, abgezeichnet: sie betrifft aber eine schon sechs Tage alte Puppe. An diesem Objekt ist zunächst ersichtlich, daß der Imaginalring *a.i.cd* nicht mehr mit einer umgebogenen Lefze (Fig. 9), sondern ganz scharfrandig der Mündung des Mitteldarmes sich aufsetzt. Die Cardia ist zu einem geradlinigen Kanale (*cd*) gestreckt; der unterste (hinterste) Teil des Oesophagus erweitert sich dorsalwärts und dehnt sich zu einem rudimentären Saugmagen (*v.a.*) aus; dementsprechend verflacht sich hier immer mehr das Epithel zu gekernten Plättchen, während auf ventraler Seite die Auskleidungszellen noch kubisch gestaltet erscheinen.

Es kann also keinem Zweifel unterliegen, daß bei *B. mori* der Saugmagen aus der Dehnung einer umschriebenen Portion der Dorsalwand im hintersten Oesophagus seine erste Entstehung nimmt. Wo dürfen wir aber die Quelle jener nicht zu unterschätzenden Kräfte suchen, welche einer solchen Arbeitsleistung fähig sein sollen, wie die gewaltsame Zerrung eines Häutchens zur voluminösen Blase sie vorstellt?

Eine verfrühte Erschlaffung der dorsalen Muskulatur des Oesophagus im Vergleich zu jener ventralen oder lateralen kann als Ursache nicht angenommen werden; denn es ließe sich damit allenfalls ein beginnender Prolaps, eine schwache Ausbuchtung der Dorsalwand

erklären, nicht aber eine fortgesetzte, ausgiebige Dehnung derselben, wie sie uns tatsächlich vor Augen steht. Auch die Wirkung eines inneren Druckes muß ausgeschlossen werden, nachdem leicht zu erweisen ist, daß nur in den allerletzten Tagen des Puppenstadiums ein flüssiger Inhalt im Saugmagen sich anzusammeln beginnt. Es bleibt daher nur übrig an eine Zugkraft zu denken, welche an die Dorsalwand des Oesophagus von außen einsetze, um sie in zentrifugale Richtung zu zerren und zu verziehen. Und die mikroskopische Untersuchung einschlägiger Präparate könnte zugunsten dieser Vermutung nicht lauter sprechen.

Man werfe einen Blick auf Fig. 49, welche einen Querschnitt des Vorderdarmes in der Höhe seines Mittelstückes vorstellt, mit Beteiligung der Stelle, von welcher die blasenartige Expansion der Dorsalwand ausgeht. Die kurz vorher betrachteten Präparate waren isoliert, d. h. aus ihrem natürlichen Verbands mit Nachbarorganen und -geweben gelöst worden, was eine gewisse Verlagerung und Deformation der einzelnen Abschnitte unvermeidlich mit sich bringt. Das Präparat, welches Fig. 49 zur Vorlage gedient hat, betrifft hingegen den ganzen unverletzten Vorderkörper einer siebentägigen Puppe, der ohne andre störende Eingriffe nach der Härtung nur einfach in eine Serie von Querschnitten zerlegt worden war. Saugmagen und Oesophagus befinden sich also darin in ihrer natürlichen Lage und Gestaltung, soweit sie von den Nebengeweben beeinflußt werden können, die ich nur der Einfachheit halber nicht eingezeichnet habe. Aber das Auge des Beschauers kann nur mit Überraschung den Konturen des aufkommenden neuen Organs folgen, welches in situ nicht die entfernteste Ähnlichkeit mit jener fast sphärischen Blase verrät, der man im eben fertigen Schmetterlinge begegnet, wenn der flüssige Inhalt ihre Wände auftreibt. In der sieben oder acht Tage alten Puppe handelt es sich vielmehr um einen unregelmäßigen leeren Raum, dessen Wände, aus einer dünnen Zellenmembran zusammengesetzt, bald auseinander rücken, bald bis zur Berührung nahetreten, um schließlich in zahlreiche Zipfel und Falten auszulaufen. Diese vorspringenden und dünn ausgezogenen Teile scheinen die Angriffspunkte abzugeben, wo die vermutliche Zugkraft ihr zentrifugales Spiel treibt. Denn wenn auch die ventrale Wand (*vtr*) des Oesophagus (*es*) im allgemeinen noch hohes zylindrisches Epithel trägt, und dasselbe dorsalwärts, gegen den Saugmagen zu, sich allmählich abflacht, so begegnet man doch ganz konstanten Verschiedenheiten, je nachdem man sich den vorspringenden Endigungen mehr oder

weniger nähert. Wo sich diese letzteren konisch verjüngen, da verdünnt sich zum Zeichen der ausgestandenen größeren Dehnung die Membran so weit, daß im Durchschnitt die einzelnen Epithelzellen samt ihren Kernen ganz verschwinden. In den Einsenkungen dagegen, welche zwischen je zwei gespannten Zipfeln sich krümmen, behalten die Zellelemente eine viel gedrungenere Gestalt, eben weil hier die Zugwirkung nicht recht zur Geltung zu kommen vermochte.

Fragt man nun, woher eine solche Zugkraft genommen werden könnte, um die Dorsalwand des Oesophagus zu einer ansehnlichen membranösen Blase herauszustülpen, so sind meiner Meinung nach nur zwei Möglichkeiten zulässig: Entweder sind dabei interviscerale Muskelfasern tätig, welche vor der eigentlichen Histolyse noch eine ausgiebige Verkürzung erfahren, oder es handelt sich um die Wirkung von Tracheenästen, welche, infolge von Obliteration des dazugehörigen Stigmas, sich immer mehr retrahieren und so allmählichem Schwunde entgegengehen. Was die Gegenwart von intervisceralen Muskelästen anbelangt, so kommen dieselben in der Gegend des Vorderdarmes sehr spärlich vor und ist ihre gewöhnliche Insertionsweise nicht danach, die spitzkonisch auslaufenden Endigungen der evolvierenden Blase zu rechtfertigen. Viel ungezwungener muß es daher erscheinen, die zweite Hypothese zu adoptieren und die Entfaltung des Saugmagens mit einem tatsächlich beobachteten und unabänderlichen Vorgange in Beziehung zu bringen, wie es eben die Involution der vom ersten abdominalen Stigma ausstrahlenden Tracheen einer ist.

Mag dem wie auch immer sein, es steht jedenfalls fest, daß man den in Bildung begriffenen Saugmagen anfangs ganz leer findet, und daß erst nachträglich, kurz bevor der fertige Schmetterling sich anschickt, seine Puppenhülle abzuwerfen und das Seidengespinnt zu durchbrechen, — daß erst nachträglich in demselben eine stark alkalische Flüssigkeit in reichlicher Menge sich ansammelt. Man könnte hier meinen, daß im kritischen Moment das ganze Epithel der Blase gleichförmig in Sekretion geraten müsse. Die mikroskopische Untersuchung zeigt jedoch die volle Unhaltbarkeit einer solchen Vermutung.

Wir haben schon gesehen, daß der Saugmagen anfangs nur eine circumscribte Erweiterung und Dehnung der ösophagealen Dorsalwand vorstellt. In dem Maße, als diese Expansion vorschreitet, wird aber auch der angrenzende Saum jenes Rohrstückes zum Teil mit einbezogen, welches aus der Glättung der Cardiainvagination hervor-

gegangen war und vorwiegend mit Epithelzellen der jüngsten Emission des Imaginalringes überzogen ist. Solchen Elementen wohnt noch eine ungewöhnliche Lebensenergie inne, welche ohne Unterbrechung zu neuen Absorptions- und Assimilationsprozessen neigt. Und so kommt es, daß, während die Oberfläche des Saugmagens in ihrer größten Ausdehnung noch immer larvales Epithel mit breiten und flachen Elementen trägt, an denen der unförmliche Kern nicht einmal deutlich zutage tritt, an der Wurzel des Organs allmählich eine schmale Zone lebenskräftiger imaginaler Zellen emporsteigt, welche noch zu wachsen fortfahren und gleichzeitig eine ganz eigentümliche Modifikation der Form erleiden. In Frontalansicht (Fig. 51), bei hoher Einstellung, bemerkt man zunächst für jede Zelle einen unregelmäßigen Reifen, der nach innen eine zentrale Vertiefung scharf zu umschreiben scheint, nach außen dagegen ohne bestimmte Grenze sich verliert; bei Anwendung von Safranin oder Hämatoxylin färbt sich dieser Reifen mit großer Leichtigkeit. Senkt man langsam den Tubus des Mikroskops, so kann man die Wände der zentralen Grube mit dem Auge verfolgen, wie sie ohne Ordnung bis zum verjüngten Grunde sich bald einbiegen, bald ausbuchten. Am Grunde selbst entdeckt man zuletzt einen flachen, gekrümmten Kern mit zahlreichen Granulationen. Zur Vervollständigung dieser kurzen Beschreibung verweise ich noch auf Fig. 50, welche eine dieser sonderbaren Zellformationen im Profilbild wiedergibt. Man ersieht aus derselben noch besser, daß jedes einzelne Element mit seinem zentralen gekernten Teile sich vertieft, und daher buckelartig nach außen vom Darm vorspringen muß.

Im Innern jeder Drüsenzelle kommt also eine Art Reservoir zustande, welches eine gewisse Menge abgesonderten Produktes in sich zu fassen vermag. Ich glaube aber nicht, daß man darin eine eigentliche Finalität der Einrichtung erblicken darf, wenn man bedenkt, wieviel andre Auslegungen sich darbieten, die den Vorzug einer größeren Einfachheit für sich haben. Man braucht nur anzunehmen, daß auch hier wie bei so manchen andern Geweben das Ectoplasma der betrachteten Zellen einer Verdichtung und Erhärtung anheimfällt. Wo mehrere derselben an den Rändern zusammentreffen, während ihr Wachstum noch im Gange ist, da erfolgt, durch den gegenseitigen Druck begünstigt, zunächst Konfluenz der anstoßenden Partien mit gänzlichem Verluste der territorialen Zellgrenzen. Auch wird es nicht lange dauern bis das Ektoplasma in den Verschmelzungszonen zu cuticulärer Substanz erstarrt und damit die Fähigkeit ein-

büßt, sich mit Safranin oder Hämatoxylin zu sättigen, während im endoplasmatischen Anteil dieselbe noch vollkommen erhalten bleibt. In letzterem fährt aber auch die Wachstumstendenz fort, sich energisch zu äußern. Und weil das erhärtete Ectoplasma nicht mehr nachzugeben vermag, so bleibt offenbar dem bedrängten Endoplasma kein anderer Expansionsweg frei, als sich nach außen in Form eines vorragenden Buckels zu krümmen. Dieser Ausgang ist nur in den letzten Tagen des Nymphallebens zu beobachten, und bald darauf fängt alkalische Flüssigkeit in den Saugmagen sich zu ergießen an, bis er davon ganz erfüllt erscheint.

Hat sich endlich der Schmetterling fertig entwickelt und ist sein Puppenkleid abgefallen, so tritt ein Teil jenes flüssigen Inhalts durch den Mund aus und tränkt das vorliegende Gespinnst des Kokons, wo es durchbrochen werden soll; ein anderer Teil davon fließt in den Mitteldarm hinunter und schwemmt aus demselben die Reste des abgestoßenen larvalen Epithels hinweg. Kein Zweifel kann hingegen darüber aufkommen, ob der flüssige Vorrat des Saugmagens erneuerungsfähig sei oder nicht. Im vollkommenen Imagozustand steht jede Absonderung desselben sogleich still, und die Wände der Blase werden nur durch verschluckte Luft gestrafft. Unterdessen beginnt aber auch die endgültige Involution aller Elemente, welche dessen Wände in Form von secernierenden Drüsen oder von schützendem Epithel überzogen hatten. Sie fließen insgesamt an den Rändern zusammen und verwandeln sich nach und nach, von der Peripherie gegen das Zentrum, in leblose hyaline Substanz, bis ihre Kerne sogar dem Auge sich entziehen; und so gleicht sich alles zu einer dünnen cuticulären Membran aus, an welcher keine Spur ihrer früheren Struktur mehr zu erkennen ist.

---

Mit Bezugnahme auf den Muskelschlauch des Vorderdarmes habe ich nur wenige Bemerkungen folgen zu lassen.

Schon zur Zeit der Spinnreife macht sich in den larvalen Muskelfasern eine progressive Involution geltend, welche einerseits in der Verschmälerung und dem allmählichen Schwunde der fibrillären Substanz, andernteils im steigenden Verhältnis des Protoplasmas ihren Ausdruck findet. Entsprechenderweise findet man den Darm von einer zusammenhängenden Plasmaschicht umhüllt, innerhalb welcher die Fasern selbst verblassen und undeutlich werden, während ihre Kerne zum Teil zergehen, zum Teil eine Art Fragmentation zu viel kleineren Elementen durchzumachen scheinen.

Die schließliche Abräumung der zugrunde gegangenen larvalen Muskulatur durch die Dazwischenkunft von Phagocyten beginnt meist nur nach erfolgter Verwandlung zur Puppe; und zu gleicher Zeit wird auch die imaginale Regeneration derselben durch ganz kleine Zellehen eingeleitet, welche mitten im Detritus sichtbar werden und, anfangs sehr arm an Protoplasma, nach und nach immer mehr zunehmen. So werden sie nach kurzem spindelförmig, verkettet sich untereinander, strecken und durchweben sich derart, daß, besonders oberhalb und unterhalb des Stieles, dem der Saugmagen aufsitzt, der Vorderdarm wie von einem Sphincter umschlossen wird. Von hier strahlen auch zum Saugmagen zahlreiche kontraktile Elemente aus (Fig. 51 *ms.i*), welche dessen Wandung in verschiedener Richtung durchziehen.

Es ist mir nicht gelungen, die eigentliche Herkunft dieser neuen kontraktilen Elemente sicherzustellen. Wenn ich aber bedenke, daß ihr erstes Auftreten dem Zerfalle der Kerne in den larvalen Muskelfasern unmittelbar nachfolgt und sonst nirgends andre Bildungen zu entdecken sind, von denen sie abgeleitet werden könnten, so muß ich wohl der Meinung KOROTNEFFS<sup>1</sup> beipflichten, welcher in den Imaginalmuskeln von *Tinea* nur eine Reform oder eine Reduktion von Larvalmuskeln annehmen zu müssen glaubt.

2. **Mitteldarm.** Ich habe im zweiten Teile dieser Arbeit schon des breiteren auseinandergesetzt, wie das Epithel des Mitteldarmes sich im Larvalstadium während jeder einzelnen Altersperiode vollständig erneuert, und wie die Natur diese totale Abschuppung durch eine massenhafte Produktion junger Elemente ersetzt, welche sich periodisch in eignen Nestern embryonaler Zellen wiederholt, die in der Schleimhaut unter dem Epithel ihren Sitz haben. Eine solche regenerative Bewegung beginnt immer zwei oder drei Tage vor jeder Häutung sich zu äußern; sie hält während der ganzen Dauer des Prozesses an, hört aber kurz nach demselben auf, bis das Anrücken einer andern Häutung sie wieder erweckt und in Gang bringt. Demgemäß ergibt es sich, daß um die Mitte der fünften Larvalperiode die Nester oder Regenerationsherde noch im Zustande der tiefsten Ruhe sich befinden und aus wenig zahlreichen, blassen Elementen sich zusammensetzen, die jeder Färbung widerstehen. Am achten Tage ungefähr wachen die schlummernden Keime zu neuem Leben auf, und vermehren sich so rasch, daß in der spinreifen Raupe das Magen-

<sup>1</sup> Histolyse und Histogenese des Muskelgewebes bei der Metamorphose der Insekten. Biol. Centralblatt. 1892. Nr. 9 u. 10.

epithel fast überall lückenlos erscheint und bald darauf einer reichlichen Sekretion Platz gibt, welche sämtlichen Inhalt des Kanals, die zurzeit vorhandene peritrophische Membran mit einbegriffen, wegschwemmt.

Während dieser Periode außerordentlicher Absonderungstätigkeit wird das Epithel wieder von zahllosen leeren Bechern mannigfach unterbrochen, um welche sich viele junge Keime herumscharen, in Erwartung des passenden Moments, um bis zur Oberfläche sich zu strecken und die Lücken auszufüllen, die allerwärts sich öffnen. Sobald der Sekretionsakt zu Ende ist, haben auf diese Weise alle zerstörten Zellen auch schon Ersatz gefunden, und steht das Epithel nochmals in geschlossener Reihe da (Fig. 52 *ep.lv*). Unsrer besondere Aufmerksamkeit wird jedoch davon angezogen, daß die Keimzellen, welche unter dem Epithel noch immer sich zu vermehren fortfahren, jetzt unversehens eine bisher nie vorgekommene Änderung im äußeren Aussehen nach und nach erleiden. Diejenigen unter ihnen, welche etwas älteren Ursprunges sind und zwischen die Basalenden der Zylinderzellen schon eingedrungen sind, um gegen die freie Oberfläche des Epithels aufzusteigen (*gr.lv* in Fig. 52 und 53), bewahren ihr früheres Verhalten und gleichen in allem den gewöhnlichen Ersatzzellen der larvalen Häutungen: sie sind sphärisch oder leicht gestreckt, besitzen einen verhältnismäßig großen chromatinreichen Kern, ihr Protoplasmakörper ist schmal, wenn auch für Farbstoffe sehr empfänglich. In einer zweiten unmittelbar darunter liegenden Schicht begegnet man statt dessen Elementen jüngeren Datums, welche immer zahlreicher werden und dabei doch etwas flach gedrückt erscheinen, einen dünnwandigen, blasenartigen Kern umschließen, zuweilen einer deutlichen Begrenzung des Protoplasmas noch entbehren (*gr.i* der Fig. 52 und 53).

Will man daher die Existenz von besonderen Imaginalzellen nicht annehmen, welche, zum Unterschied von den bisher beschriebenen Nestern, um diese Zeit neu entstehen oder zum erstenmal dem Auge faßbar werden sollten — und mir sind keine Gründe bekannt geworden, welche zu solcher Annahme berechtigen könnten —, so muß man zu dieser unabweisbaren Schlußfolgerung gelangen: daß bei erreichter Spinnreife, nämlich in den gewöhnlichen Regenerationsherden des Mitteldarmes zunächst Elemente aufkommen, welche die Bestimmung haben, eine reichliche aber schnell vorübergehende Absonderung zur Fortschaffung der letzten Futterreste zu liefern; daß nach Sistierung der besagten Sekretion die Nesterzellen nichtsdestoweniger in ihrem Teilungs- und Vermehrungsprozesse fortfahren; daß

die Produkte dieser letzten Teilungen jedoch — vielleicht unter dem Einflusse eines veränderten Trophismus, da das eingesponnene Insekt ja keine Nahrung von außen mehr aufnimmt — eine Summe von inneren Modifikationen eingehen, durch welche auch das verschiedene Aussehen des nymphalen Epithels bedingt wird, das nur ihnen seine Entstehung verdankt.

Wir sehen in der Tat, wie, von hinten nach vorn schreitend, unter der larvalen Epitheldecke des Mitteldarmes sich nun eine Lage dieser allerjüngsten blassen Zellchen (*gr.i* in Fig. 53) anlegt und ordnet. Dieselben schleichen sich nicht mehr in das larvale Epithel ein, um dort — zwischen den Zylinderzellen — weiter zu wachsen, der freien Oberfläche zu nahen und allmählich so ihrer vollendeten Entwicklung entgegenzugehen. Unter dem Drucke der larvalen Epitheldecke, welche seit Aufhören jeder Absonderung ohne Lücken und Unterbrechungen sich wieder ausbreitet, finden sie keinen Ausweg mehr offen und müssen an Ort und Stelle verharren; sie drängen sich daher zu flachem Mosaik aneinander, wachsen in die Höhe, werden zuerst kubisch (*ep.i*, Fig. 56), dann immer entschiedener zylindrisch (*ep.i* in Fig. 54, 57, 55); schließlich hat ihre Expansionskraft einen solchen Grad erreicht, daß das überlebte Larvalepithel, in welchem keine Bildung von leeren Bechern mehr stattfindet, aber die einzelnen Elemente reichlich der Degeneration anheimzufallen beginnen, wie mit einem Rucke gewaltsam abgehoben wird (*ep.lw*, Fig. 54), so daß es in toto von der neuen, nymphalen Zellenschicht (*ep.i*) weit abzustehen kommt. Unterdessen macht die Degeneration des abgehobenen Epithels (*ep.lw*, Fig. 54) weitere Fortschritte. Die einzelnen Elemente schwinden gewissermaßen dahin, so daß sie nun viel kleiner als am Anfange der Spinnreife erscheinen; sie verlieren jede Färbbarkeit, werden homogen, glänzend, und machen zuletzt den Eindruck länglicher colloider Körper, die häufig sogar zusammenfließen, während ihre Kerne zu öligen Tröpfchen sich auflösen, welche Farbstoffe gierig aufnehmen.

Neben diesen degenerierenden Zellen des abgehobenen Larvalepithels, welche im ganzen und großen doch eine längliche, wenn nicht wirklich zylindrische Gestalt eine gewisse Zeit hindurch behalten, pflegen nach außen noch zahlreiche andre, aber meist rundliche Elemente zu folgen (*ep.lw*, Fig. 58), über deren Herkunft wahrlich auch nicht der leiseste Zweifel aufkommen kann. Denn Form, Größe und Lage bezeichnen sie zur Genüge als larvale Embryonal- oder Keimzellen, welche in den Nestern ihre Entstehung gefunden, noch be-

vor die weiteren Teilungsprodukte daselbst imaginalen Charakter angenommen hatten. In ihrer regelrechten Entwicklung durch die Epitheldecke behindert, welche nach beendigter Sekretion volle Kontinuität wiedererlangt hat und keine offenen Auswege mehr darbietet, sind sie zu einem unvollkommenen abortiven Zustande verurteilt und werden bald darauf mitsamt der larvalen Epitheldecke selbst abgehoben und ausgestoßen, ohne ihre eigentliche Bestimmung je erreichen zu können<sup>1</sup>. Unterdessen haben sich aber die Ventrikelwände allseitig mit einem neuen Epithel überzogen (*ep.i* der Fig. 56, 57, 54 und 55), welches sich durch die außerordentliche Zartheit seiner Elemente von dem vorhergehenden sogleich unterscheidet. Man empfängt von denselben gleichsam den Eindruck, als ob Cyto- und Karyoplasma durch Aufsaugung von Flüssigkeit eine weitgehende Verdünnung ihrer granulösen Inklusionen erfahren und hiermit jeden Schein von Stabilität verloren hätten. Und sie sind auch wirklich noch vergänglicher Natur, obgleich von eigentlichen Verdauungsprozessen bei der Puppe nicht mehr die Rede sein kann. Ihr Kern erhebt sich nach und nach vom Grunde des Zellkörpers gegen die freie Oberfläche; diese letztere zeigt sich sehr häufig mit einem deutlichen Bürstensaum besetzt; eine blasse Sphaerula wird ausgeschieden, und zuletzt bleibt nur eine dünne durchscheinende Tüte übrig, welche nicht lange darauf abgestoßen wird, damit ihr Platz einem frischen Zellelemente fromme, das aus dem nächstliegenden Keimneste nachrückt. Wenn auch in sehr spärlichem Grade, stellt sich also anfangs auch im Puppenstadium eine merkliche Absonderung mit teilweiser Abschuppung des Epithels ein; und ganze Wolken solcher freige wordenen kleinen Sphaerulae umgeben von allen Seiten die im Mitteldarm verbliebenen Reste des degenerierten Larvenepithels, mit denen sie verschmelzen, bis der ganze Inhalt des Kanals eine gleichmäßige harzige Konsistenz angenommen hat.

---

<sup>1</sup> Diese von mir als abortiv bezeichneten Gebilde dürften den spindelförmigen Zellen entsprechen, welche bei *Musca* und *Tenebrio* das Corpus luteum umgeben. VAN REES (Beiträge zur Kenntnis der inneren Metamorphose von *Musca vomitoria*. SPENGLERS Zool. Jahrb. Bd. III) hatte geglaubt, dieselben als Bindegewebszellen ansehen zu müssen; RENGEL (Über die Veränderungen des Darmepithels bei *Tenebrio molitor* während der Metamorphose. Diese Zeitschrift. LXII. Bd.) leitete sie von eingewanderten Mesodermalelementen, KOWALEVSKY (l. c.) hingegen von den Imaginalinseln des Mitteldarmes ab. Auch P. DEGENER (Die Entwicklung d. Darmkanals d. Insekten während der Metamorphose. Zool. Jahrb. Abt. f. Anatomie. 1904. Bd. XX) deutet sie im Sinne abortiver Regenerationszellen.

Sobald diese Amalgamierung vollendet ist, d. h. nach Ablauf der drei oder vier ersten Tage des Puppenlebens, läßt die schon an und für sich sehr schwache Sekretionstätigkeit noch weiter nach, um fast vollständig zu erlöschen. Dann ergeben sich aber für die Zellen des dermaligen Epithels wieder günstigere Bedingungen zum Ansatz: die Kerne werden chromatinreicher und nehmen die Mitte des Zellkörpers ein; das Cytoplasma hat ein weniger blasses, durchscheinendes Aussehen, es enthält zahlreiche Granulationen und färbt sich mit Safranin; an dessen freiem Rande differenziert sich scharf ein Streifensaum, der bei geeigneter Vergrößerung in lange biegsame Cilien sich zerlegen läßt. Und damit ist auch der letzte Schritt getan, um die vollkommene imaginale Umwandlung des Mitteldarmepithels zu erreichen, welches von nun an, da der Schmetterling von *Bombyx mori* keine Nahrung zu sich nimmt und die Bereitung von Verdauungssaft deshalb ganz überflüssig geworden, jeder weiteren Aufgabe ledig bleibt. Selbst die Fortschaffung der letzten larvalen Überreste aus dem Darne fällt nun dem alkalischen Sekrete des Saugmagens zu, und es ist leicht zu begreifen, daß unter solchen Umständen auch die Abscheidung einer peritrophischen Membran ganz zwecklos wäre. —

Der Wiederaufbau des demolierten Muskelschlauches findet auch im Mitteldarm auf ähnliche Weise wie im Vorderdarne statt.

Noch bevor die Raupe ihre volle Spinnreife erlangt, kann man an den larvalen Muskelfasern schon eine Verschmälerung, eine Volumsverminderung ihres fibrillären Anteils nachweisen, welches sich ganz besonders an der Kreisfaserschicht und am vorderen Ende des Mitteldarmes kundgibt. Die einzelnen Fibrillen verlieren immer mehr an Breite, werden lineär, krümmen sich wellig der Länge nach, legen sich über- und durcheinander, ohne Regel und Ordnung (*ms.tr*, Fig. 32).

Etwas später, während die Raupe noch im Spinnen begriffen ist, macht sich in der Darmmuskulatur eine gewaltsame Verkürzung geltend, infolge welcher die Membranen des Sarkolemmas senkrecht zur Länge der Fasern sich falten und runzeln. Dadurch kommt eine scheinbare Querstreifung zustande, die stellenweise mit der charakteristischen Zeichnung der kontraktiven Substanz verwechselt werden könnte; und ist die Täuschung um so leichter, als letztere meistens schon zum großen Teile dem Schwunde verfallen ist, während das Sarkolemma unversehrt sich erhält und noch leichter als früher veranschaulicht werden kann. In dieser Beziehung verweise ich ausdrücklich auf die zahllosen fadenförmigen Sarkolemmafortsätze, welche im Verein mit spärlichem Bindegewebe unter dem Epithel sich aus-

breiten und dort eine Art diskontinuierlicher Membrana propria zusammensetzen. In Präparaten, wo der Schnitt die Magenwand unter spitzem Winkel trifft, sieht es dann aus, als ob die betreffende Schicht eine viel bedeutendere Dicke besäße als ihr in Wahrheit zukommt, und scheinen jene Fäden in ganzen Bündeln gegen die freie Oberfläche sich aufzurichten (*ent*, Fig. 57).

Andererseits macht auch die Involution der kontraktilen Muskelsubstanz immer größere Fortschritte. Die verschmälerten eingezogenen Fibrillen liegen in einer protoplasmatischen Masse eingebettet, welche umgekehrt an Ausdehnung immer mehr gewinnt. Und so stellt sich in kurzem ein Zustand ein, wie er in Fig. 54 abgebildet ist, wo die ganze Kreisfaserschicht zu einem homogenen Plasma mit eingeschlossenen Querschnitten fibrillärer Substanz (*ms.c*) reduziert wurde. Die Längsfasern dagegen (*ms.l*) zeigen sich hier verhältnismäßig weniger tief angegriffen; und da sie auch ihre Kontraktionsfähigkeit noch nicht eingebüßt haben, so darf es nicht wundernehmen, wenn der Mitteldarm zuletzt sehr verkürzt gefunden wird, die Kreisfaserbündel in den halbverflüssigten Plasmamassen sich mannigfaltig übereinander schieben, so daß die ganze Wand eine außerordentliche Stärke erreicht, die Lichtung des Kanals zu immer geringerem Kaliber heruntersinkt.

Nichtsdestoweniger begegnet man im Muskelschlauch des Mitteldarmes — so sehr er auch vom Schwunde sonst mitgenommen ist — noch keiner Spur von eigentlicher Phagocytose. Es treten allerdings zwischen den kontraktilen Fasern hier und dort einzelne Leucocyten auf (*lc*, Fig. 32), aber sie verraten nicht im entferntesten wilde Gelüste. Erst wenn die Umwandlung zur Puppe eine vollendete Tatsache ist, erst dann brechen die Leucocyten in hellen Massen zwischen die auseinander gedrängten Muskelfasern ein, von vorn nach hinten unwiderstehlich vordringend; schieben sich schmiegsam und winden sich durch die engsten Pässe hindurch, schwellen rasch an, wo die Räumlichkeit es gestattet, und schicken sich sofort an, ihr Zerstörungswerk zu beginnen. In solchem kritischen Moment beleuchtet sie Fig. 55 (*lc*), welche einem Präparate der vorderen Portion des Ventrikels aus einer zweitägigen Puppe entlehnt ist. Fig. 56 dagegen stellt einen sehr geneigten Schnitt durch die Mittelpartie desselben Ventrikels vor, wo die eingedrungenen Leucocyten noch nicht recht Zeit gefunden haben in der neuen Werkstätte sich einzurichten, und die angewiesene Arbeit zu übernehmen.

Zu gleicher Zeit, als der Abbau vonstatten geht, fangen im

Muskelschlauche die gewöhnlichen kleinen Spindelzellen an aufzutreten, welche sich nach und nach verketteten, um ohne weiteres die imaginale Muskulatur anzulegen. Beim wirren Durcheinander von Bleibendem und Vergänglichem, das sie umgibt, ist es nicht leicht zu entscheiden, woher sie eigentlich kommen, will man nicht gefährlichen Täuschungen sich aussetzen. Bedenkt man aber, daß noch kurz vorher in den Muskelschläuchen des Darmes ähnliche präexistente oder von außen zutretende Zellen nicht erkennbar waren, und daß jetzt im Gegenteil die Kerne der larvalen Muskeln in eine viel größere Anzahl isolierter Elemente zu zerfallen scheinen, so kann die Vermutung eines genetischen Verbandes zwischen der Muskelhaut der Imago und den sog. Kernketten der Larve nur eine Bestätigung finden.

Bei Puppen, welche fünf oder sechs Tage alt sind, ist der Substitutionsprozeß jedenfalls schon vollständig zu Ende geführt.

---

In seinen ersten Untersuchungen über die Metamorphose von *Musca vomitoria* hatte WEISMANN für den Chylusmagen die Gegenwart eines gelblichen Zellenhaufens angegeben, welcher im Laufe der nächsten Zeit an seiner äußeren Oberfläche eine strukturlose Cyste abscheiden sollte. Zuerst sprach WEISMANN die Ansicht aus, daß jener gelbliche Körper die Überreste des zerfallenen Vorderdarmes vorstelle; und kann man GANIN die Priorität nicht abstreiten, in demselben statt dessen das Magenepithel der Larve erkannt zu haben, welches bei der Metamorphose zur endgültigen Austreibung verurteilt wird. Alle diejenigen Forscher, die sich mit der postembryonalen Entwicklung der Insekten beschäftigt haben, sind dagegen noch heute in der sehr befremdlichen Behauptung einig, daß die Überreste des abgehobenen larvalen Epithels, zu einer kompakten Masse verschmolzen, eine Umhüllungscyste nach außen abscheiden, innerhalb welcher eine partielle Resorption des verbrauchten oder abgenutzten Materials vor sich gehen soll.

Ich will mich nicht darüber aufhalten, ob und inwiefern eine solche Angabe zu dem von BIZZOZERO<sup>1</sup> entdeckten und nachträglich von RENGEL<sup>2</sup> bestätigten Faktum Beziehungen haben könne, daß bei *Hydrophilus piceus* nämlich die Epithelzellen des Mitteldarmes an

---

<sup>1</sup> Atti d. R. Academia delle Scienze in Torino 1892 und 1893.

<sup>2</sup> Über die periodische Abstoßung und Neubildung des gesamten Mitteldarmepithels bei *Hydrophilus*, *Hydrous* und *Hydrobius*. Diese Zeitschrift. 1898.

ihrer Basalfläche eine kräftige Chitinmembran absondern. Dies festgestellt, würden bei *Hydrophilus* und Nächstverwandten folgende Schichten von innen nach außen sich aneinander reihen: zunächst eine Epithellage, darauf die vom Epithel selbst abgesetzte Chitinmembran, dann die Membrana propria, endlich der Muskelschlauch. Wird nun das Epithel von den Magenwänden in toto abgehoben, so muß man annehmen, daß die Chitinmembran, welche einen integrierenden Bestandteil desselben ausmacht, dem gleichen Zuge gehorcht und folglich eine Art umhüllender Cyste vorspiegelt, deren Entstehung vor dem abschließenden Akte weit zurückreichen würde. Aber wie dem auch sein mag, für *Bombyx mori* muß ich bestimmt in Abrede stellen, nicht nur daß während der Larvenperioden das Mitteldarmepithel sich basal zu einer kontinuierlichen Chitinmembran verdichte, sondern auch daß die in das Lumen des Kanals abgestoßenen Epithelreste in einer strukturlosen Cyste eingeschlossen je vorgefunden werden. Diese Abweichung hat wahrscheinlich darin ihren Grund, daß selbst zur Zeit der Häutungen bei der Seidenraupe die periodische Erneuerung des Mitteldarmepithels nicht mit einem Schlage sich vollzieht, sondern sprungweise bald hier, bald dort so verläuft, daß bis zum vollständigen Abschlusse des Prozesses mehrere Tage gewöhnlich vergehen. Und so wird es erklärlich, daß bei unsrer Puppe das abgestoßene larvale Epithel im Zentrum des Corpus luteum allerdings vorherrscht, aber streckenweise doch auch bis zur äußersten peripherischen Zone desselben reicht, wo sich im Gegenteil unzählige Tröpfchen und Kügelchen aus dem regenerierten Epithel vorwaltend ansammeln: Tröpfchen und Kügelchen, welche nach und nach zusammenfließen, die zerfallenden Elemente des Corpus luteum durchschwängern und schließlich in demselben zu einer homogenen harzigen Masse aufgehen.

Die zylindrischen Elemente des abgestoßenen larvalen Epithels, sowie die halbflüssige Absonderung, die dem nymphalen Epithel entstammt, sind jedoch auch bei der Seidenraupe nicht die einzigen Bestandteile des gelben Körpers. Dem kurzen Zeitraume, welcher zwischen Ablösung des larvalen und Herstellung des nymphalen Epithels verfließt, entspricht seitens der Keimnester — wie schon oben hervorgehoben worden ist — eine reichliche Emission von Embryonalzellen, welche im allgemeinen zwar die Charaktere des larvalen Typus an sich tragen, aber nicht dazu kommen, sich zu Zylinderelementen auszubilden, noch bevor sie aus dem organischen Verbande mit dem Darne ausgeschieden werden. Diese abgefallenen Embryonalzellen finden sich nun dem gelben Körper überhaupt einverleibt,

kommen aber in dessen oberflächlicher Zone ganz besonders zahlreich vor; sollten sie mit jenen spindelförmigen Zellchen gleichbedeutend sein, welche bei *Musca vomitoria* und *Tenebrio molitor* den gelben Körper gleichsam mit einer eignen Hülle bekleiden?

Wenn KOWALEVSKY recht hat, wo er sie von den Keimnestern des Mitteldarmes ableitet, wäre meine Vermutung nicht unbegründet, da ja bei *B. mori* die mit dem Larvalepithel abgefallenen Embryonalzellen ganz bestimmt dieselbe Natur besitzen, d. h. nichts anderes vorstellen als abortive Epithelialzellen. Man darf aber nicht vergessen, daß die Auslegung KOWALEVSKYS sowohl von VAN REES als von RENGEL bekämpft wird; und so bleibt auch die Lösung meines Zweifels bis auf entscheidendere Beweise hinausgeschoben.

3. **Hinterdarm.** Auch hier reichen die ersten Zeichen, welche der Reform dieses Darmabschnittes vorausgehen, schon mehrere Tage hinter die Spinnreife zurück, und bestehen einerseits im unaufhaltbaren Schwunde der Muskeln oder vielmehr des fibrillären Teiles derselben, sowie anderseits in einer gewissen Verkleinerung und Schrumpfung der zum Zellschlauche gehörigen Elemente (Epithel). Es handelt sich also im ganzen und großen um dieselben Erscheinungen, die wir schon vom Vorderdarme her kennen, wo ja der Schwund der Muskulatur zuerst von einer Retraktion der ganzen Darmwände begleitet ist und die auskleidenden Epithelzellen eine Deformation mit bedeutender Reduzierung ihrer früheren Dimensionen erleiden. Ein gewisser Unterschied bleibt aber dennoch bestehen. Denn beim Vorderdarm sind beide Erscheinungen so eng miteinander verbunden, daß man nicht umhin kann, in der zweiten gewissermaßen eine Folgewirkung der ersteren zu vermuten. Beim Hinterdarm dagegen ist diese Correlation viel weniger ausgesprochen, und bewährt sich die Unabhängigkeit des Zellschlauches vom Muskelschlauche ganz besonders im Rectalabschnitte, wo die Muskelwände vom Epithel weit abstehen und um dasselbe einen leeren Raum zur Aufnahme der Renalgefäße begrenzen. Trotz diesem Mangel an gegenseitigem Zusammenhange sehen wir aber doch am Epithel des Rectums eine ähnliche Reihe von Veränderungen eintreten, wie wir sie anderwärts schon beobachtet haben: die einzelnen Elemente schrumpfen etwas ein, rücken voneinander ab, sammeln ihren verästigten Kern zu einer rundlich blasigen Form zusammen, und vertrocknen schließlich an ihrem freien Ende zu hyaliner Substanz, während an seinem Basalteile das Cytoplasma für Farbstoffe sich noch lebhaft empfindlich erweist.

Im Hinterdarme von *B. mori* gehen also die ersten Zeichen der Involution vom Rectum aus und teilen sich nach vorn dem Blind- und dem Dünndarm mit.

Ist der Kokon fertig gesponnen, und der Augenblick nahe, wo die immobilisierte Raupe zur Puppe umgewandelt erscheinen wird, so bestehen am Rectum nunmehr wenige Überreste der larvalen Muskelhaut (*ms.lv*, Fig. 69); die imaginalen Muskeln (*ms.i*) sind kaum angelegt; und das Epithel ist noch rein larvaler Herkunft, wenn auch seine Elemente eine allgemeine Verkleinerung mit Streckung der früheren Gestalt erfahren haben.

Am Colon ist die larvale Muskulatur zwar noch gegenwärtig, und fehlen scheinbar noch alle imaginalen Ersatzgebilde; aber die einzelnen Fasern sehen verschmälert aus und befinden sich im Zustande der äußersten Retraktion (*ms.e*, Fig. 60). Infolgedessen ist auch das Epithel gezwungen dem Drucke nachzugeben, welches seine Elemente von den Seiten bedrängt. Und so ändert sich das gegenseitige Verhältnis ihrer Dimensionen im Raume: die Zellen nehmen einen entschieden zylindrischen Typus an, ihr Kern ist zur rundlichen Form zurückgekehrt, an ihrer freien Fläche deutet sich ein schmaler Bürstensaum an, als einziges Überbleibsel jener radiären Schraffierung, durch welche in der nicht ganz ausgewachsenen Larve das ganze Kanalepithel ausgezeichnet war. Was speziell die Riesenzellen *eg* (Fig. 60) betrifft, deren verdichtetes Ectoplasma, wie früher gezeigt wurde, den Ringmuskelfasern *ms.e* zum Ansatz dient, wollen wir uns hier mit der Konstatierung begnügen, daß sie durch Größe und Verhalten sich noch ebenso von den Nachbarzellen auf den ersten Blick unterscheiden; im weiteren Verlaufe dieser Untersuchungen wird die Gelegenheit nicht fehlen auf sie zurückzukommen, um das weitere Schicksal zu verfolgen, das ihnen beschieden ist.

Am Dünndarm endlich sind die unterdessen erfolgten Veränderungen noch weniger vorgerückt, wie Fig. 59 zeigt, welche von einem Querschnitte dieser Darmpartie in der Höhe der Renalmündungen (*r*) abgezeichnet ist. Die Epithelzellen *ep* haben allerdings die Pflasterform schon aufgegeben und verschmälern sich zu meist konischen Bildungen, an welchen nicht selten ein gestreifter Saum noch wahrgenommen wird; dafür behaupten aber die larvalen Fasern des Muskelschlauches ihre Verteilung und Ausdehnung noch in ganz ungeschmälertem Maße.

Im allgemeinen schreitet also die Metamorphose des Hinterdarmes jedenfalls von hinten nach vorn, d. h. von den älteren zu den

jüngeren Gewebeelementen vor, welche im Laufe der Zeit hinzugekommen sind, um zur Vergrößerung des ganzen Organs beizutragen. Besondere Erwähnung verdient aber der Umstand, daß, ebenso wie an der Mundöffnung das Epithel des Vorderdarmes sich vom Ectoderma durch eine scharfe Linie abhebt, auch an der Analöffnung der Übergang zum äußeren Integument ganz unvermittelt stattfindet. Wo der *Musculus levator ani* (*l.a.*, Fig. 70) am Rectum sich inseriert, da ist auch die Grenze gegeben zwischen zwei verschiedenen Gebieten, welche derart zusammenstoßen, daß oberhalb derselben schon die erste Auskleidungszelle (*ep.r*) alle Kennzeichen des Darmepithels an sich trägt, unterhalb derselben die Charaktere des Hypoderma rein zutage treten (*ect.i*, Fig. 70). Die Trennung könnte also nicht schärfer sein, und ist an und für sich ein hinreichender Grund, um bestimmt auszuschließen, daß bei *B. mori* das äußere Integument besondere Imaginalscheiben besitze, welche am Anus unter der Form eines Epithelialzylinders in die Tiefe dringen. Eine solche Regeneration des larvalen Rectums bei der Metamorphose ist bekanntlich von KOWALEVSKY<sup>1</sup> für die Musciden verfochten worden.

Kehren wir nun zur Analyse der einzelnen Evolutionsphasen zurück. Während der Muskelschlauch des Hinterdarmes also zu Schwunde kommt, und das Epithel infolge Verengung des belegten Kanals gezwungen ist sich bis zu völliger Umgestaltung zusammenzudrücken und zu verziehen, wacht auch der sogenannte Imaginalring des Pylorus zu neuem Leben wieder auf. Vom Zwange der Cuticula befreit (*ct.i.p.*, Fig. 58), welche am vordersten Saume, an der Eingangsmündung zum Dünndarm, zwar noch festhaftet, aber im übrigen vom darunterstehenden Epithel schon ganz abgelöst erscheint, nimmt der Imaginalring seine Prolifikationsfähigkeit wieder auf und produziert durch fortgesetzte mitotische Teilungen zahlreiche neue Zellchen, welche sofort dem Dünndarme zu weitergeschoben werden, um späterem Nachwuchse Platz zu geben. In demselben Maße als

---

<sup>1</sup> Beiträge zur Kenntnis der nachembryonalen Entwicklung der Musciden. Diese Zeitschrift. 1887. In seiner Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von *Hydrophilus* (Diese Zeitschrift. LXVIII. Bd. 1900) leitet DEGENER den imaginalen Dünndarm vom Keimring am Pylorus ab, während im Enddarme spezielle Nester von Regenerationszellen tätig sein sollen. In einer späteren Arbeit (Die Entwicklung d. Darmkanals der Insekten während d. Metamorphose (Zool. Jahrb., Abt. f. Anatomie. 1904. XX) erscheint diese Ansicht vom Verfasser selbst etwas modifiziert, indem bei der Metamorphose des Enddarmes das larvale Epithel nun einfach reformiert wird, ohne Beitrag von imaginalen Elementen.

sie von ihrem Ursprungsorte sich entfernen, nehmen sie auch an Größe zu; und da sie sich bald im weiteren Wachstum gegenseitig behindern, können sie nur nach innen ausweichen. Dann wird aber das Epithel immer höher, das Lumen des Kanals immer enger. Und im Sagittalschnitte erscheint daher der Pylorus von zwei seitlichen dicken Epithelpolstern umschrieben, welche bis zur unmittelbaren Berührung einander nahen könnten (*py*, Fig. 58), wenn nicht die abgehobene Cuticula (*ct.i.p*) dazwischen läge. Im Grunde genommen ist dieser ganze Vorgang also nicht von demjenigen verschieden, der sich bei allen vorausgegangenen larvalen Häutungen abgespielt hat. Dies hindert gewiß nicht, daß in der pränymphalen Periode die Produktion neuer Epithelialzellen so außerordentlich reich ausfallen könne, um vorübergehend die freie Kommunikation zwischen Mittel- und Hinterdarm aufzuheben. Eine solche Unterbrechung, wenn sie je stattfindet, dürfte aber nie anders als rein mechanischer Natur sein; und wie es schon am geeigneten Ort für den Imaginalring der Cardia geschehen ist, so muß ich auch für den Pylorus der Seidenraupe jeden Anfang eines organischen Verschlusses auf das bestmögliche leugnen.

Die ausgiebige Emission seitens des Pylorus von jungen Epithelialzellen, welche wie ein langsamer Strom längs den Wänden des Dünndarmes sich ergießen, bringen natürlich eine gewisse Verlängerung des Hinterdarmes überhaupt mit sich, da sie ja nicht den Platz anderer unterdessen abhanden gekommener Elemente einzunehmen haben, sondern den schon vorher bestehenden sich einfach beigesellen und hinzufügen. Trotz alledem fühle ich mich aber nicht berechtigt denjenigen beizustimmen, welche in der Metamorphose des Hinterdarmes eine vollständige Regeneration desselben auf Kosten des Pylorusringes erblicken zu müssen glauben. Ich unterschätze die genetischen Beziehungen, welche Vorder- und Hinterdarm mit dem sog. Imaginalringe der Cardia resp. mit jenem des Pylorus verknüpfen, ganz sicher nicht, und habe sogar mit der Behauptung nicht zurückgehalten, daß diese zwei Proliferationsringe, welche ursprünglich in der Ektodermalebene des Keimstreifens lagen, als die einzigen wahren Erzeuger beider Darmabschnitte angesehen werden müssen. Sie werden nämlich zusammen mit den Primordialeinstülpungen des Stomodäums und des Proctodäums in die Tiefe versenkt und fahren in der neuen Stätte fort junge Elemente in zentrifugalem Sinne so zu emittieren, daß ihre Entfernung vom ursprünglichen Ausgangspunkte sich vergrößert, und der Invaginationsschlauch, an dessen blindem Ende sie

liegen, zugleich immer länger wird. Ist aber einmal das Verdauungsrohr in seiner ganzen Ausdehnung durchgängig geworden, so kehrt bei jeder Häutung — solange das Larvalleben dauert — ein kurzer Ausbruch erneuter Tätigkeit in den Proliferationsringen der Cardia und des Pylorus wieder, welche nunmehr nahe den Endmündungen des Mitteldarmes festsitzen. Daraus muß also erstens geschlossen werden, daß schon während der periodischen Larvalphasen unsre Proliferationsringe als Vermehrungs- oder Vergrößerungszentren überhaupt funktionieren, weshalb der ihnen allgemein beigelegte Namen von Imaginalringen nicht recht passend und bezeichnend erscheinen will. Ferner muß man aber auch zugeben, daß bei der Umwandlung der Larve zur Puppe die bezüglichen Brutemissionen der Cardia und des Pylorus ebenso wie bei den Larvalhäutungen zur Belegung einer nur kurzen Strecke ausreichen und demgemäß eine nur schmale Zwischenzone einfügen, durch welche das ältere Epithel vorhergegangener Emissionen von seiner Ursprungsquelle weiter abzustehen kommt, ohne deshalb im geringsten von Zerstörung bedroht zu sein. Mit andern Worten: Dem Proliferationsringe des Pylorus fällt auch bei der Verpuppung besonders die Aufgabe zu, mit seinen Emissionen den Hinterdarm zu verlängern, nicht aber dessen Epithel durch Ersatzelemente zu regenerieren.

Wir sehen nun in der Tat, daß der Hinterdarm der jungen Puppe eine außerordentliche Dehnung erfährt. Aber deshalb bin ich doch nicht geneigt für dieselbe den Pylorus ausschließlich verantwortlich zu halten. Denn bedenkt man, daß die bisherige Einteilung des larvalen Hinterdarmes in Dünn-, Dick- und Enddarm bei der Puppe zum größten Teil verschwunden ist, so kann man wohl nicht umhin, dieses Resultat mit auf Rechnung des Muskelschlauches zu setzen, welcher zu derselben Zeit einer vollständigen Erneuerung zum Opfer fällt. Und ich glaube nicht, daß ohne eine solche Annahme es verständlich werden könnte, wie der nymphale Darm zu seiner dünnen und langgestreckten Form gelangen sollte, welche zwischen den zwei äußersten Insertionspunkten zu einer weiten Windung sich zusammenlegen muß, um Platz zu finden, nachdem die einzelnen Zellen des alten Larvalepithels ja noch immer sich zu verkleinern fortfahren und auf eine viel engere Grundfläche zusammengedrängt werden.

Diese allgemeine Ausglättung der äußeren Form ist jedoch nur vorübergehend. Und während der Dünndarm in einer Flucht mit

dem vorderen Abschnitt des Colons zu einem schwächtigen, aber gleichförmigen Rohre verschmilzt, beginnt im hinteren Abschnitt desselben die dorsale Wand sich langsam auszubauchen, wie aus dem Vergleiche der Fig. 61 und 62 hervorgeht, welche von zwei nahe aufeinander folgenden Querschnitten des Colons aus einer dreitägigen Puppe abgebildet sind. Was Schnittrichtung und Ubiocation anbelangt, entspricht die Fig. 61 genau der Fig. 60, welche auch bei gleicher Vergrößerung gezeichnet wurde, nur mit dem Unterschiede, daß letztere einer noch spinnenden Raupe entnommen ist, erstere dagegen einer jungen Puppe angehört. Fig. 61 zeigt somit das vordere Colon im Querschnitte, wie es allmählich zu einem schwächtigen Rohre gleichsam in sich selbst zusammengesunken ist: mit einer inneren Auskleidung von Zellen, an welcher wahrlich niemand, der ihre successive Umwandlung nicht Schritt für Schritt verfolgt hätte, ein Zeichen ihrer larvalen Abkunft mehr erkennen könnte; mit einer äußeren Umhüllung, wo die frühere Muskulatur durch neue imaginale Elemente (*ms.i*) schon vollständig ersetzt ist. Aber nur wenige Schnitte weiter nach hinten begegnet man der Fig. 62, wo die Lichtung *t* die Endmündung des Colonstückes aus der vorhergehenden Figur darstellt und eben im Begriff steht, sich dorsal (*ds*) zu einer Blase (*v.c*) zu erweitern, deren vorderste Kuppe vom Messer zum Teil abgetragen wurde.

Um diese Zeit ist die Ursache, welche die beginnende Erweiterung des hinteren Colons unmittelbar hervorruft, noch nicht recht verständlich. Man findet allerdings in der betreffenden Gegend eine gewisse Anzahl von Mitosen — und will ich nicht unterlassen hier daran zu erinnern, daß im Gegenteil bei der ersten Vorstülpung des Saugmagens ganz vergebens von mir nach ähnlichen Bildern gefahndet worden war. Jedenfalls handelt es sich aber um vereinzelte Fälle, welche, wenn sie auch zu einer teilweisen Verjüngung des altersschwachen Epithels genügen dürften, zu einer so ansehnlichen Erweiterung der Wandflächen doch unzulänglich erscheinen, während die Dorsalwand des Colons nichtsdestoweniger sich immer mehr ausdehnt, bis sie schließlich eine birnförmige, auf kurzem Halse sitzende Blase darstellt, in welcher man unschwer die rudimentären Anfänge des voluminösen Cöcalorgans erkennt.

Schon jetzt richtet die anwachsende Cöcalblase ihren blinden Grund nach vorn, so daß sie gewissermaßen auf den vorderen Abschnitt des Colons zu ruhen kommt. Machen wir uns darauf an die Untersuchung einer etwas weiter vorgeschrittenen Schnittreihe, wie wir

solche aus einer viertägigen Puppe uns verschafft haben, so begegnen wir, ungefähr in der Höhe des fünften Abdominalsegmentes, der Fig. 63. An derselben bemerkt man zunächst ventralwärts einen Querschnitt des Dünndarmes (*t*) mit innerer Auskleidung von Larvalzellen, welche in fortgesetzter Verkleinerung noch begriffen sind, indem ihr Apicalteil hyalinisiert, so daß die äußere Umhüllung sich immer enger um den inneren Epithelschlauch schließt; dorsalwärts erscheint im Sehfelde die terminale Kuppe der Cöcalblase (*v.c.*), welche ebenfalls larvales Epithel in vorwiegendem Maße trägt. Führt man mit der Durchsicht der Schnittreihe in der Art fort, daß allmählich das Caudalende des Insekts näher rückt, so bleiben eine Zeitlang der Dünndarm und die Cöcalblase noch nebeneinander, ohne irgendwie in Connex zu treten. Sobald aber der Dünndarm sich zum vorderen Abschnitt des Colons noch weiter verjüngt, wird er von der Cöcalblase fast allseitig umfassen, wie Fig. 64 zeigt, welche die gegenseitigen Beziehungen der zwei Gebilde kurz vor ihrer Vereinigung anzudeuten bestimmt ist. Unterhalb der Stelle, wo die Cöcalblase den Dünndarm in sich aufgenommen hat, bewahrt sie noch die ventrodorsale Abplattung (Fig. 65 und 66). Dabei verengt sie sich aber zusehends, und läuft konisch in den rectalen Endabschnitt aus, welcher, in seiner ganzen Ausdehnung ebenfalls verkürzt und verschmälert, unmittelbar nach außen mündet (Fig. 67).

Schritt für Schritt, wenn auch in rascher Aufeinanderfolge, hat also der Hinterdarm seine ganze Konfiguration gründlich geändert. Und eine junge Puppe, welche erst vier Tage alt ist, lehrt uns, daß man an demselben nun unterscheiden muß: zunächst ein langes, dünn ausgezogenes Rohrstück, welches den eigentlichen Dünndarm der Larve, sowie den vorderen Abschnitt ihres Colons in sich begreift; ferner eine birnförmige Blase, die durch enorme Erweiterung der Dorsalwand aus dem hinteren Colon hervorgegangen ist; zuletzt einen kurzen weiten Schlauch, der gleichsam wie ein Blattstengel die Cöcalblase trägt und mit dem Anus verbindet.

Die geschilderte Umwandlung ist so auffallend, daß es keiner besonderen Hilfsmittel bedarf, um vom Auge sogleich erfaßt zu werden. Dagegen verdanken wir nur dem Mikroskop die Kenntnis gewisser Einzelheiten in der Struktur des reformierten Organs, welche für die modifizierte Biologie des fertigen Insektes nicht ohne Bedeutung sein können.

In der konischen Ringzone der Cöcalblase, welche sich zwischen Einmündung des Dünndarmes und Austritt des Enddarmes erstreckt,

begegnet man so, mitten unter dem gewöhnlichen Epithel larvalen Ursprunges, jenen eigentümlichen Riesenzellen, die ich im Vorausgehenden für den Dickdarm der Larve beschrieben habe (s. S. 555): wo sie am Grunde der sechs charakteristischen Längsfurchen zu ebenso vielen regelmäßigen Reihen oder Säulen sich geordnet hatten und gleichzeitig von den Muskeln der Kreisfaserschicht als beliebte Insertionsstellen aufgesucht wurden. Wer nun die Figuren 43 *cip* und 60 *eg* miteinander vergleicht, der wird sofort inne, daß, wie die viel kleineren Nachbarzellen, auch unsre Riesengebilde während der Zeit, die dazwischen verflossen ist, tiefgehende Veränderungen erlitten haben. Sie sind noch bedeutend an Größe gewachsen, zeigen eine viel gedrungene Gestalt, und haben eine ganz andre Verteilung angenommen. Denn zum Unterschiede von der früheren Anordnung, die sie streng in Reihe und Glied erhielt, zerfallen sie bei der jungen Puppe zu kleinen Gruppen von drei, vier oder höchstens fünf Elementen, welche rosettenartig um ein gemeinschaftliches Zentrum sich lagern (*e.g* in Fig. 77 und 78), und so in mehrfachen, ungefähr konzentrischen Ringen den verschmähigten konischen Wurzelteil des Organs besetzen. Die Gesamtzahl dieser drüsenartig zusammenschließenden Zellaggregate dürfte sich im Mittel auf etwa 100 Stück für jede Cöcalblase belaufen.

Aber eine andre Überraschung ist uns in dieser selben Gegend noch beschieden. Sowie in der jungen Puppe, nach vollständigem Zerfall der larvalen Muskulatur, das hintere Colon dorsalwärts sich auszuweiten beginnt, um die rudimentäre Cöcalblase anzulegen, — habe ich gemerkt, daß die kurzen Muskeläste, welche an den Riesenzellen (*eg*, Fig. 60) sich festsetzen, noch lange bevor diese letzteren ihren Standort verlassen, um sich darauf, wie oben gesagt wurde, in kleinen Gruppen als zusammengesetzte Drüsen nach den Seiten zu zerstreuen, — daß diese kurzen Muskeläste ihren kontraktilen Inhalt verlieren, aber das Sarkolemma als leeren Sack bewahren, der sich nach kurzer Zeit mit einem ganzen Haufen kleinwinziger Zellen füllt. Es ist mir leider nicht gelungen, den Vorgang in seinen Details zu verfolgen und besonders die Beziehungen dieser neuen Elemente zu den larvalen Muskelkernen zu klären. Das eine steht aber fest, daß bei der wenige Tage alten Puppe jeder einzelnen Riesenzelle basal eine Art membranöser Cyste entspricht, welche mit kleinen Zellen bald vollgefüllt erscheint (*mbl* in Fig. 64, 65 u. 68). Man muß annehmen, daß nach wenigen weiteren Tagen die Cyste sich öffnet, da tatsächlich die eingeschlossenen Zellelemente aus-

wandern, sich in die Länge strecken, Spindelform annehmen, sich miteinander verketten, und schließlich über die ganze äußere Oberfläche der Cöcalblase sich ausbreiten, dieselbe mit einem kontraktilen Netzwerke allseitig dicht überdeckend (*ms*, Fig. 78). Der Cysten-sack selbst, von seinem Inhalt entleert, fällt in sich zusammen und bildet eine Art Grube oder Kapsel (*eps*, Fig. 77), in welche die darüber stehende Gruppe von Riesenzellen (*eg*, Fig. 77) einsinkt, während die kleineren Nachbarzellen des Epithels — bei der nun rasch vorschreitenden Dehnung der rudimentären Blase — sich wieder verbreitern, abflachen und schließlich zu dünnen pflasterähnlichen Plättchen (*ep*) sich umwandeln. So entstehen *ex novo* zahlreiche folliculäre Bildungen wie sie von DE FILIPPI bezeichnet worden sind, der sie allerdings im fertigen Insekt beobachtet, aber unrichtigerweise ihnen eine gleichförmige Verteilung über die ganze Oberfläche der Coecalblase zugeschrieben hatte, während in Wirklichkeit nur eine schmale Ringzone oberhalb des Wurzelstieles derselben sie aufnimmt und beherbergt. Ich habe nachweisen können, daß sie von den Riesenzellen des larvalen Colons abgeleitet werden müssen, wo sie im Laufe der Metamorphose, von ihrem früheren Standplatze verrückt, zu kleinen Aggregaten von vier oder fünf Elementen sich sammeln; daß ferner die so entstandenen Zellengruppen in eigentümliche Nischen der Membrana propria einsinken, welche übrigens mit dem Hohlraum der Blase in Kommunikation bleiben, nachdem die imaginalen Myoblasten, von ihren Nestern aus, sich ringsherum nach allen Seiten zerstreut haben (Fig. 77). Aber ich bin nicht in der Lage nähere Einzelheiten beizufügen, welche das Wesen und die Bedeutung der besprochenen Drüsenbildungen zu klären vermöchten. Ich kann nur noch angeben: 1) daß diese Megalocyten, den Farbstoffen gegenüber, eminent saure Reaktion bekunden und 2) daß die Kommunikationsmündungen ihrer Nischen mit der gemeinsamen Höhlung der Cöcalblase sehr häufig durch pilzhutartige Inkrustationen von Uraten wie mit einem Pfropfen verschlossen erscheinen.

Wir haben also gesehen, daß die Cöcalblase erst nach zwei oder drei Tagen der Pupalphase unter der Form einer dorsalen Erweiterung des hinteren Colons zu entstehen beginnt (Fig. 62), welche im Laufe der nächstfolgenden Tage durch fortgesetzte Dehnung ihrer Wände jene außerordentlichen Dimensionen erreicht, die ihr im fertigen Schmetterlinge eigen sind. Ich muß hier nur ausdrücklich hinzufügen, wie dieser umschriebene Expansionsprozeß des Hinterdarmes in voller Analogie zu jenen Vorgängen stehe, welche im Vorderdarm

das erste Auftreten und die weitere Ausdehnung des Saugmagens bestimmen. Ein einfacher Blick auf die Fig. 49 und 74 genügt, um sogleich die große Ähnlichkeit wahrzunehmen, welche die beiden Bilder einander nähert. Fig. 74 stellt einen Querschnitt der Cöcalblase nahe ihrem Wurzelstiele dar, ebenso wie Fig. 49 einem entsprechenden Schnitte durch den Saugmagen entnommen ist. An der ventralen Seite (*utr*), wo die von den Renalgefäßen in den Darm geleerten Urate (*ur*) infolge ihres größeren spezifischen Gewichtes sich abgesetzt haben, erkennt man noch die ungefähren Konturen eines plattgedrückten Rohres. Der dorsale Abschnitt der Blase (*d.s*), welcher zum Teil von einer rötlichen, aus dem Mitteldarme heruntersickernden Flüssigkeit eingenommen wird, ist dagegen ganz unregelmäßig und sendet nach verschiedenen Seiten Verlängerungen und Fortsätze aus, welche mit fein ausgezogenen Spitzen nach der Peripherie gerichtet sind. Hält man sich zum Überflusse noch gegenwärtig, daß während der vorschreitenden Ausweitung der Cöcalblase das neunte Stigma samt den dazu gehörigen Tracheen obliteriert und raschem Schwunde entgegengeht — ganz ebenso wie gleichzeitig mit der Dehnung des Saugmagens das zweite Stigma vollständiger Involution anheimfällt —, so wird ein Grund mehr zugunsten meiner Mutmaßung sprechen, daß beide diese imaginalen Bildungen zunächst jenem temporären Zuge ihre unmittelbare Entstehung verdanken müssen, welcher auf Retraktion und schließlichen Schwund aller einem bestimmten Bezirke des Oesophagus bzw. des Colons entsprechenden Tracheenäste zurückzuführen ist.

Infolge der raschen und gewaltsamen Dehnung, zu der die Cöcalblase notgedrungen sich ergibt, verwandelt sich ihr Epithel — noch vor kurzem wenigstens kubisch, wenn nicht deutlich zylindrisch — zu flachen gekernten Lamellen. Diese verlieren bald jeden cellularen Charakter und verschmelzen nach und nach zu einer kontinuierlichen homogenen Membran, wo sie nicht durch die oben geschilderten Drüsenzellen unterbrochen werden, welche den Blasenhal in vier- oder fünffacher Reihe umgürten. Nur wenn die Spannung ihrer Wände dadurch nachläßt, daß der Schmetterling sie nach seinem Ausschlüpfen aus dem Kokon sogleich entleert, und dementsprechend in der Hals- und Scheitelgegend die Wandung zu dichten Runzeln und Falten sich zusammenlegt (*ep*, Fig. 76 und *ep.p*, Fig. 80), — nur dann wird die Hyalinisierung des Epithels etwas zurückgehalten und verspätet. Im ganzen und großen ist aber diese Tendenz dem Epithel aller Abschnitte des Hinterdarmes gemein. So sieht man in Fig. 63*t*, welche einer etwa viertägigen Puppe entnommen ist, daß

das Epithel des Dünndarmes zwar noch annäherungsweise zylindrisch ist, aber in seiner Apicalpartie verhärtet und abstirbt; in einer etwas älteren Puppe erscheint dieses selbe Epithel merklich niedriger, nachdem der erhärtete Teil von dem noch lebenskräftigen Zellenreste abgefallen ist (*ep*, Fig. 75); in der Imago findet man die einzelnen Elemente des Epithels (*ep*, Fig. 79) noch weiter eingeschrumpft und verkleinert.

Dasselbe gilt auch bezüglich des Rectums, welches nach der Metamorphose zu einem ganz kurzen Mündungsschlauche reduziert wurde. Sein Epithel, noch im ausgewachsenen Larvenzustand ziemlich niedrig und abgeplattet (Fig. 42), wird nach der Spinnreife auf zylindrischen Typus zurückgeführt (Fig. 69) und bewahrt denselben temporär bis zur Abstreifung der letzten Larvenhülle (*ep.r*, Fig. 70); gleich darauf fangen aber die einzelnen Zellen an sichtlich abzunehmen, und verschmelzen endlich zu einer hyalinen Schicht, in welcher die verschmächtigten Kerne eine Zeitlang noch unterscheidbar bleiben. Ein Beispiel solchen Verhaltens bringt Fig. 72, welche einen Querschnitt durch das Rectum, nahe der Analmündung, aus einer fünf-tägigen Puppe darstellt; nicht weniger überzeugend ist auch Fig. 73, von einem etwas mehr nach vorn liegenden Querschnitte abgezeichnet, wo die ventrale Wand (*vtr*) aus einer plasmatischen Schicht von gewisser Mächtigkeit mit eingestreuten Kernen besteht, während die dorsale Wand (*ds*) in eine dünn ausgezogene Membran aufgeht, welche schon zur Wurzel der Cöcalblase gehört.

Trotz aller noch so ausgiebigen Veränderungen bleibt aber das Epithel des Hinterdarmes vom äußeren Integument immer durch dieselbe scharfe Demarkationslinie geschieden, welche durch keine post-embryonale Altersperiode irgendwie verwischt werden kann. Bei der Larve sowohl, als bei der kaum enthüllten Puppe (*ep.r* und *ect* in Fig. 70), wie bei dem in der Entwicklung fast fertigen Insekt (Fig. 71), stehen sich hier die letzten Repräsentanten der zwei Nachbargewebe schroff gegenüber, ohne die geringste Andeutung einer vermittelnden Abstufung je zu verraten.

---

Zieht man den äußeren kontraktile Schlauch des Hinterdarmes in Betracht, so ist es nicht schwer zu erkennen, daß die Muskelfasern desselben schon zur Zeit der Spinnreife eine tiefe Alteration erlitten haben. Die fibrilläre Substanz schwindet immer mehr, während ihr protoplasmatischer Anteil zunimmt; die Kerne teilen sich, das Sarkolemma verliert die frühere Spannung und zieht sich zu queren Run-

zeln zusammen. Diese tiefgreifenden Veränderungen treten zuerst am Rectum auf, und pflanzen sich von hier aus allmählich gegen den Pylorus fort. Die Leucocyten, welche erst später sich bemerkbar machen — indem sie anfangs nur einzeln, dann immer dichter um die siehenden Muskelfasern sich ansammeln, um gleichsam den geeigneten Augenblick abzuwarten, wo sie ihr vorbestimmtes Opfer überfallen können —, halten ganz dieselbe Zeit- und Ortsfolge ein. Und so kommt es, daß bei der im Kokon schon eingeschlossenen Larve der vordere Dünndarm von ihnen noch ganz frei sein kann; daß im hinteren Dünndarm, sowie im vorderen Colon die Leucocyten schon in dichten Scharen die Muskelemente umlagern, ohne noch zum unmittelbaren Angriff überzugehen; und daß zu gleicher Zeit im Muskelschlauch des Rectums, besonders an dessen ventraler Seite, die wildeste Cytophagie ihre Triumphe feiert.

Zwei oder drei Tage nach dem Eintritt ins Puppenstadium ist die Invasion seitens der Phagocyten allgemein geworden, und erstreckt sich bis zum Pylorus. Man vergesse aber nicht, daß überall, wo der Zerfall und die definitive Abtragung der larvalen Muskeln beginnt, gleich darauf auch die spindelförmigen Myoblasten sich zu zeigen anfangen, um sich ohne weiteres zur Anlage der imaginalen Muskelhaut zu ordnen und zu verketten. In den Puppen, welche das Alter von fünf oder sechs Tagen erreicht haben, ist die Substitution gewöhnlich auch schon beendet. —

Die Resultate der vorliegenden Arbeit können in folgenden Sätzen zusammengefaßt werden:

1) Vorderdarm sowohl als Hinterdarm müssen in ihrer Gesamtheit als ausschließliche Erzeugnisse der sog. Imaginalringe der Cardia und des Pylorus angesehen werden. Von ihrem ursprünglichen Sitze im Ectoderma des Keimstreifens aus veranlassen letztere, durch zentrifugale Zellenemissionen, die primordiale Einstülpung des Stomodäums und des Proctodäums, an deren blinden Grund sie hiermit disloziert werden; periodische Erneuerung dieser Emissionen vor jedem Häutungsprozesse trägt zum progressiven Wachstum der tubulären Einstülpungen bei, auch nachdem sie in freie Kommunikation mit dem Mesenteron getreten sind. Demgemäß stellt im Vorder- sowie im Hinterdarm die dem Mesenteron nächste Zone den jüngsten, zuletzt entstandenen Teil des betreffenden Darmabschnittes

vor, während die darauffolgenden Wandzonen um so älteren Datums sind, je mehr sie vom zugehörigen Imaginalring abgerückt erscheinen.

2) Der embryonale Mitteldarm hat niemals, in keiner Phase seiner Entwicklung, die Form eines an beiden Enden geschlossenen Sackes, wie allgemein angenommen wird. Derselbe entspricht vielmehr einem zylindrischen Rohre mit offenen Mündungen, welche nur durch Apposition des blinden Grundes von seiten des Vorder- und Hinterdarmes mechanisch verstopft werden.

3) Die von den sog. Imaginalringen ins Epithel emittierten neuen Zellen pflegen keine weiteren Teilungen einzugehen. Dafür nehmen sie aber ununterbrochen an Größe zu, so daß mit vorschreitendem Alter die gleiche Anzahl Elemente zur Bekleidung einer viel ausgedehnteren Wandfläche genügt.

4) Die ausgewachsenen Epithelialelemente des Mitteldarmes zeigen im Gegenteil fast unveränderte Dimensionen in den ersten sowohl als in den letzten Larvalperioden, und verlieren ebenfalls jede Teilungsfähigkeit, nachdem sie die typische Form von Epithelzellen erreicht haben.

5) Unbeschadet der verschiedenen chemisch-physiologischen Tätigkeit, welche die Epithelzellen des Mitteldarmes je nach ihrem verschiedenen Sitze entfalten mögen, haben sie doch alle die Eigenschaft gemein, daß sie *secernieren*, d. h. daß sie ihren Inhalt mehr oder weniger verändert entleeren und dabei zu leeren Tüten oder Bechern sich umwandeln, welche ihrerseits zugrunde gehen und schwinden.

6) Die einzelnen ausgebildeten Epithelzellen des larvalen Mitteldarmes erhalten sich gewöhnlich nicht länger lebenskräftig, als die Altersperiode etwa dauert, in der sie ihre volle Entwicklung gefunden haben. Die offenen Becher, die aus ihnen hervorgehen, entbehren daher jeglichen Charakters bleibender Bildungen, und sind ebensowenig einer Wiederherstellung zur ursprünglichen geschlossenen Zelle fähig.

7) Der vollständigen Abschuppung, welche im Laufe jeder einzelnen Altersperiode nach und nach das gesamte Mitteldarmepithel der Larve befällt, steht eine Massenneubildung von Zellen gegenüber, welche sich — ebenso periodisch — kurz vor jeder Häutung erneuert und von besonderen Nestern embryonaler Zellen in der Schleimhaut ausgeht. Diese Keimnester sind mit den Zentren epithelialer Regeneration gleichwertig, welche bei gewissen Insektenordnungen am blinden Grunde der sog. Magendivertikel vorkommen, oder bei Säugetieren am Grunde der tubulären Darmdrüsen (*BIZZOZERO*).

8) Die peritrophische Membran, d. h. jener feste membranöse Schlauch, welcher im Mitteldarme der Larve den Futterbrei einhüllt

und umschließt, ist im Grunde cuticulären Ursprunges; sie wird jedoch ganz bedeutend verstärkt und verdickt durch Anlagerung von Gerinnseln, welche, ähnlich wie die fibrinogenen Substanzen im Blute, sich hier in den tropfenartigen Sekretionsprodukten der Epithelzellen ausscheiden. Dieser membranöse Schlauch ist wohl nicht als ein einfaches Schutzmittel aufzufassen, welches die unmittelbare Berührung zwischen Epithel und Ingestis verhindern soll. Vielmehr scheint er dazu bestimmt zu sein, den erst abgesonderten Magensaft sogleich gegen die vordere Magenmündung zu geleiten, wo die eben anlangende, schon zerkleinerte Nahrung ohne Schwierigkeit mit demselben sich vollsaugen kann, noch bevor sie sich zu jener kompakten und schwer durchsetzbaren Breiwurst zusammenballt, die weiter unten den ganzen Sack ausfüllt.

9) Die sog. Imaginalringe an der Cardia und am Pylorus betätigen sich auch beim Übergange ins Puppenstadium, ebenso wie bei den vorhergehenden Larvenhäutungen, als einfache Vermehrungszentren. Die durch Teilung neu entstandenen Zellen gesellen sich eben zu den Schwesterzellen früherer Emissionen, indem sie dieselben vor sich weiterschieben, ohne sie zu überwuchern oder anderswie zu ersetzen. Dem Wortlaute nach sind sie also keine eigentlichen Regenerationszentren; und bei ihrem wiederholten Eingreifen während aller Entwicklungsperioden ohne Ausnahme muß es als eine ungerechtfertigte Einschränkung angesehen werden, wenn man ihnen die Bezeichnung von Imaginalringen beilegt.

10) Abgesehen von den jüngsten eben dazugekommenen Emissionsprodukten der sog. Imaginalringe, behalten bei der Puppe Vorder- und Hinterdarm ihr Epithel aus larvaler Zeit, wenn auch dasselbe im Laufe der Metamorphose eine tiefe Umgestaltung erleidet.

11) An den Öffnungen des Mundes sowie des Afters ist zu jeder Zeit eine scharfe Demarkationslinie zwischen Integumental- und Darmzellen erkennbar. Es muß also auch die Möglichkeit ausgeschlossen werden, daß bei vermeintlichen Regenerationsvorgängen, im Vorder- und Hinterdarm, integumentale (circumorale oder circumanale) Imaginalscheiben mit einbezogen sein können.

12) Der sog. Saugmagen, welcher beim Seidenspinner erst in der Puppenperiode sich ausbildet, entsteht aus der Erweiterung eines dorsalen Wandabschnittes des Oesophagus. Die Erweiterung selbst scheint einer gewaltsamen lokalen Zerrung zu gehorchen, welche von atrophierenden Tracheen, während ihrer progressiven Retraktion, auf die Darmwand ausgeübt wird (Involution des ersten Abdominalstigma!).

Einzelne Elemente aus der jüngsten Zellenemission des cardialen Imaginalringes reichen bis in die Wurzel oder in den Stiel des Saugmagens hinein. Hier erfahren sie eine drüsige Umwandlung und secernieren einen wasserhellen alkalischen Saft, der schließlich zum Teil durch die Mundöffnung auf das Kokongespinnst abgelassen wird und dessen Durchbruch vorbereitet, zum Teil in den Mitteldarm hinabfließt und von demselben die Reste des abgestoßenen larvalen Epithels wegspült.

13) Ebenso stellt sich die sog. Cöcalblase als eine dorsale Erweiterung des hinteren Colons heraus; und muß die dabei wirksame Zerrung der Darmwand wohl auf Rechnung der sich retrahierenden Tracheen gesetzt werden, welche, im Vereine mit dem zugehörigen achten Abdominalstigma, derzeit zu Schwunde kommen.

14) Bei der Verpuppung lösen sich an der Cardiaklappe die Doppelblätter der Ringfalte voneinander. Dadurch wird letztere nach und nach geglättet und zu einem Rohre ausgezogen, welches nun die Verbindung des Saugmagens mit dem Mitteldarme vermittelt; die Innenwand dieses Schaltrohres erscheint zunächst mit halbwüchsigem Epithel überzogen, welches der jüngsten Zellenemission des betreffenden Imaginalringes angehört.

Während das hintere Colon sich teilweise zur sog. Cöcalblase umwandelt, wird das vordere Colon zu einem langen und schmalen Rohre gedehnt, welches den eigentlichen Dünndarm unmittelbar, d. h. ohne erkennbare Übergangszeichen, fortsetzt. Der Stiel der Cöcalblase bleibt von einem mehrfachen Ringe eigentümlicher Drüsen umgeben, welche von den hypertrophischen Riesenepithelzellen des Larvencolons sich ableiten lassen.

15) Bei der spinnreifen Raupe secerniert das Mitteldarmepithel besonders reichlich, so daß nach vollständiger Austreibung der letzten Futterreste, aus dem After noch große Tropfen einer klaren, wasserhellen Flüssigkeit entleert werden. Die dabei zugrunde gegangenen Elemente werden, wie bei den vorausgegangenen Larvenhäutungen, durch Zellteilung aus den sog. Imaginalinseln ersetzt. Und da letztere in Wirklichkeit also, je nachdem, imaginale ebensogut wie larvale Bildungsherde vorstellen können, so muß auch dieser allgemein geläufige Namen als unzutreffend bezeichnet werden.

16) Die vermehrte Darmabsonderung zur Zeit der Spinnreife ist ganz vorübergehender Natur und wird von einem fast völligen Stillstande gefolgt, während dessen die Lücken im Epithel ausgefüllt werden, so daß eine kontinuierliche Zellschicht die Wände des Mittel-

darmes wieder bedeckt. Indem aber einerseits die Teilungsvorgänge in den sog. Imaginalinseln fort dauern und anderseits die darüber stehende, jetzt geschlossene Epithellage es den jungen Teilungsprodukten verwehrt, wie früher an die Oberfläche zu steigen und dort ihre volle Entwicklung zu erreichen, ist in der Anhäufung dieser abortiven Epithelzellen schon eine Ursache gegeben, welche die Abhebung des gesamten larvalen Epithels in zusammenhängenden Fetzen einleitet. Dem Drucke, der sich dabei geltend macht, oder wohl auch den veränderten allgemeinen Ernährungsbedingungen — da ja unterdessen jede Speisezufuhr von außen aufgehört hat —, ist es wahrscheinlich zuzuschreiben, daß die tiefsten, d. h. jüngsten Zellenemissionen der Imaginalinseln allmählich ein etwas verändertes Aussehen annehmen und sich zu einer Mosaiklage flacher, blasser und äußerst zarter Elemente zusammenfügen. Letztere strecken sich nach und nach in die Höhe, sobald die erfolgte Ablösung des larvalen Epithels es gestattet, werden zylindrisch oder konisch, zerfahren an der freien Fläche zu einem hohen Bürstenbesatze und erlangen schließlich vollen imaginalen Charakter.

17) Bei *Bombyx mori* zeigt das abgestoßene Larvalepithel des Mitteldarmes keine membranöse Einhüllung. Wenn daher bei andern Insekten der gelbe Körper von einer mehr oder weniger zusammenhängenden Cysten haut umgeben erscheint, so hängt die Anwesenheit derselben offenbar von speziellen Eigenschaften des abgestoßenen Larvalepithels ab, welche beim Seidenspinner eben nicht zutreffen.

18) Was den Übergang der Darmmuskulatur zum imaginalen Typus anlangt, so bemächtigt sich schon zur Zeit der Spinnreife ein auffallender Schwund aller kontraktiven Elemente. Die fibrilläre Substanz erscheint davon besonders ergriffen, während anderseits eine trübe, granulöse Plasmamasse mit zahlreichen eingestreuten Kernen sich um dieselbe breit macht. Phagocyten als solche treten nur viel später auf, wenn das Werk der Zerstörung nämlich schon so weit gediehen ist, daß nur mehr die Zerstücklung unscheinbarer Reste übrig bleibt und die Überführung derselben in zirkulationsfähige Lösung.

Fast unmittelbar nach dem Erscheinen der Phagocyten und während des darauf folgenden Durcheinanders, werden in der zerfallenden Darmhaut Spindelzellen erkennbar, welche sich lang ausziehen, miteinander in Verbindung treten, quere Streifung annehmen usw. Über die eigentliche Herkunft dieser imaginalen Muskelanlagen lehrt direkte Beobachtung bei den verworrenen Bildern der Histolyse

leider nur sehr wenig; bei Zusammenstellung aller begleitenden Teilercheinungen wird es aber immer wahrscheinlicher, daß ein genetischer Connex zwischen den Muskelzellen der Larvalfasern und den spindelförmigen Zellenanlagen der imaginalen Muskulatur bestehen müsse.

### Nachtrag.

Das Manuskript der vorliegenden Arbeit befand sich schon längere Zeit in Händen des Verlegers, als mir eine Stelle in P. DEEGENERS »Entwicklung des Darmkanals der Insekten während der Metamorphose« (Zool. Jahrb. f. Anat. u. Ontog. Bd. XX) auffiel, in welcher die periodische Erneuerung und Vermehrung des Darmepithels bei jeder, auch larvalen Häutung, als eine Entdeckung von MÖBUSZ bezeichnet wird, der erst nachträglich durch VERNON am Seidenspinner Bestätigung verschafft worden sein soll (S. 674).

Zur Richtigstellung dieser Angabe finde ich mich veranlaßt, zunächst hervorzuheben, daß MÖBUSZ — wie es übrigens von DEEGENER selbst an anderer Stelle anerkannt wird — sich nur mit der periodischen Erneuerung des Mitteldarmepithels befaßt hat, ohne auch nur im entferntesten darauf hinzuweisen, daß derselbe Vorgang sich ebenso periodisch an den sog. Imaginalringen des Vorder- und Hinterdarmes wiederholt.

Mag aber auch die Erneuerung des Mitteldarmepithels ausschließlich berücksichtigt werden, so steht es jedenfalls fest, daß der Aufsatz von MÖBUSZ im Archiv f. Naturgeschichte (63. Jahrg. Bd. I) Anno 1897 erschienen ist, und daß mein Vortrag über die Beteiligung der sog. Regenerationszentren überhaupt an den Larvalhäutungen, in der öffentlichen Versammlung des Kgl. Istituto Veneto di Scienze, Lettere ed Arti vom 22. Mai desselben Jahres 1897 gehalten wurde.

Mir liegen keine Anhaltspunkte für die kleinliche Entscheidung vor, ob die eine der zwei herangezogenen Arbeiten etwa ein paar Tage früher oder später als die andre zur Veröffentlichung gelangt ist. Aber gerade, weil sie beide ungefähr zu gleicher Zeit das Licht erblickt haben und unzweifelhaft voneinander ganz unabhängig sind, fällt auch jeder stichhaltige Grund hinweg, die Berechtigung derselben nach verschiedenem Maßstabe zu beurteilen.

## Erklärung der Abbildungen.

## Tafel XXX—XXXVIII.

Fig. 1. Längsschnitt durch den Vorderteil eines Embryos nach 18 tägiger Bebrütung. *ls*, Oberlippe; *p.f*, Spinnwarze; *g.f*, Frontalganglion; *g.s.e*, Supraösophagealganglion; *m.ad*, Musculus adducens mandibulae; *fg*, Pharynx; *es*, Oesophagus; *ms*, Darmmuskelschlauch; *v.c*, Cardiaklappe; *ep*, Epithel des Mitteldarmes. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 2. Längsschnitt durch den Hinterteil eines Embryos wie oben. *ep*, Epithel des Mitteldarmes; *v.d*, Dorsalgefäß; *vp*, Pylorusklappe; *v.r*, Renalgefäße; *g*, Ganglien; *cd*, Rückensporn; *t,e,r*, Dünn-, Dick- und Enddarm. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 3. Längsschnitt aus einem Embryo am 14. Tage der Bebrütung. *ms*, Mitteldarm; *v.p*, Pylorusklappe; *r*, Rectum. An diesem Embryo, der doch viel jünger als der andre ist, dem Fig. 2 entnommen wurde, erscheint der blinde Grund des Hinterdarmes sehr verdünnt und völligem Schwunde nahe. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 4. Caudalende eines Embryos am 8. Tage der Bebrütung. *a*, Analöffnung; *am*, Amniosblase; *vr*, aufsteigender, *vr<sub>r</sub>*, absteigender Ast eines beginnenden Renalgefäßes; *lim*, Drüsenblattstreifen des Mitteldarmes. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 5. Querschnitt durch die Mitte eines Embryos am 10. Tage der Bebrütung. *ms*, Mitteldarm, dessen Epithel nach dem Dorsalgefäß *v.p* stufenweise abfällt; *eg*, Genitalkörper; *ip*, Hypoderma. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 6. Einfügung des Vorderdarmes *ia* mit seinem verdünnten blinden Grunde in das offene Mitteldarmrohr, dessen Drüsenfaserblatt *lim* nach vorn spitz endet; im Vorderdarm baucht sich die Cardiafalte schon aus; *gl.v*, Dotterkugelchen. Der Schnitt gehört einem Embryo vom 9. Tage der Bebrütung an. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 7. Die Wände des Mitteldarmes *p.i.m* (Darmdrüsenfaserblätter) umschließen schon von allen Seiten rohrartig den blinden Grund des Vorderdarmes, der sich in seinem ösophagealen Teile zu einer intraovulären Häutung vorbereitet, wie die partielle Ablösung der betreffenden Cuticula *es* anzeigt; *vc*, Cardiaklappe; *gl.v*, Dotterkugelchen. Aus einem Embryo am 10. Tage der Bebrütung. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 8. Querschnitt eines kaum ausgeschlüpften Räupechens in der Höhe des dritten Brustbeinpaares. *ms*, Mitteldarm mit dorsaler und ventraler Ein- furchung; *v.p*, Dorsalgefäß; *g.s*, Spinnrüsen. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 9. Übergang der Oesophagealwand *es* in jene des Mitteldarmes *ep.i.m*; *vc*, Klappe der Cardia; *a.im*, vorderer Imaginalring, zum Teil auf den Rand des Mitteldarmes noch umgeschlagen; *ms*, Muskelgewebe, welches den Zwischenraum der zwei Blätter der Cardiaklappe ausfüllt. Längsschnitt durch eine eintägige Larve. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 10. Vorderdarm einer Larve aus dem ersten Tage der zweiten Altersperiode. *ls*, Oberlippe; *li*, Unterlippe; *g.f*, Frontalganglion; *g.s.e*, Supraösophagealganglion; *fg*, Pharynx; *d.f*, Erweiterer des Pharynx; *es*, Oesophagus; *pl*, Runzeln der Oesophagealwand; *vc*, Cardiaklappe; *im.*, Einmündung des Mitteldarmes. HARTNACK, Obj. II, Oc. 3.

Fig. 11. Der vordere Imaginalring *a.im* glättet sich an der ersten Epithelfalte

des Mitteldarmes *ep.i.m* aus. Aus einer Larve vom ersten Tage der zweiten Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 12. Der vordere Imaginalring *a.im* ist vom Rande des Mitteldarmes *ep.i.m* abgeglitten und liegt nun in ununterbrochener Flucht mit ihm. Die Cardia-klappe *vc* wurde nur aus Raumersparnis in geknickter Stellung eingezeichnet. Aus einer Larve in vorgerücktem Häutungsprozeß (III). HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 13. Die äußersten Zellen des Imaginalringes *a.im* haben während der Suspension ihrer proliferen Tätigkeit eine sehr bedeutende Vergrößerung erfahren. Die Cuticula des Vorderdarmes *ct.es* inseriert sich an der Basalmembran genau dort, wo die letzte Epithelzelle des Oesophagus *a.im* aufhört und die erste des Mitteldarmes *ep.i.m* beginnt. Aus einer Larve, die sich dem IV. Häutungsprozesse nähert. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 14. Kreismuskelfasern *ms.tr* und Längsmuskelfasern *ms.ly* in der Wand des Oesophagus; *n*, Kerne der Epithelzellen; *gl*, Leucocyten. Aus einer Larve im fünften Lebenstage. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 15. Wie in vorausgehender Figur; aber aus einer Larve im Alter von 15 Tagen. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 16. Wie in Fig. 15; nur mit dem Unterschied, daß das Präparat einer 25 Tage alten Larve entnommen ist. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 17. Zwei isolierte Epithelzellen des Oesophagus. Aus einer Larve im 20. Lebenstage. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 18. Mitteldarmepithel aus einem Embryo am 16. Tage der Bebrütung. *e.e*, Ersatzzellen. *A* mit REICHERT, Obj. IX, Oc. 3; *B* mit HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 19. Epithel mit beginnender Secretion, aus dem vorderen Abschnitte des Mitteldarmes einer eintägigen Larve. *int*, peritrophische Membran; *ms*, Muskelhaut. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 20. Zum Teil schon entleerte Epithelzellen aus dem hinteren Abschnitte des Mitteldarmes mit einzelnen Ersatzelementen *e.n*, welche nachrücken. Aus einer eintägigen Larve. REICHERT, Obj. IX, Oc. 3.

Fig. 21. *A* und *B*. Entwicklung neuer Ersatzzellen *nn* mitten unter absterbenden Zellen *nr*, aus dem hinteren Abschnitte des Mitteldarmes in einer zweitägigen Larve. REICHERT, Obj. IX, Oc. 3.

Fig. 22. Epithelzellen aus einem und demselben, einer fünftägigen Larve entnommenen Mitteldarme. *a*, junge Elemente aus der vorderen Mündung des Ventrikels; *b*, abgenutzte und halbgeschwundene Elemente mit Ersatzzellen *en* am Grunde, aus dem letzten Drittel; *c*, unvollständig entleerte Elemente, ebenfalls mit Ersatzelementen *en* vermischt, aus dem caudalen Ende des Mitteldarmes. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 23. Secernierendes Epithel aus der mittleren Partie des Ventrikels in einer fünftägigen Larve. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 24. Zwischen unversehrten Epithelzellen öffnen sich Lücken mit vergehenden Bechern *cl*. Aus einer Larve im letzten Tage der ersten Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 25. Secernierendes Epithel aus dem Mitteldarm einer Larve der zweiten Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 26. Leere Becher *cl*, welche durch nachrückende Ersatzelemente ausgehoben und abgestoßen werden. Aus dem mittleren Abschnitte des Magens

einer Larve, die sich am Ende der zweiten Altersperiode befindet. — HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 27. Eine Schleimhautfalte des hinteren Magens mit secernierenden Epithelzellen, leeren Bechern und zahlreichen Ersatzelementen, die aus dem Grunde aufsteigen. Angehende dritte Häutung einer Larve. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 28. Blasse Epithelzellen mit schwindenden Becherlücken und mit Ersatzkeimen aus der hinteren Portion des Mitteldarmes. Von einer Larve, welche die vierte Häutung eben überstanden hat. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 29. Keulenförmige Zellen neuer Bildung, welche abgestorbene Epithel-elemente ersetzen sollen. Aus dem hintersten Ende des Mitteldarmes, in einer Larve der fünften Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 30, 31. Querschnitte durch den Mitteldarm, mit membranartigen Verbindungszügen zwischen den Längsfasern des Muskelschlauches *fl*, welche eine Serosa vortäuschen. Von einer Larve der fünften Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 32. Querschnitt durch den Mitteldarm aus einer spinnreifen Raupe. *int.*, peritrophische Membran; *ms.tr.*, Kreisfaserschicht; *fl*, Längsfasern; *lc*, Leucocyten. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 33. Längsschnitt durch das hinterste Ende des Mitteldarmes aus einer Larve im fünften Lebenstage (erste Altersperiode). *aim*, Imaginalring des Pylorus; *v.p.*, Pylorusklappe. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 34. Muskelhaut des Mitteldarmes mit Keimnestern *ng*; *cd.lg.*, Längsbänderpaar in der ventralen Mittellinie. Aus einem Rüpchen im dritten Lebenstage. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 35. Muskelhaut des Mitteldarmes mit Keimnestern in voller Teilung. Aus einem Rüpchen im fünften Lebenstage. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 36. Die Nester (Imaginalinseln) enthalten schon je 20 und mehr Keimzellen. Aus einem Rüpchen im sechsten Lebenstage. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 37. Muskelhaut an der Einschnürung zwischen Dick- und Enddarm. *nm*, große Muskelkerne; *gr*, keimähnliche Elemente. Aus einer Larve der zweiten Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 38. Übergangsepithel zwischen Dick- und Enddarm. *str*, Einschnürung des Kanals; *i.c.*, Dickdarm; *i.r.*, Enddarm; die Intima *int.* zeigt sich zum Teil schon abgehoben. Aus einer Larve im letzten Tage der zweiten Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 39. Epithelzellen aus dem Dickdarm eines Rüpchens, das die erste Häutung eben überstanden hat. Flächenansicht. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 40. Epithel des Dickdarmes *cc* und des Enddarmes *er* aus einem Rüpchen, welches die zweite Häutung überstanden hat. Flächenansicht. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 41. Epithel des Dickdarmes *cc* und des Enddarmes *er* aus einer Raupe in vierter Häutung. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 42. Epithelzellen des Enddarmes aus einer Raupe der fünften Altersperiode. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 43. Partieller Querschnitt durch ein Segment des Dickdarmes. *ms*, Muskelfasern, welche sich am Grunde der Längsfurchen des Darmschlauches an einer hypertrophierten Epithelzelle *cip* inserieren. Aus einer Larve der fünften Altersperiode. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 44. Sagittalschnitt durch einen Vorderdarm mit entsprechender Einmündung in den Magen, aus einer Larve am fünften Tage ihrer fünften Altersperiode; das Präparat ist einem Organ entnommen, das erst nach seiner Isolierung gehärtet worden war. *a.i.cd*, Imaginalring der Cardia; *ep*, Vorderdarmepithel; *ep.mst*, Mitteldarmepithel; *ct*, Cuticula; *v.a.*, rudimentärer Saugmagen; *fg*, Pharynx; *ms.c*, Kreisfaserschicht; *vt*, Ventralseite; *drs*, Dorsalseite. HARTNACK, Obj. II, Oc. 2.

Fig. 45. Querschnitt durch den Vorderdarm einer zweitägigen Puppe, an der Grenze zwischen Pharynx und Oesophagus. Die Epithelzellen *ep* sind rein larval, aber verschmälert und gestreckt infolge von Retraction des Muskelschlauches; die larvalen Fasern dieses letzteren, in vollem Schwunde begriffen, sind von Phagocyten noch ganz frei; *ct*, nymphale Cuticula. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 46. Ventraler Horizontalschnitt durch den Vorderdarm mit entsprechender Einmündung in den Magen, aus einer viertägigen Puppe. *ep.i.mst.*, Imaginalepithel des Mitteldarmes *mst*; *a.i.cd*, Imaginalring der Cardia; *ct*, nymphale Cuticula der Cardia; *v.a.*, beginnender Saugmagen; *fg*, Pharynx; *fgc*, Phagocyten. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 47. Sagittalschnitt durch den Vorderdarm, in situ, einer sechstägigen Puppe. *fg*, Pharynx; *es*, Oesophagus; *v.a.*, Saugmagen; *cd*, Cardia; *a.i.cd*, Imaginalring der Cardia; *ms.i*, Imaginalmuskeln; *mst*, Mitteldarm. HARTNACK, Obj. II, Oc. 3.

Fig. 48. Querschnitt durch den Pharynx und das Dorsalgefäß einer viertägigen Puppe; der Epithelialschlauch des Pharynx ist noch von zerfallenden larvalen Muskeln umgeben, an welchen die dicht beieinander stehenden Kerne auffallen. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 49. Umriß des Saugmagens *v.a.*, aus einem Querschnitte durch eine siebentägige Puppe. Das Zylinderepithel der ventralen Wand *vt* des Oesophagus *es* flacht sich in dem Maße ab, als die Wände des Saugmagens gedehnt und zipfelartig ausgezogen erscheinen. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 50. Profil einer Drüsenzelle am Halse des Saugmagens, aus einer elftägigen Puppe. *n*, Kern derselben; *f*, zentrale Vertiefung des absondernden Zellenkörpers, welche gewissermaßen als Behälter dient; *ms*, Imaginalmuskeln, welche die Drüsenzellen umgürten. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 51. Dieselben Drüsenzellen in Frontalansicht: die Grenzen der einzelnen Zellenterritorien sind infolge von Verschmelzung der ectoplasmatischen Zonen verschwunden; ihr Endoplasma nimmt dagegen noch Farbstoffe auf, und krümmt sich nach außen zu einer buckeligen Protuberanz, an dessen Scheitel der Kern sitzt. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 52. Geneigter Querschnitt durch eine Wand des Mitteldarmes von einer Larve, welche seit zwei Tagen der Spinnarbeit oblag. *ep.lv*, larvales Epithel, welches nicht mehr secerniert, oder nur mehr ganz spärliche Secrettröpfchen absondert; die mit *gr.lv* bezeichneten Keime, welche zwischen das Epithel schon eingedrungen sind, zeigen noch dieselben Eigenschaften wie bei den vorausgegangenen Larvalhäutungen; die viel jüngeren Keimzellen *gr.i*, welche den Grund der Schleimhaut noch nicht verlassen haben, nehmen dagegen imaginalen Charakter an; *msc*, Kreisfasern der Muskelhaut. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 53. Ein etwas tieferer Querschnitt durch die Endportion desselben Mitteldarmes. Viele Zellen des larvalen Epithels *ep.lv* gehen colloide Degeneration ein; zwischen den Larvalkeimen *gr.lv*, welche samt dem darüber liegenden Epithel zur Elimination verurteilt sind, und den tieferstehenden Elementen *gr.i*,

welche das neue imaginale Epithel abgeben sollen, macht sich der Unterschied immer schärfer; *ms.lv*, Kreis- und Längsmuskelfasern larvalen Typus. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 54. Längsschnitt durch denselben Mitteldarm in seiner hintersten Portion. *ep.lv*, abgelöstes larvales Epithel in vorgeschrittener colloidalen Degeneration; *ep.i*, imaginale Ersatzepithel; *ms.c*, Kreismuskelfasern zu einer homogenen Plasmamasse mit wenigen Fibrillenresten verschmolzen; *ms.l*, geschrumpfter Längsmuskel. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 55. Querschnitt durch den vordersten Teil des Mitteldarmes aus einer zweitägigen Puppe. Die Kreisfaserschicht *ms.c* ist mit Phagocyten dicht besetzt, welche deren abgestorbene Überreste zerstückeln und abtragen; *ep.i*, hohes imaginale Epithel. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 56. Geneigter Querschnitt durch denselben Mitteldarm in der Höhe seiner halben Länge; in der Muskelschicht sind Leucocyten in großer Anzahl vorhanden, welche sich schmiegsam in die Gewebsspalten einschleichen, aber noch nicht aufgequollen sind; das imaginale Epithel *ep.i* ist vom Schnitte schief getroffen worden. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 57. Geneigter Flachschnitt durch die verfallende Muskelhaut *ms.c* und *ms.l* mit spärlichem Bindegewebe *ent.*, welches unter das Epithel sich ausbreitet. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 58. Endteil des Magens, mit Anschluß des Dünndarmes und vorderen Colons, aus einer Larve, welche ihren Kokon eben beendet hat. *ep.lv*, abgestoßenes Larvalepithel des Mitteldarmes; *ep.i.*, imaginale Ersatzepithel desselben; *a.i.p.*, sog. Imaginalring des Pylorus; *py*, Pylorus; *ct.i.p.*, Cuticula des Hinterdarmes; *ms.*, Muskelschlauch. Vom Pylorus aus drängt sich gegen den Dünndarm eine frische Zellenemission zusammen; die larvalen Elemente der Muskelhaut erscheinen blaß und verschmächtigt, aber keine Ansammlung von Leucocyten macht sich in ihrer Nähe bemerkbar. HARTNACK, Obj. II, Oc. 3.

Fig. 59. Segmentaler Querschnitt durch den Dünndarm in der Höhe der Einmündung der Renalgefäße. *r*, Renalgefäß; *ep*, konisch reformiertes Epithel, stellenweise mit deutlichem Bürstensaum; *ct*, Cuticula; *ms*, Muskelhaut in zwei starken Kreisschichten mit dünner Zwischenlage von Längsfasern. Aus einer Larve, zwei Tage nach erreichter Spinnreife. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 60. Querschnitt durch das hintere Colon einer seit drei Tagen spinnreifen Raupe. *ep*, zylindrisch reformiertes Epithel mit länglichem Kern; *cg*, Riesenzellen (hypertrophische Bildungen?), an welchen die Kreismuskeln endigen; *ct*, gefaltete Cuticula mit Renalprodukten in ihrer Lichtung; Kreis- und Längsmuskelfasern zeigen sich runzelig eingeschrumpft. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 61. Querschnitt durch das verengte Vordercolon, aus einer dreitägigen Puppe. *ep*, zylindrisch reformiertes Epithel; *ct*, Cuticula oder M. intima; *ms.i*, imaginale Muskelhaut, in Vertretung der schon geschwundenen, larvalen Fasern. HARTNACK, Obj., IV, Oc. 3.

Fig. 62. Querschnitt durch den Dickdarm derselben Puppe. Dessen vorderer Abschnitt *t* bildet eine engröhrige Fortsetzung des Dünndarmes, während das Hintercolon dorsalwärts einen Buckel *v.e* vortreibt, welcher dem Scheitel der beginnenden Cöcalblase entspricht; *ms.i*, imaginale Muskelhaut. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 63. Aus einer viertägigen Puppe. *t*, Querschnitt durch den Dünndarm, dessen Epithel am freien Ende zu hyaliner Substanz sich verdichtet; *v.e*, nach vorn und oben gerichteter Scheitel der Cöcalblase. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Dreißig Schnitte tiefer (dem Hinterende der Puppe näher) ergibt sich ein Bild wie

Fig. 64 zeigt, wo die äußerste Verlängerung des Dünndarmes *t* dorsalwärts von der Cöcalblase *vc* wie von einem Kelche umhüllt wird; *cg*, hypertrophische Riesenzellen des hinteren Colons, welche eignen Behältern von Muskelzellen *mbl* aufliegen; *ms*, imaginale Muskelhaut, von einzelnen Phagocyten *fyg* noch durchsetzt. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Nach weiteren vierzig Schnitten gelangt man zur

Fig. 65, welche aus Raumerparnis bloß die rechte Hälfte derselben Cöcalblase mit unveränderten Bezeichnungen wiedergibt. Nur bis zu dieser Höhe reichen ungefähr die Riesenzellen *cg*, welche schon nahe daran sind, ihre gegenseitige Stellung behufs Anlage der imaginalen Follikel zu modifizieren. Denn drei Schnitte tiefer begegnet man der

Fig. 66, wo das Epithel sich gleichförmig wieder ausbreitet, ohne von den erwähnten Bildungen mehr unterbrochen zu sein. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Die nächsten vierzig Schnitte der Serie schließen mit der

Fig. 67 in der Höhe der Analöffnung. Infolge der Neigung der Schnittebene zur Längsachse der Puppe ist jedoch die Ventralwand des Rectums im Vergleich zur Dorsalwand mehr nach innen getroffen worden. Und so erscheint erstere (*ctr*) mit einem Darmpithel überzogen, während letztere (*ds*) schon Integumentalepithel aufweist; aber die zwei Bezirke sind seitlich scharf voneinander getrennt. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 68. Eine kleine Gruppe von Riesenzellen *cg* wird durch eine Anhäufung von Myoblasten (*mbl*) vorgedrängt; die larvale Muskelhaut ist völlig geschwunden, und etliche verspätete Phagocyten *fyg* bezeugen das Schicksal, das sie ereilt hat. Aus der Cöcalblase einer viertägigen Puppe. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 69. Querschnitt durch den Enddarm einer Larve, am dritten Tage nach ihrer Spinnreife. *ir*, Darmkanal mit zylindrisch reformiertem Larvalepithel; die Larvalmuskeln *ms.lv*, welche die Rectaltasche begrenzten, sind in vollem Verfall begriffen; unmittelbar unter dem Epithel legt sich eine neue imaginale Muskelhaut an (*ms.ä*); innerhalb der weiten Tasche, die zwischen alter und neuer Muskelhaut sich ausbreitet, sind die Querschnitte von Renalgefäßen sichtbar. Die Intima, welche im Präparate die Lichtung des Kanals zum großen Teile ausfüllt, ist in der Zeichnung weggelassen worden. HARTNACK, Obj. II, Oc. 3.

Fig. 70. Längsschnitt durch das Rectum mit Analmündung, aus einer eintägigen Puppe. *ap.an*, Analöffnung; *ep.r*, reformiertes Rectalepithel; *ect*, äußeres Integument; die Kreismuskelfasern des Rectums *ms.e*, sowie der Levator ani *la* haben die imaginale Regeneration schon überstanden. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 71. Schwach geneigter Sagittalschnitt durch das äußerste Schwanzende einer fünftägigen männlichen Puppe; bei der Austreibung der Intima *ctr*, welche jenseits der Analöffnung in die Puppenhülle *ct.nf* sich unmittelbar fortsetzt, hat der verengte Enddarm *ir* einem partiellen Prolapse nachgegeben. Das Epithel des Rectums hat sich unterdessen zu flachen eingeschrumpften Elementen erniedrigt, während das integumentale Hypoderma *ect* sich scharf von demselben abhebt. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 72. Querschnitt durch den Enddarm einer fünftägigen Puppe. *lv.a*, Imaginalfasern des Levator ani; das reformierte Rectalepithel ist zu einer von Kernen (*ne*) durchsetzten Plasmaschicht verschmolzen, wo die Abgrenzung der einzelnen Elemente gänzlich verschwunden ist. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 73. Querschnitt durch den Enddarm derselben fünftägigen Puppe, nach vorn zu. *ir*, innere Lichtung des Kanals; die Ventralwand *vtr* wiederholt das Bild des vorausgehenden Präparates, die Dorsalwand *ds* hingegen ist zu einer dünn ausgezogenen Membran reduziert, aus welcher spärliche Kerne *nc* vortreten. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 74. Umriß der Cöcalblase aus einem Querschnitt durch eine fünftägige Puppe. Die Wände der Blase sind zu langen divergenten Zipfeln ausgezogen, und enthalten im zentralen Raume *vc* dünne, aus dem Mitteldarme fortgeschwemmte Gerinnsel, während am ventralen Grunde *vtr* spezifisch schwerere Urate *ur* aus den Renalgefäßen sich abgesetzt haben. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 75. Querschnitt durch den Dünndarm einer fünftägigen Puppe. Das reformierte Epithel *ep* schmilzt immer mehr zusammen; die äußere Muskelhaut *ms.i* ist schon rein imaginal. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 76. Runzeliges Epithel am Scheitel der Cöcalblase. Aus einer neuntägigen Puppe. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 77. Ein sog. Follikel der Cöcalblase in Profilsansicht. Nachdem die Myoblasten (*mbl* der Fig. 68) sich nach allen Richtungen zerstreut haben, fällt die leer gebliebene Hülle *eps* bis zur Berührung der Wände in sich zusammen, und bildet dadurch eine Art Nische, in welche mehrere Riesenzellen *cg* einsinken; das gewöhnliche Epithel der nächsten Umgebung ist zu niedrigen Schuppen abgeflacht, welche im Profil spindelförmig erscheinen. Aus einer neuntägigen Puppe. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 78. Derselbe Follikel in Frontalansicht. Die Muskelzellen oder Myoblasten (*mbl* der Fig. 68) sind zu quergestreiften kontraktile Fasern *ms* ausgewachsen, welche die äußere Oberfläche der Cöcalblase mannigfach durchziehen. Aus einer neuntägigen Puppe. HARTNACK, Obj. VII, Oc. 3.

Fig. 79. Querschnitt durch den Dünndarm eines eben ausgeschlüpften Schmetterlings. *ep*, kleine Epithelzellen mit spärlichem hyalinisiertem Protoplasma; *ms.i*, Muskelschlauch. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

Fig. 80. Querschnitt durch die Cöcalblase eines neuen Schmetterlings. An der ventralen Seite *vtr* ist die tubuläre Rundung des Colons *t*, das sich hier öffnet, noch unschwer zu erkennen; die reich gefaltete innere Epithelauskleidung *ep.p* des Blasenstiels gestattet eine bedeutende Erweiterung des Innenraumes *vc*. HARTNACK, Obj. IV, Oc. 3.

# Experimentelle Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Medusen.

Von

Dr. Otto Maas

a. o. Prof. in München.

---

Die Versuche an Furchungszellen und späteren Stadien von Medusen, über die hier kurz berichtet werden soll, sind noch nicht abgeschlossen und sollten erst im Zusammenhang mit weiteren Ergebnissen ausführlicher erörtert werden. Veranlassung, sie jetzt schon zu bringen, scheint mir durch eine Reihe von neuen Arbeiten gegeben, die besonders von amerikanischen Autoren bei Eiern mit sehr unvollkommenem Regulationsvermögen ausgeführt worden sind, von E. B. WILSON an Nemertinen (1903) und Mollusken (1904a,  $\beta$ ), von YATSU, ZELENYI an Nemertinen (1904), von CONKLIN an Ascidien (1905). An all diesen Objekten werden nach entsprechenden Isolierungen auch entsprechende Defekte oder Teilbildungen erzielt, so daß damit die Zahl der Fälle unvollkommener oder ausbleibender Regulation sehr überwiegt gegenüber den sicheren Fällen epigenetischer, den jeweiligen Umständen entsprechender Ganzbildung. WILSON hat geradezu die Ansicht ausgesprochen (1904  $\beta$ , S. 247), daß unsere allgemeinen Anschauungen lange dadurch präjudiziert waren, daß man hauptsächlich Eier mit sog. undeterminierter Furchung untersucht habe, wie Echinodermen, Medusen, *Amphioxus* (die Amphibieneier können nicht einmal hierher gerechnet werden, auch die Echinodermeneier erweisen sich nach den neueren Untersuchungen immer weniger als undeterminiert in ihrer plasmatischen Anordnung) und er glaubt, daß die Erörterungen über die Mosaiktheorie einen andern Verlauf genommen hätten, wenn man von Eiern mit determinierter Furchung wie Anneliden oder Mollusken genügende experimentelle Daten schon früher gehabt hätte (l. c. S. 249). Dann hätte man seiner Ansicht nach »gleich erkannt, daß das Mosaikprinzip in größerem

oder geringerm Grad für jeden Typus der Entwicklung, nicht ausgenommen die ganz ‚undeterminierten‘ Arten der Furchung Geltung habe«.

Nachdem sich die Furchung der Echinodermen und auch des *Amphioxus* als gar nicht so undeterminiert erweist, bleiben noch die Medusen als Extrem der Reihe übrig mit isotropen Eiern und äquivalenten Furchungszellen (siehe ZOJA, MAAS). Es ist daher wohl am Platze, auch hier zu untersuchen, ob und wann die Äquipotenz der Teile aufhört, und allenfallsig durch welche Ursachen dies Aufhören bedingt ist.

Es ist vorweg zu bemerken, daß auch nach den früheren Untersuchungen die Furchung nicht immer gleichmäßig verfährt. Bei *Aegineta flavescens* habe ich festgestellt, daß durch die Variabilität des Furchungstypus gewisse Unterschiede bedingt sind. Die dritte (äquatoriale) Furche kann entweder 4 + 4 gleich große Blastomeren oder 4 kleinere von 4 größeren scheiden. Im ersteren Fall liefern bei Isolierungen beide  $\frac{1}{8}$ -Hälften normale Ganzbildungen, im andern Fall bringen es die kleinen  $\frac{1}{8}$  nur zu abgerundeten, allenfallsig noch wimpernden Zellhaufen; die größeren  $\frac{1}{8}$  werden dagegen nach einigen Schwierigkeiten, die durch unregelmäßige Entodermbildung veranlaßt sind, zu Larven. Der Unterschied wird dadurch bewirkt, daß in den kleineren  $\frac{1}{8}$  zu wenig Endoplasma im Verhältnis zum Ectoplasma vorhanden ist; sie können daher als zu »animal« es zu keiner eigentlichen Entodermbildung bringen, und darum unterbleibt die Weiterentwicklung; die größeren  $\frac{1}{8}$  haben etwas zu viel Endoplasma mitbekommen; dadurch die Schwierigkeit der Bewältigung bei der Herstellung der beiden Keimblätter, aber doch endliche Normalbildung.

Diese Versuche sprechen auf das deutlichste dafür, daß nicht Ungleichheiten in den Kernen die Ursache für diese »animal-vegetative« Differenz sind (denn die Kernteilung erfolgt in beiden Fällen in gleicher Weise), sondern Ungleichheiten in der Verteilung des Plasmas. Vielleicht ist der neuerdings von DRIESCH mitgeteilte Versuch an *Echinus* (1904, S. 41) als ein Parallelfall zu betrachten. Es gelang ihm eine Modifikation der Furchung zu erzielen, »eine Verlegung der äquatorialen Furche nach dem vegetativen Pol zu«, und die so erhaltenen animalen Achterblastomeren, die also Material von mehr Eiregionen aufwiesen, waren in einem bedeutend höheren Prozentsatz gastrulationsfähig als die normalen. »Die Wahrscheinlichkeit zu einer vollständigen Leistung steigt mit dem Wachsen jenes Anteils an vegetativem Eiplasma« (l. c. S. 48).

Auch innerhalb der Medusengruppe herrschen nach ZOJA selbst mannigfache Abstufungen. Bei *Clytia flavidula* gelangte noch  $\frac{1}{16}$  Blastomer zum Ansetzen und zum Hydroidenstadium, bei *Laodice cruciata*  $\frac{1}{16}$  nur zum Larvenstadium,  $\frac{1}{8}$  noch zum Hydroiden, bei *Mitrocoma annae* kommt  $\frac{1}{4}$  Blastomer nur bis zur Larve, und bei *Liriope* nur  $\frac{1}{2}$  bis zur Ganzbildung. *Clytia flavidula*<sup>1</sup> ist also bis jetzt diejenige Form, bei der die Furchung am längsten gleichwertige Stücke scheidet, und die deswegen als Extrem im Gegensatz zu den Eiern mit determinierter Furchung zu wählen ist.

Die normale Entwicklung ist durch METSCHNIKOFF (1886) bekannt. Die Furchung zeigt eine große Neigung der Zellen zum Auseinanderweichen und gibt damit eine Chance zur natürlichen Verlagerung der Blastomeren; bereits früh geschieht aber der Zusammenschluß zu einer hohlen Blastula. Deren Zellen scheinen untereinander gleich zu sein; jedoch geschieht die Entodermeinwanderung nur von einem Pol aus; durch Ausfüllen des Hohlraums wird eine Planula erzeugt, die bald zum Festsitzen gelangt und die Merkmale des Hydroiden zeigt. Durch die polare Entodermbildung ist ein Gegensatz zu der von mir experimentell geprüften *Aegineta* mit allseitiger Entodermbildung gegeben; es besteht also bei *Clytia* ein gewisser Unterschied in der prospektiven Bedeutung der scheinbar gleichwertigen Blastulazellen. Das Experiment wird entscheiden können, ob dies auch ein Unterschied der prospektiven Potenz ist.

Die Untersuchung geschah in den Herbstmonaten in der Zoologischen Station Neapel, wo ich, wie stets, die liebenswürdigste Unterstützung besonders durch Herrn Dr. LO BIANCO gefunden habe.

Die Isolierungen der Blastomeren wurden von mir nicht durch Ca-freies Seewasser erzielt, sondern mit der scharfen Nadel ausgeführt, wie es schon ZOJA bei der Größe und günstigen Beschaffenheit des Eies gelungen ist. Es wird so eine chemische Schädigung vermieden, und eine leichte Kontrolle der erhaltenen Bruchstücke ermöglicht. Über die frühen Stadien bis zu etwa 16 Blastomeren habe ich nichts Neues mitzuteilen, nur habe ich mein Augenmerk nicht auf die Erzielung und Züchtung von Einzelblastomeren, sondern von

<sup>1</sup> *Clytia flavidula* würde nach der Medusennomenclatur zur Gattung *Phialidium* zählen, bei der zahlreiche Synonyma von HAECKEL als *Ph. variabile* zusammengefaßt wurden. METSCHNIKOFF unterscheidet dagegen zwei mediterrane Formen, die, wie ich bestätigen kann, deutlich verschieden sind, als *flavidulum* und *viridicans*. Der Name hätte also eigentlich einstweilen *Phialidium flavidulum* zu lauten.

kleineren Verbänden gerichtet,  $\frac{2}{4}$ ,  $\frac{4}{8}$ ,  $\frac{2}{8}$ ,  $\frac{8}{16}$  usw. Die Unterschiede solcher Teilbildungen von den normalen Furchungsbildern gleichen sich mit den nächsten Teilungen aus; eine Blastula mit geräumiger Furchungshöhle wird durch schnellen Zusammenschluß erzielt, und alle weiteren Vorgänge verlaufen wie beim normalen Material. Für die Aufzucht ist *Clytia* ja überhaupt ein dankbares und nicht anspruchsvolles Material.

Auf weiter vorgeschrittenen Stadien ist nicht nur das Einzelblastomer nicht mehr zum Ganzen aufziehbar, sondern auch kleinere Verbände von Blastomeren lassen sich viel schwerer weiter züchten und zum Ansetzen bringen. Letzteres ist nicht ohne weiteres verständlich. Wenn noch  $\frac{1}{8}$ , ja noch  $\frac{1}{16}$  eine ansatzfähige Larve hervorbringen, warum sollte dies bei  $\frac{4}{32}$ ,  $\frac{8}{64}$  usw., die ja das gleiche Material an Plasma repräsentieren, weniger leicht gelingen? Einfach deswegen, weil die Plasmabeschaffenheit, seine Ausgleichsfähigkeit, »Labilität«, mittlerweile eine Einschränkung erfahren hat. Es ist dies schon daraus ersichtlich, daß es auf diesen Stadien immer schwerer wird, Verlagerungen (s. u.) und Trennungen ohne Verletzung überhaupt zu erzielen. Die Blastomeren haben teilweise ihre abgerundete Form verloren und dafür einen flächenmäßigen Zusammenschluß gewonnen; man kann daher mit der Nadel keine Trennung erzielen, ehe man sie nicht durch Schütteln etwas in ihrem Zusammenhang gelockert hat. Manchmal springen dann schon von selbst kleine Zellgruppen ab, die weiter beobachtet werden können, manchmal bedarf es doch noch eines Schnittes an einer günstigen Stelle. Ich habe auf diese Weise Gruppen von 2, 4, 6 und mehr Zellen des 32-Stadiums, von 10 bis 20 Zellen des 64-Stadiums und von solchen späterer, aber nicht mehr an Zahl so genau kontrollierbarer Furchungsstadien erhalten. Die Aufzucht gelingt in nur etwa einem Viertel der Fälle. Die absolute Quantität des Materials spielt dabei keine Rolle; denn ich habe beobachtet, daß recht ansehnliche Zellverbände eingingen, daß sich aber viele zwerghafte Planulae unter dem prosperierenden Material befanden; noch am angesetzten Hydroiden mit Hydrotheca ist die Zwergbildung zum Unterschied von den Kontrolltieren festzustellen.

Man könnte eher die Schädigung, die allenfallsig durch das Schütteln hervorgebracht wird, für den ungleichen Verlauf der Aufzucht verantwortlich machen, indem einmal eine frühere, das andre Mal eine geringere Alterierung im plasmatischen Aufbau eingetreten sein kann. Dies ist durchaus im Einklang mit der Annahme einer

plasmatischen Verschiedenheit innerhalb der Eizelle, wie ich sie früher erörtert habe, und mit der zunehmenden Ausgleichsunfähigkeit (»Starrheit« des Plasmas nach DRIESCH), wie sie hier tatsächlich beobachtet werden kann. Man sieht auf früheren Stadien, im Normalen wie nach einem Eingriff, daß das feinkörnige Exoplasma jedesmal, wenn sich eine Furchungszelle abrundet, der neugebildeten freien Fläche sofort folgt und das vacuolen- bzw. fettreiche Endoplasma deckt, wie ich dies ausführlicher bei *Aegineta* beschrieben habe. Wenn sich zwei Zellen nach der Teilung mit der Fläche aneinander legen, so tritt das Umgekehrte ein. In allen früheren Stadien nun ist der Zusammenhalt der Zellen ein sehr geringer, die Abrundung der einzelnen Zellen überwiegt, so daß schon METSCHNIKOFF sagt: »Es ist auffallend, daß nach geschehener Teilung die Keimzellen sich möglichst weit von ihren Geschwistern trennen, um sich ihren entfernteren Verwandten inniger zu verbinden; es entstehen dabei eigentümliche Kombinationen« (1886, S. 50). Jede einzelne Zelle hat i. V. mehr freie Oberfläche, die mit Rindenplasma versehen ist. Auf späteren Stadien bilden sich dagegen immer mehr Berührungsf lächen heraus. Die Beobachtung nach einem Eingriff zeigt, daß dann auch die Labilität der plasmatischen Substanzen geringer geworden ist. Das Exoplasma braucht viel längere Zeit, um eine neugebildete freie Fläche zu überziehen, ja kann dies manchmal überhaupt nicht vollständig leisten, und infolgedessen werden nach einer durch Schütteln vorbereiteten Trennung in verschiedenen Objekten Abstufungen möglich sein, die den verschiedenen Verlauf der Aufzucht erklären.

Es könnte zur Erklärung ferner noch angenommen werden, daß die Zellen regionär etwas verschieden seien, die einen vielleicht reicher an Endoplasma, weil ja an der späteren Blastula die Entodermbildung nicht allseitig, sondern polar erfolgt. Aber die Experimente an diesen Vorstadien der Blastula geben keinen Anhaltspunkt dafür, und die Experimente an der Blastula selbst sprechen direkt gegen eine solche lokale Verschiedenheit.

Man kann nämlich die hohlen Blastulae von etwa 200 und mehr Zellen leicht mit der scharfen Nadel zerteilen; es tritt sehr bald ein Zusammenschluß der offenen Stelle ein. Die verbleibenden Zellen werden dabei in ihrem Zusammenhalt nicht gestört und tragen durch Zellvermehrung mit entsprechender Einkrümmung am meisten zum Ausgleich bei. Die daraus entstehenden Larven sind zeitlich etwas zurück gegenüber den Kontrolltieren; die Planulae sind noch nicht

so gestreckt und der Hohlraum von den Entodermzellen noch nicht ganz ausgefüllt. Einige zeigen auch ein gelockertes Außenepithel mit Lücken und herausquellende Entodermzellen. Hier war also entweder die Entodermbildung erfolgt, ehe sich die Wunde des Teilungsschnittes ganz geschlossen hatte, oder es war nachträglich in dem nicht genügend gefestigten Epithellager durch den Druck des Entoderms wieder ein Defekt aufgetreten. Nach einem weiteren Tag waren (abgesehen von einigen abgestorbenen) bei den meisten Exemplaren die Unregelmäßigkeiten ausgeglichen, und die kräftig umherschwimmenden, nur merklich kleineren Planulae waren auf dem Stadium, das die Kontrolltiere schon am Tage vorher erreicht hatten, langgestreckt, fast wurmförmig. Die Tiere normaler Kulturen waren mittlerweile schon angesetzt; bei den Teilindividuen folgte das Ansetzen ebenfalls einen Tag verspätet, führte aber meist zu ganz normalen Hydroidpolypen. Von drei Kulturen mit je fünf geteilten Blastulae wurden einmal sieben und zweimal acht angesetzte Stadien erzielt, also 70%—80%. Bei diesem günstigen Resultat ist jedoch zu bemerken, daß die Normalentwicklung noch leichter geht; ich habe zweimal sämtliche in die Kontrollkulturen gebrachte und genau abgezählte Furchungsstadien bis zum Ansetzen gebracht.

Auch noch Planulae können geteilt werden, teils mechanisch, teils durch Übertragen in Ca-freies Seewasser, das den Zellverband lockert. Es entstehen aus einer gestreckten Planula zwei, drei und mehr Teilbildungen, jede mit Ecto- und Entodermzellen versehen, die sich schnell abrunden, aber fast keine Wimperbewegung zeigen. Nach Zusatz von natürlichem Seewasser erholen sie sich rasch und kommen trotz ihrer Zwerghaftigkeit zum Ansetzen. Der einzige Unterschied ist, daß die Fußscheibe weniger radiäre Lappen zeigt wie bei normalen Exemplaren. Doch ist deren Zahl und Form ja auch in der Normalentwicklung variabel, und dies ist kein morphologischer, sondern ein quantitativer Unterschied. Es ist also nach diesen Teilungsexperimenten auch an der Planula keine definitive Bestimmung über das Schicksal der Regionen getroffen, welche zur Ansatzbasis, welche zur Mundscheibe werden muß, trotzdem in der Normalentwicklung dem Vorderende die erstere, dem Hinterende die letztere Aufgabe zufällt.

Aus allen Teilungsexperimenten von frühen bis zu späten Stadien folgert das gleiche Ergebnis: die einzelnen Teile sind untereinander gleichwertig. Das Ei ist isotrop im Sinne, wie ich es früher ausgesprochen habe (1903); es zeigt zwar verschiedene Plasmasorten, aber

dieselben sind in allen Radien gleichmäßig verteilt. Wenn sich unter den Blastomeregruppen Unterschiede ergeben, so sind sie durch verschiedene Verteilung von Plasma und insbesondere durch mangelnde Einstellungsfähigkeit des Plasmas bedingt. Eine topographische Beziehung der Plasmasorten zu den späteren Organsystemen ist hier nicht anzunehmen.

Auch die Verlagerungen, soweit sie überhaupt ausführbar sind, bestätigen dies. Auf frühen Stadien, auch noch bei 8 und 12 Zellen, gelingen sie ohne weiteres durch mehrmaliges Pipettieren der Furchungsstadien unter Wasser. Die in ihrer Verlagerung kontrollierten und gezeichneten Exemplare wurden in besonderen Gläsern gezüchtet; das Endergebnis war durchaus normal. Ein Zurückgleiten der verlagerten Furchungszellen in die ehemalige Position ist hier ebenso wenig anzunehmen, wie bei *Aegineta*, wie ich gegenüber erhobenen Einwänden nochmals feststellen möchte. Bei den zahlreichen Umordnungsmöglichkeiten, die schon bei dieser Zellenzahl gegeben sind, wäre eine Zurückordnung gerade in den vorigen Zustand ein merkwürdiger Zufall. Auch kann man sich durch direkte Beobachtung vom Gegenteil überzeugen, hier wie bei *Aegineta*. Der Wiederzusammenschluß der Blastomeren erfolgt, wenn die Lockerung energisch genug gewesen ist, nicht vor weiterer Zellteilung, sondern die Zellteilung erfolgt mehrmals hintereinander noch am verlagerten Orte. Dadurch entstehen ganz bizarre Furchungsbilder; morulaartige Anhäufungen, die durch Stränge von einzelnen Blastomeren miteinander oder mit mehr geordneten Komplexen verbunden sind, oder plattenartige, an den Kanten eingekrümmte Bildungen. Erst nachträglich erfolgt Zusammenschluß und Einordnung in den Verband einer Blastula, die dann nicht an allen Stellen einschichtig ist, sondern Unregelmäßigkeiten aufweisen kann. Die Entoderm- und Larvenbildung wird dadurch nicht beeinflusst.

Bei späteren Stadien von 16 und mehr Zellen sind die Verlagerungen viel schwerer auszuführen, weil die Blastomeren ja schon teilweise einen epithelialen Zusammenhalt gewinnen. Darum führt auch wiederholtes Heraus- und Hereinspülen mit der Pipette unter Wasser nicht zum gewünschten Ziel; man muß die Furchungsstadien aus der Höhe in das Zuchtglas spritzen, und dabei ist einige Schädigung kaum zu vermeiden. Von den Exemplaren, bei denen wirklich eine Verlagerung erzielt worden war, entwickelten sich nur etwa die Hälfte weiter und auch von diesen kam nur ein Teil zum Ansetzen. Es zeigt sich also, wie beim Teilungsexperiment das allgemeine

Gesetz: je leichter der Eingriff überhaupt anzustellen ist, desto leichter erfolgt auch die Regulierung; je mehr Widerstand einem Eingriff geleistet wird, desto schwieriger ist, wenn er dennoch erfolgt ist, der nachherige Ausgleich zum Normalen. Bei drei verschiedenen Kulturen zeigte sich je nach dem Zeitpunkt, in dem die Verlagerung erfolgt war, folgendes Ergebnis: a) Bei Stadien von unter acht Zellen gelangten fast sämtliche bis zum Ansetzen, nur mit einiger Verzögerung gegenüber den Kontrolltieren; doch war die Verzögerung nicht bei allen Individuen zu konstatieren und betrug nicht mehr wie 12—18 Stunden. b) Bei Stadien von 8—16 Zellen war der Prozentsatz der angesetzten geringer, die Verzögerung beträchtlich, 1—2 Tage. c) Bei Stadien von über 16 bis etwa 32 usw. Zellen (es sind solche von 24 noch gut zu zählen) starben etwa die Hälfte gleich nach dem Eingriff ab, die andern zeigten vielfach Unregelmäßigkeit der Form, Ungleichheiten der Blastulazellen, das Entoderm der Planula nicht einheitlich, sondern aus einzelnen Zellkomplexen zusammengesetzt, und nur einen Bruchteil von angesetzten Polypen. Auch hier wird eine Schädigung des Plasmas und seiner Einstellungsfähigkeit dieses negative Resultat herbeigeführt haben. Die positiven Resultate der Normalbildung nach starken Verlagerungen zeigen dagegen, daß bei aller Anerkennung der Wichtigkeit der plasmatischen Stoffe als Aufbaumaterial, doch denselben hier eine bestimmte topographische Lage nicht zukommt. Es genügt ihr Vorhandensein im Keimganzen in entsprechenden Verhältnissen und ihre Einstellungsfähigkeit zur Normalbildung.

Damit ist nicht gesagt, daß nicht in andern Fällen eine räumliche Begrenzung bestimmter notwendiger Plasmasorten stattfinden kann, ja auch daß diese von dem betreffenden Ort ohne allgemeine Schädigung schwer zu entfernen, also nicht »labil« sind, daß eine gewisse »Starrheit des Plasmas« von allem Anfang an vorhanden ist, wie gerade für Ctenophoren von DRIESCH angenommen wird. Ich habe auch in meinem kleinen Lehrbuch (1903) gelegentlich der Besprechung der Experimente an Eiern verschiedener Tiergruppen, Amphibien, Medusen, Ctenophoren, Mollusken, die Verschiedenheit von Plasmasorten, ihre Lage im Ei und ihre Einstellungsfähigkeit als Haupterklärung für den verschiedenen Ablauf der Versuche benutzt, so daß ich eigentlich in den verwandten Erörterungen der amerikanischen Autoren eine Erwähnung dieses meines Standpunktes zu finden erwartet hätte. Immerhin fasse ich diese plasmatischen Substanzen nur als Aufbaumaterial, als ganz allgemeine Vorbedingungen für das Zustandekommen dieses oder jenes Organsystems

auf, die während der Entwicklung selbst noch mannigfache Umänderungen und Umlagerungen erfahren, und bin so von einer allgemeinen Anwendung des Prinzips der organbildenden Keimbezirke noch weit entfernt. Es ist gerade hervorzuheben, daß sich hierin wohl innerhalb des Tierreichs überhaupt keine allgemeine Übereinstimmung, kein »Prinzip« ergeben wird, sondern, wie HEIDER in seinem anregenden Referat (1900) schon auseinandergesetzt hat, bei einzelnen Gruppen ganz verschiedenartige Verhältnisse existieren, »Mosaik-eier« und »Regulationseier« mit verschiedenen Abstufungen. Bei ersteren wird die Theorie von ROUX, jedoch losgelöst von der WEISMANNschen Annahme der ungleichen Kernteilung, zutreffen, bei den letzteren nicht. Ich glaube, daß selbst innerhalb einer engeren Abteilung des Systems größere Unterschiede möglich sind. Es geht dies schon aus dem Vergleich der Tritoneier mit den Froscheiern, sowie der verschiedenen Mollusken hervor. Es mag sogar innerhalb der Medusen nicht lauter solche Fälle leichter Regulation geben, wie die oben und früher beschriebenen, bei denen übrigens auch schon eine gewisse Abstufung hervortritt. Das Ei von *Liriope* scheint schon nach ZOJAS Mitteilungen, ebenso wie das Ei der nahe verwandten *Geryonia* nach meinen eignen noch unfertigen Aufzeichnungen viel mehr präzisiert. Jedenfalls wird aber durch die oben mitgeteilten Versuche auch wieder die Zahl der fraglos undeterminierten Eier vermehrt, und bei einer allgemeinen theoretischen Auslegung dürfen diese Fälle nicht vernachlässigt werden, wenn auch noch so viel Fälle präzisierten Eibaus und determinierter Furchung dagegen stehen.

---

### Literaturverzeichnis.

1905. E. G. CONKLIN, Mosaic Development in Ascidian Eggs. Journ. Exp. Zool. Vol. II. p. 105—223. 82 Fig.
1903. H. DRIESCH, Drei Aphorismen zur Entwicklungsphysiologie jüngster Stadien. Arch. Entw. Mech. Bd. XVII. S. 41—53. 4 Fig.
1900. K. HEIDER, Das Determinationsproblem. Verh. Deutsch. Zool. Ges. S. 45—97.
1901. O. MAAS, Experimentelle Untersuchungen über die Eifurchung. Sitzungsber. Ges. Morph. Phys. München. Bd. XVII. S. 14—33. 18 Fig.
1903. — Einführung in die experimentelle Entwicklungsgeschichte. (Entwicklungsmechanik.) Wiesbaden. XVI+203 S. 135 Fig.
1886. E. METSCHNIKOFF, Embryologische Studien an Medusen. Wien. 159 S. mit Atlas. XII Taf.
1895. W. ROUX, Gesammelte Abhandlungen. (Schriften seit 1878) Leipzig.
1892. A. WEISMANN, Das Keimplasma. Jena.

1903. E. B. WILSON, Experiments on Cleavage and Localization in the Nemer-  
tine Egg. Arch. Entw.-Mech. XVI. p. 411—460. 11 Fig.
- 1904 *α*. — Experimental Studies on Germinal Localization I. The Germ  
Regions in the Egg of Dentalium. Journ. Exp. Zool. Vol. I. p. 1—72.  
100 Fig.
- 1904 *β*. — II. Experiments on the Cleavage Mosaic in Patella and Dentalium  
Ibid. p. 197—268. 118 Fig.
1904. N. YATSU, Experiments on the Development of Egg-fragments in Cere-  
bratulus. Biol. Bull. Vol. VI. p. 123—136. 5 Fig.
1904. CH. ZELENYI, Experiments on the Localization of Developmental Factors  
in the Nemertine Egg. Journ. Exp. Zool. Vol. I. p. 293—329. 19 Fig.
1895. R. ZOJA, Sullo sviluppo dei blastomeri isolati di alcune Meduse. Arch.  
Entw.-Mech. I. p. 578—596. Taf. XXI—XXXIII and II. p. 1—37.  
Taf. I—IV.
-

# Beiträge zur Ontogenie und Ableitung des Siphonophorenstocks,

mit einem Anhang zur Entwicklungsphysiologie  
der Agalmiden.

Von

R. Woltereck.

(III. Planktologische Mitteilung aus der Zoologischen Station  
in Villefranche s. m.)

Mit 21 Figuren im Text.

Vor etwa Jahresfrist habe ich in der WEISMANN-Festschrift<sup>1</sup> über den Entwicklungskreis von *Velella* berichtet, wie er durch die Tiefenplanktonuntersuchungen, die ich im Auftrage des Laboratoire Russe de Zoologie auszuführen hatte, endlich klargelegt werden konnte. Die sonderbare Tiefsee-Larve (»*Conaria*«) dieser Oberflächenform wies nahe Beziehungen zu den Pneumatophoridenlarven und daneben unverkennbare Andeutungen von Narcomedusencharakteren auf. In beiden Richtungen verschob ich die Erörterung, bis ich Gelegenheit zu eigener Nachprüfung fand.

Über die Narcomedusenentwicklung habe ich letzthin<sup>2</sup> berichtet; hier möchte ich über die Entwicklung von zwei typischen Pneumatophoriden: *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* Bericht erstatten.

Ich habe dabei wiederum für die liebenswürdige Gastfreundschaft der Station in Villafranca zu danken, insbesondere ihrem Leiter Herrn Dr. v. DAVIDOFF.

---

<sup>1</sup> Zoolog. Jahrb. Suppl. 1904: Über die Entwicklung der *V.* aus einer in der Tiefe vorkommenden Larve. I. Mitt. über die Tiefsee-Planktonuntersuchungen zu Villefranche.

<sup>2</sup> Verhandl. D. Zool. Ges. 1905: Zur Entwicklung der Narcomedusen und Siphonophoren. II. Planktologische Mitt. aus der Zool. Stat. Villefranche.

Es gelang, durch künstliche Befruchtung eine vollständige Entwicklungsreihe von METSCHNIKOFFS *Agalma Sarsii* bis zur gasführenden Larve, sowie von *Halistemma rubrum* bis zur ausgebildeten Pneumatophorenanlage zu erhalten, ferner auf dem gleichen Wege Furchungsstadien und Planulae von der prachtvollen großen *Agalma Clausii* (Bedot) und von *Physophora hydrostatica* zu bekommen. *Halistemma (Cupulita) pictum* und *Forskalea* waren in den Monaten März und April noch nicht geschlechtsreif, auch die eigentliche Reifezeit der beiden vorher erwähnten Formen dürfte erst in den Mai fallen.

Ferner erhielt ich zahlreiche Larven der beiden zuerst genannten Arten aus dem Oberflächenplankton.

Für die Konservierung bewährten sich wiederum FLEMMINGS und HERMANN'S Gemische, für die Färbung der Schnitte Eisenhämatein mit Orange G. Die Figuren sind nach Schnitten gezeichnet, deren wichtigste in Breslau der D. Zool. G. demonstriert wurden.

### I. Ontogenetisches über *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum*.

Die Entwicklung beider Species ist von METSCHNIKOFF in seinen ergebnisreichen »Studien über die Entwicklung der Medusen und Siphonophoren« (im 24. Bande dieser Zeitschrift) ausführlich beschrieben und in den natürlichen Farben abgebildet worden (Taf. VIII—X), so daß ich mich kurz fassen kann und nur bei den Resultaten zu verweilen brauche, die eine wesentliche Erweiterung oder Richtigstellung enthalten.

Die Hauptergebnisse sind: 1) *Halistemma rubrum* entwickelt sich nicht, wie METSCHNIKOFF angibt, nach einem andern Plan wie *Agalma Sarsii*, sondern ganz wie diese (und viele andre Arten) unter Vorantritt des primären Deckstückes, dem Gasflasche, weitere Deckstücke und Schwimglocken nachfolgen. Dieser Modus ist als typisch für die Pneumatophoriden zu betrachten, anstatt wie bisher die Entwicklungsform von *Halistemma (Cupulita) pictum*, die METSCHNIKOFF als dritte Art der Agalmidenentwicklung beschrieb. Bei unsern beiden Arten konnte letztere Entwicklungsform (Larve mit Pneumatophore und Nesselfaden, ohne Deckstück und Schwimglocken) durch Sauerstoffmangel künstlich hervorgerufen werden.

2) Die Gasflasche (Pneumatophore) der Agalmiden (und anderer Pneumatophoriden) entwickelt sich nicht, wie bisher allgemein angenommen wird, aus der Glockenhöhle (= Schirmhöhle) des medu-

soiden Glockenkerns, sondern die Glockenhöhle wird restlos verdrängt durch eine manubriumartige Erhebung ihres Bodens. Dieser Zapfen scheidet an seiner Außenfläche die »Chitinflasche« ab, worauf seine Zellen unter Gasbildung zum größten Teil zugrunde gehen.

3) Die *Planula* wird selbst zum Primärpolypen (»Primärzoid«) der Kolonie. Sie entwickelt an ihrem aboralen Pol eine stoloartige Proliferationszone (»Stamm«), die zuerst in dem primären Fallschirmdeckstück, später und definitiv in der Pneumatophore endet.

Doch wollen wir die ganze Entwicklung vom Ei an kurz durchgehen.

#### A. Die Struktur des Eies und der Blastomeren

hat METSCHNIKOFF, ebenso wie den Verlauf der Furchung, bereits zutreffend beschrieben, — soweit sie am Lebenden zu sehen ist.

Präparate und Schnitte gaben dazu folgende Ergänzungen:

Die Scheidung von festerem Ectoplasma und saftreichem Endoplasma tritt scharf hervor, das erstere zeigt eine Menge von verschieden großen Körnchen, die sich teils mit Eisenhämatein intensiv schwärzen (Fettropfen?), teils hell bleiben (Plasmagranula). Nach außen wird das Ectoplasma von einer doppelten Kontur begrenzt, und bei solcher Färbung sieht man zwischen beiden Konturen eine sehr feine Querstrichelung, welche bei Auftreten der Wimpern fast ganz verschwindet. Es bekommt den Anschein, als habe man es mit einer gemeinsamen Anlage von Cilien und ihren Basalapparaten zu tun. Für genauere cytologische Untersuchung sind die Strukturen leider zu klein.

Das Endoplasma erscheint im Leben bei *Halistemma rubrum* glasklar, bei *Agalma Sarsii* zart gelblich getönt, mit einer deutlichen Wabenstruktur, die besonders auffällig hervortritt, wenn das Ei sich zur ersten Teilung anschickt und die Waben im Centrum sich zu parallelen Längssträngen ausziehen. Die zwei Hauptbestandteile: Plasma und Nährsaft (»Dottersubstanz«) sind scharf geschieden. Das erstere, dessen Quantum relativ äußerst gering ist, umgibt den peripher gelegenen Kern und grenzt die Zellen als feine Hüllschicht ein. Die Plasmawand der Waben ist so fein, daß sie auf Schnitten, auch wenn die Grenzen der Waben haarscharf hervortreten, kaum nachzuweisen ist. Der Umriß der Waben ist hexagonal, jedoch ganz abhängig von den Druck- und Zugkräften der Furchung (Fig. 1).

Der Nährsaft bildet bei FLEMMING-HEIDENHAIN-Behandlung einen gleichmäßig körnigen Niederschlag von hellgrauer bis tiefschwarzer Färbung, wohl je nach der Konzentration der wäßrigen Nährlösung. Diese Konzentration ist in fast jeder Wabe eine andere, so daß die Blastomeren auf Schnitten ein schachbrettartiges Aussehen bekommen (Fig. 1).

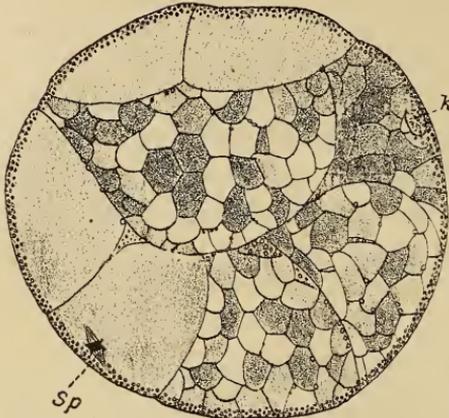


Fig. 1.

Furchungstadium von *Agalma*. In vier Blastomeren sind die Dotterwablen eingezeichnet. *k*, Kern; *sp*, Furchungsspindel an der Grenze von Ecto- und Entoderm.

Zwischen den Waben, besonders nahe der Zellwand, finden sich, unregelmäßig verstreut, kleinblasige Differenzierungen unbekannter Natur. Sie enthalten ein Netzwerk und Körnchen und sehen wie abgestoßene Kernbrocken aus.

Die Waben erleiden im Verlauf der Furchung sehr charakteristische Veränderungen. Ihr körniger Niederschlag wird (bei genannter Behandlung) blasser und blasser, und füllt schließlich die Waben nicht mehr ganz aus, sondern wird von einer niederschlagslosen Flüssigkeit umgeben. Dann verschmelzen die Waben miteinander und die Entodermzellen, die aus dem Endoplasmateil der Blastomeren hervorgegangen sind, erscheinen großblasig mit geschrumpften Resten jener Nährsubstanzniederschläge in ihren unregelmäßigen Hohlräumen. Schließlich verschmelzen im Centrum der Larve die Hohlräume der angrenzenden Zellen und bilden einen centralen Saft Raum aus (das spätere Lumen des Primärpolypen oder Primärzoids), der mit dem niederschlagslosen Saft erfüllt ist (Fig. 3, 11, 14).

## B. Verlauf der Furchung bis zum Bipolariastadium.

1. Ein Gesetz der Furchung läßt sich auch bei diesen Cölenterateneiern nicht feststellen, es scheint ja, als ob wir es bei diesem Tierstamm (bis auf die Ctenophoren) mit einer wirklich indeterminierten Furchung zu tun hätten. Die Art der Furchung bietet bis auf das Verhalten der Waben und die tuchartigen Falten des Ectoplasmas, die schon HAECKEL und METSCHNIKOFF beschrieben haben, nichts Besonderes.

## 2. Ectoderm und primäres Entoderm.

Wenn das Ei schätzungsweise 40 Blastomeren zählt, beginnt der zweite Akt, die Ectodermbildung, die durch typische Delamination erfolgt. Es treten an der Peripherie radiär gestellte Spindeln auf und durch eine sehr inäquale Teilung wird die Ectoplasma-lamelle jeder Blastomere von der Endoplasmamasse geschieden. Der letzteren bleibt, ihrem peripheren Kern ange-lagert, nur ein geringes Plasmaquantum übrig. Die Delamination beginnt an dem einen Pol der ovalen Larven, der bei *Agalma Sarsii* gelbrot pigmentiert ist und sich weiterhin als Aboralpol dokumentiert. An diesem Pol werden die radiären Delaminationsteilungen in jeder Ectodermzelle sofort durch sich rasch folgende Tangentialteilungen abgelöst, so daß hier eine verdickte, stark wimpernde Ectodermplatte entsteht. Für die übrige Larve wird nur ein dünner spärlich wimpernder Belag gebildet, der am Mundpol zunächst am dünnsten ist.

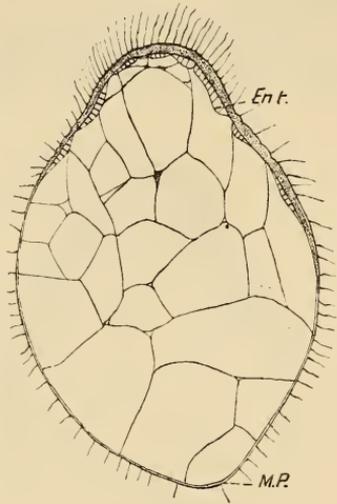


Fig. 2.

Bipolaria-Stadium von *Agalma*.  
M.P., Mundpol; Ent., sekundäres Entoderm.

## 3. Sekundäres Entoderm.

Unmittelbar auf die Delamination folgt die Bildung des sekundären Entoderms, das zwischen Ectoderm und Saftzellen, dem ersteren dicht anliegend, auftritt. Es ist schwer, seine Entstehung für jede Zelle zu verfolgen, doch glaube ich versichern zu können, daß dieses definitive Entoderm durch Trennung des plasmatischen Randteiles der primären Entodermzellen (einschl. Kern) von dem centralen großen Saftteil derselben seinen Ursprung nimmt. Dadurch entsteht zunächst ein Netz von dünnen mesenchymartigen Zellen unter dem Wimperepithel. Durch schnelle Vermehrung dieser Zellen (tangentliche Teilungen) wird dann am aboralen Pol das Entodermepithel hergestellt (Fig. 2, 3). Am übrigen Körper bleibt es bis zum Ende der Metamorphose (Fig. 11) ein dünner Belag, der nur am Mundpol, insbesondere bei *Halistemma rubrum* (Fig. 4), frühzeitig kompakter wird. Einzelne solcher mesenchymartiger Zellen bleiben auch zwischen den Safträumen erhalten, besonders nahe dem Aboral-

pol, wo dann zwischen ihnen und dem Entodermepithel ein neuer Hohlraum, der aborale Saft Raum (Fig. 3—5, 12, 14) gebildet wird. In diesem tritt alsbald Wimperung<sup>1</sup> auf; er geht später in den zusammenhängenden Entodermraum des Stammes und seiner Anhänge über.

Sein erstes Auftreten fällt meistens noch in ein Stadium, das längere Zeit unverändert bleibt (bei *Agalma Sarsii* 6 Tage, bei *Hali-*

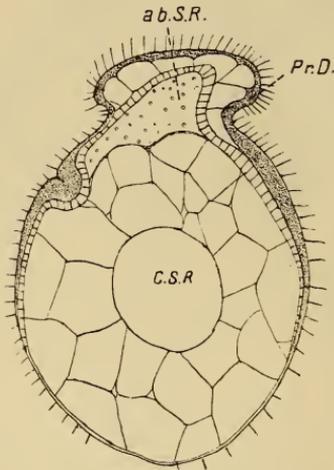


Fig. 3.

Fig. 3 und 4.

Anlage des primären Deckstückes (*Pr.D.*) und der Pneumatophore (*pn*) bei *Agalma Sarsii* und *Holistemma rubrum*. *ab.S.R.*, aboraler, *C.S.R.*, centraler Saft Raum. Sekund. Entoderm gekästelt.

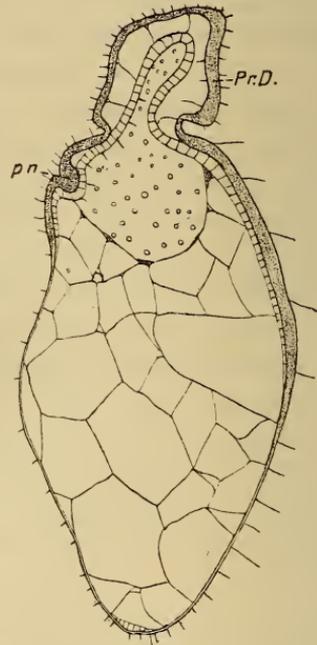


Fig. 4.

*stemma rubrum* 7— 8 Tage) und sich charakterisieren läßt als eine ovale Planula mit einem Mundpol und einem stark verdickten Aboralpol.

[Bei allen Cölenteraten folgt dieses »Bipolaria«-Stadium auf das der allseitig gleichgebildeten Planula; aus der Aboralscheibe wird bei den Polypen die Haftscheibe oder Haftflasche (*Eutima*), bei den Narcomedusen ein Wimperorgan oder eine Proliferationszone, bei den Ctenophoren ein Wimperorgan. Bei den Siphonophoren wird daraus die Proliferationszone (»Stamm«) mit terminalem Flaschenorgan (Schwimmglocke, Luftflasche) oder mit terminalem Fallschirmorgan (Deckstück) + medusoider Gasflasche.]

<sup>1</sup> In diesem Raume, der alsbald auch die Pneumatophorenanlage umgibt, befindet sich eine gelbliche Flüssigkeit mit vielen suspendierten Brocken und Körnchen, die fortwährend herumgetrieben werden (Fig. 3—5, 7\*).

### C. Weitere Differenzierung: Primäres Deckstück und Pneumatophore.

Bei unsern Agalmiden ist die aborale Polverdickung zunächst auf eine terminale Kuppe beschränkt, die durch eine flache, ringförmige Delle vom Planulakörper — in gleichmäßigem Abstand von den Polen — abgesetzt ist (Fig. 2). Die Agalmidenlarve ist also auf diesem Stadium noch nicht bilateral differenziert. Als bald aber breitet sich die Ectodermverdickung ungleichmäßig aus, und zwar

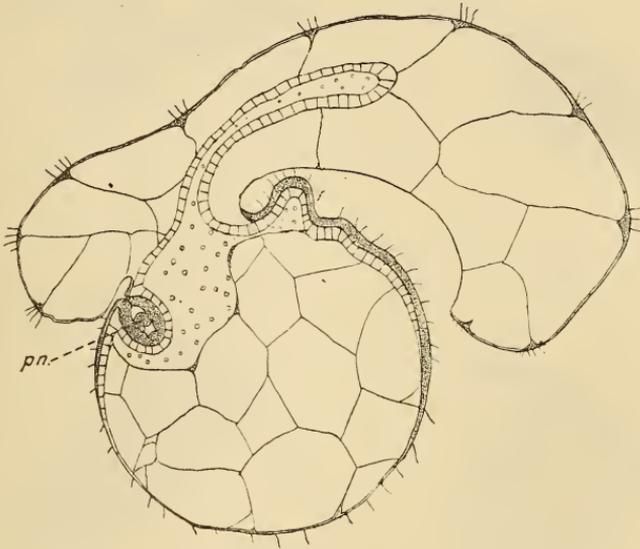


Fig. 5.

Larve von *Ag. Sarsii* mit voll ausgebildetem primärem (Fallschirm-) Deckstück.

zugunsten derjenigen Seite der Larve, die ich als Mundseite bezeichne (Fig. 2—5 rechts), weil die ursprünglich der Kuppenmitte opponierte Mundstelle allmählich hierher aufrückt. Die andre Seite kann man als Pneumatophorensseite des Aboralpols bezeichnen. Die Zeichnungen Fig. 2—5 stellen Medianschnitte der nunmehr bilateral-symmetrischen Larve dar.

#### 1. Das terminale, primäre und vergängliche Fallschirmdeckstück.

Es entsteht aus dem Mittelfeld der Aboralkuppe, die sich durch eine Ringfurche abschnürt und deren Ectoderm zugleich vom Entodermepithel abgehoben und förmlich aufgeblasen wird. Bei *Agalma Sarsii* fällt dabei eine schirmartige Abflachung besonders ins Auge (Fig. 3, 5). Die Ringfurche schneidet an der Mundseite viel tiefer ein als auf der andern Seite. Auch die Volumvergrößerung ist hier

bedeutender. Das Resultat ist, von oben betrachtet, ein kahnförmiger Napf, der die ganze obere Hälfte der Larve umhüllt. Er ist dabei ganz weich und entbehrt aller Stützleisten und Zähnelung der späteren, mehr knorpeligen Deckstücke. Das Ectoderm bleibt an einigen Stellen bewimpert; im Innern wird eine wäßrige Flüssigkeit ausgeschieden, die nur von einigen ectodermalen Plasmafäden durch-

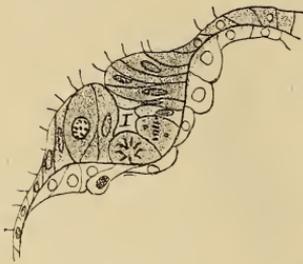


Fig. 6.

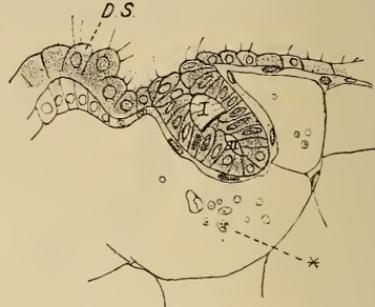


Fig. 7.

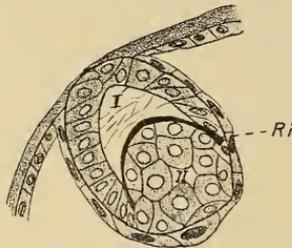


Fig. 8.

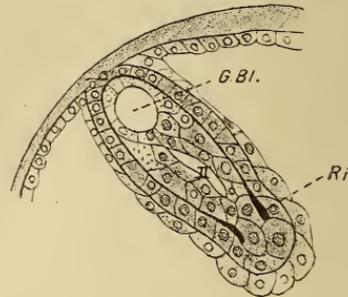


Fig. 9.

Fig. 6—9.

Pneumatophorenentwicklung von *Agalma*. I, Glockenhöhle; II, Manubriumhöhle. »Chitin«-Flasche schwarz (HEIDENHAIN) mit »Chitinring« (*Ri*). *G.Bl.*, primäre Gasblase. Das Entoderm umgibt als einfache Schicht die ganze Anlage.

setzt wird. Sie inserieren am Entoderm, das zu einem mundwärts umgebogenen Saftkanal umgeformt ist (Fig. 5).

Das zarte Gebilde dient nicht zum Schutz (»Deckstück«), sondern zur Volumvergrößerung und zugleich als Fallschirm, um das Sinken der schwerer gewordenen Larven<sup>1</sup> so lange hintanzuhalten,

<sup>1</sup> Sogar im Zuchtglas kann man sich davon überzeugen. Die jungen Planulae schwimmen nahe dem Wasserspiegel. Nach der Epithelbildung sinken sie etwas herab, werden durch Entwicklung des Fallschirms am weiteren Sinken verhindert und steigen nach der Gasbildung wieder langsam auf. Ältere Larven ohne Fallschirm und Gas sinken zu Boden.

als noch kein Gas produziert wird. Wenn solche Produktion eintritt, wird das nun überflüssige Organ abgeworfen und die Gasflasche nimmt den oberen Pol der Larve ein. Gleichzeitig werden richtige Deckstücke, die mit gezähnten Knorpelleisten und Nesselkapseln passiv und aktiv bewehrt sind, ausgebildet.

## 2. Die Pneumatophore

wird bekanntlich als verdickte Ectodermeinstülpung (»Glockenkern«) angelegt (Fig. 3—6), in welcher, als Fortsetzung der Außenfläche, ein kleiner bewimperter Hohlraum, die Glockenhöhle, auftritt (I in Fig. 6—8, 12). Diese soll nach der herrschenden Auffassung zum Gasraum werden; von ihrer Wandung (Subumbrella) soll die »Chitin«-Flasche secerniert werden.

### Manubriumzapfen und Chitinflasche.

Am Boden der Glockenhöhle ist von vornherein eine raschere Zellvermehrung im Gange (Fig. 6), so daß hier ein dicker Zellpfropf, der zuerst solid ist, in die Glockenhöhle vorragt (Fig. 7, 8, 12). Sehr früh schon tritt in ihm ein scharf konturierter Hohlraum auf (II in Fig. 7—9). Dieser Zapfen ist rein ectodermaler Natur, entsteht nur durch Vermehrung von Glockenkernzellen, ohne Beteiligung der Entodermbekleidung der ganzen Anlage.

Da nun aber einerseits genau an dieser Stelle die typische Medusenanlage ihr aus Ectoderm und Entoderm bestehendes Manubrium in die Glockenhöhle vorwölbt, und da wir andererseits durch CHUN (VON TRINCI und durch eigne Untersuchung bestätigt) wissen, daß die Entodermorgane der Margelidenmeduse aus dem ectodermalen Glockenkern hervorgehen<sup>1</sup>, so dürfen wir diesen Zapfen des Siphonophorenglockenkerns als Manubrium bezeichnen, — und wir müssen das eigentlich, wenn wir an der medusoiden Natur der Pneumatophore festhalten wollen.

Der Manubriumzapfen von *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* dringt rasch weiter in die Glockenhöhle vor, wobei er an seiner Außenfläche eine chitinartige, mit Eisenhämatein geschwärzte Substanz abscheidet, die spätere »Chitin«-flasche der Pneumatophore.

Diese Flasche zeigt demgemäß von vornherein eine weite Öffnung im Umkreis des Manubriumzapfens, ihr letzter, hier zwischen Manu-

<sup>1</sup> Es ist schwer verständlich (oder doch verständlich?), daß diese überaus wichtige Tatsache bei den Keimblatttheoretikern bisher so unverhältnismäßig wenig Beachtung gefunden hat.

brium und Glockenwandung eingekeilter Rand erscheint verdickt. So kommt das für alle Gasflaschen charakteristische Bild der »Trichterpforte« mit dem »Chitinring« (CHUN) zustande (Fig. 8—10).

Der Anschein, die Chitinflasche rühre von der Subumbrellarwand des Glockenkerns her, wird dadurch hervorgerufen, daß der vorwachsende Manubriumzapfen sich mit seinem Chitinbelag der Subumbrellarwand eng anlegt, natürlich unter restloser Verdrängung der Glockenhöhle (Fig. 12 rechts, 9).

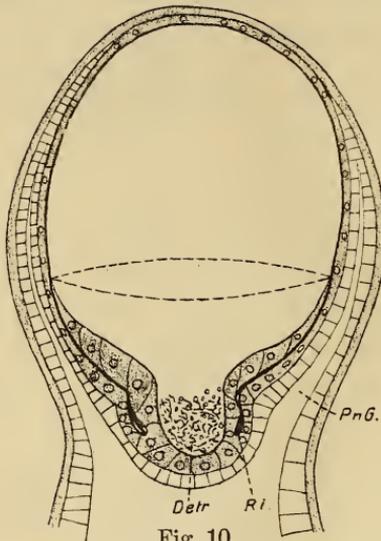


Fig. 10.

Pneumatophore von *Agalma* nach Abwerfen des primären Deckstückes. Die Chitinflasche ist nur noch im unteren Drittel von Zellen ausgekleidet (deren obere Grenze punktiert angegeben ist). Der Rest der übrigen Zellen als Detritus (*Detr.*) im Trichter. *Pn.G.*, Entodermgefäße.

Fig. 11. Etwas ältere *Agalma*-Larve. Detritus verschwunden, Trichter (*Tr.*) stark entwickelt. Der untere Teil der Proliferationszone als Stamm (*St.*) abgesetzt. Von den Stammanhängen sind nur die Ansätze gezeichnet. *Pr.Z.*, Planula-Primärpolyp.

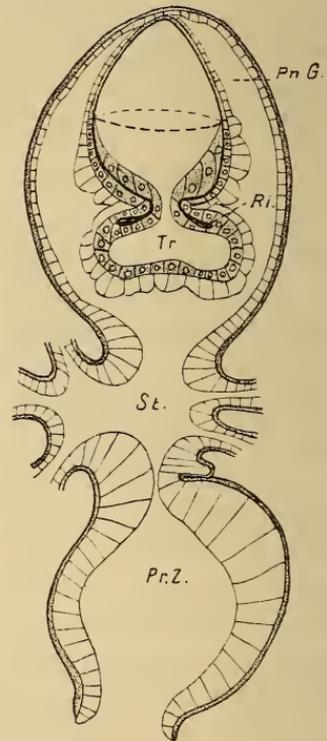


Fig. 11.

### Primäre Gasproduktion.

Auf diesem Stadium verharrt die Anlage längere Zeit, ohne sich äußerlich wesentlich zu verändern, sie streckt sich nur in die Länge und beginnt den basalen Abschnitt, der später den Trichter liefert, etwas hervorzuwölben (Fig. 9).

Im Innern finden jedoch wichtige Veränderungen statt. Die zunächst mehr oder weniger kubischen Zellen des Manubriums, welche nach der Längsstreckung des Ganzen nur noch einen schmalen

Längsspalt als Lumen umfassen (Fig. 9, 13 rechts), quellen auf und verdrängen dabei das Lumen ganz. Ihr Plasma wird blasig verändert, ihre Kerne zerfallen, und schließlich ist im apicalen Abschnitt des Manubriums nur noch Zelldetritus vorhanden, in dem dann eine Gasblase auftritt (Fig. 9). Da inzwischen die Pneumatophore an Volum zugenommen hat, so kann der centrale Spaltraum wieder zum Vorschein kommen. Es macht dann manchmal den Eindruck, als ob die Gasansammlung in dem wiederhergestellten Manubriumlumen stattfände.

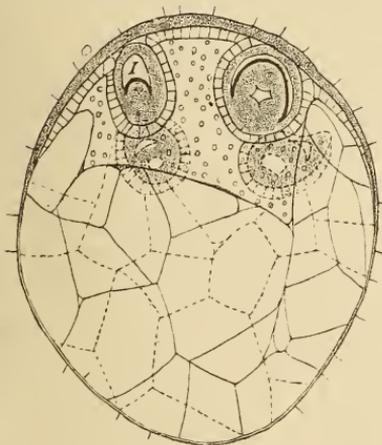


Fig. 12.

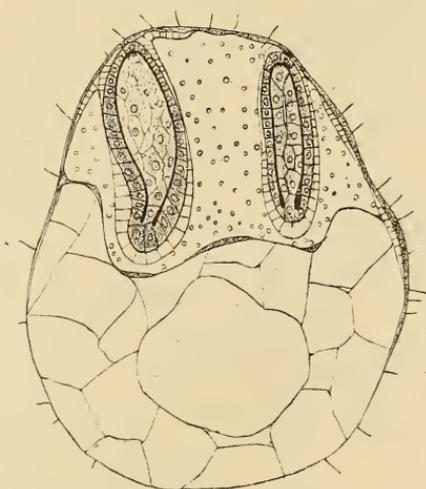


Fig. 13.

Versch. Stadien der Pneumatophorenentwicklung, zur Ergänzung der Fig. 6—10 (vgl. S. 635).

Die Gasblase wächst rasch und verdrängt den Zelldetritus des apicalen Pols von der Chitinwandung, die das Gas jetzt unmittelbar umschließt.

Wichtig ist nun, daß der basale Abschnitt des Manubriumzapfens an dem Zerfall und dem Verdrängtwerden nicht teilnimmt, sondern als ein einschichtiger Belag an der Innenseite der Chitinflasche liegen bleibt (Fig. 9, 10, 11).

»Gasdrüse« und »Trichter«. Sekundäre Gassecretion.

Die Zellen dieses Belags umschließen, da die Gasfüllung inzwischen die Flasche mächtig ausgedehnt hat, einen trichterförmigen Raum, sie flachen sich nach oben zu stark ab und enden schließlich mit einer weiten Kreisöffnung (die man indes wohl kaum als Mundöffnung des Manubriums bezeichnen kann).

Nach unten zu gehen sie, über das Niveau des Chitinrings hinweg, in die ebenfalls einschichtige Wandung eines Bechers über, dessen Boden von den basalen Glockenkernzellen gebildet wurde. Das ist der künftige »Trichter« (CHUN) der Pneumatophore. In ihm sammelt sich der Detritus, der von den aufgelösten (»verbrannten«?) Zellen übrig geblieben ist, als eine körnige Masse an (Fig. 10). (Solche Bilder findet man bei Larven, die im Plankton gefischt werden, im Aquarium gelang es nur bis zum ersten Auftreten von Gas die Larven zu erhalten.) Bei etwas älteren Larven ist auch der Detritussatz verschwunden und das bekannte typische Bild der Pneumatophore ist hergestellt, sogar in ganz besonders prägnanter Form (Fig. 11). Die eigentliche Gasflasche geht durch eine enge — von Ringmuskeln umspannte — »Trichterpforte« in den weiten Trichter über, dessen Umfang von dem jeweiligen Gasgehalt abhängig ist. Gewöhnlich ist er zusammengezogen und enthält wenig oder auch gar kein Gas, wird aber die Larve gereizt, so treibt sie das Gas aus der Flasche in den Trichter, der sich dann stark ausdehnen kann.

Der inneren Flaschenwand liegt im unteren Abschnitt jener Belag von hohen Zellen an, deren Plasma (ebenso wie im Trichter) mit Stoffwechselprodukten: Körnchen und Bläschen reich erfüllt ist, entsprechend der von CHUN vertretenen Auffassung, der diese Bezirke als »Gasdrüse« in Anspruch nimmt. In der Tat muß die Gasmenge, welche die Flasche nunmehr erfüllt, hier produziert werden. Wir haben aber diese Gassecretion von der primären Gasproduktion (unter Zellauflösung) als etwas Andersartiges zu unterscheiden.

Von dem Trichter aus scheint ein Nachschub von Zellen in den Flaschenbelag stattzufinden, den CHUN für die Entstehung des letzteren verantwortlich macht. Auch hier müssen wir das Sekundäre von dem Primären (Rest des Manubriumzapfens) scharf trennen.

### Äußere Gestalt der Pneumatophore.

Durch die Aufblähung der Gasflasche und den gleichzeitigen Schwund des Fallschirmdeckstücks wird die Konfiguration der ganzen Larve erheblich geändert.

Das äußere Ectoderm, das vorher über die Spitze der Pneumatophore glatt hinwegstrich (Fig. 7—9), wird nun herausgedrückt und legt sich dem vorgewölbten Organ wie ein Mantel um (Fig. 10, 11). Dadurch kommen zwei Entodermblätter aneinander und können sich zu den bekannten Pneumatophorenkanälen und -septen zusammenlegen.

Es kommt dabei, durch Kontraktion der äußeren Muskulatur, eine halsartige Abschnürung der ganzen Pneumatophore gegen die Larve und zwar gegen den »Stamm« zustande, wodurch die definitive Anordnung der Kolonie vorbereitet wird. Das untere Ende der Pneumatophore ist nach wie vor von einer einfachen Entodermsschicht überzogen.

### 3. Der Stamm.

Wir sahen, daß die bipolare Planula am oberen Pol die kappenförmige Proliferationszone trägt, welche den terminal angelegten Fallschirm bilateral symmetrisch umgibt. Und zwar entsteht an der einen Seite hauptsächlich die Pneumatophore, während die umfangreichere orale Kappenregion Schwimglocken, Deckstücke und Senkfäden hervorbringt. (Es ist noch eine sehr lohnende Aufgabe, hier das CHUNsche »Knospungsgesetz« genau zu verfolgen.)

In der ganzen Kappe herrscht eine intensive Zellvermehrung, die nun neben der Organproduktion auch die Verlängerung der ganzen Proliferationszone zur Folge hat, während die übrige Planula in ihrem Ectoderm wenigstens sich indessen kaum verändert. (Nur ihr sekundäres Entoderm vermehrt sich und wächst unter Auflösung der »Saftzellen« zu einem hohen Epithel heran. Dabei fließt der rasch wachsende »centrale Saftraum« mit dem »aboralen Saftraum« des Stammes zusammen. Vgl. Fig. 3 mit Fig. 11.)

Das Resultat ist, daß die verlängerte Proliferationszone dem Planula-Primärzoid als ein aboraler Anhang (»Stolo«) ansitzt, der sich, nachdem die Gasflasche als Terminalorgan von ihm abgeschnürt ist, nun seinerseits vom Primärzoid durch eine Ringfurchung absetzt. Dadurch kommt dann die typische Gliederung der Pneumatophoriden zum deutlichen Ausdruck: oben die Gasflasche, in der Mitte der Stamm mit seinen verschiedenartigen Anhängen, und unten der Primärpolyp als Abschluß (Fig. 11).

## II. Vergleichendes und Allgemeines.

### A. Pneumatophoriden.

#### 1. Entwicklung der Gasflasche.

Es ist zunächst zu untersuchen, wie weit der hier für die Agalmiden nachgewiesene Bildungsmodus der Pneumatophore Geltung hat.

Daß er zunächst für alle embryologisch untersuchten Agalmiden zutrifft, läßt sich schon aus den vortrefflichen Abbildungen

METSCHNIKOFFS entnehmen, der trotz völliger Verkennung<sup>1</sup> des Sachverhaltes diesen dennoch richtig abbildete, gewiß ein neues Zeichen für die Beobachtungstreue des großen Embryologen. Seine Taf. XII Fig. 8 zeigt z. B. ganz deutlich bei *Agalma Sarsii* die primäre und sekundäre Höhlung meiner Fig. 7. Taf. X Fig. 6 zeigt dasselbe für *Halistemma rubrum* und Fig. 5 Taf. XII für *Halistemma (Cupulita) pictum*, das ich nicht nachuntersuchen konnte. Auf der gleichen Tafel Fig. 4 bildet er eine Larve mit zwei Pneumatophoren von *Physophora* ab, bei der die Chitinflasche als Belag eines centralen Zapfens deutlich hervortritt. Auch HAECKELS<sup>2</sup> Abbildungen, obwohl viel weniger genau gezeichnet, zeigen für *Physophora*, *Crystalloides*, *Athorybia* ähnliche Bilder. Wichtiger ist aber der Umstand, daß die Pneumatophoren nach CHUNS<sup>3</sup> u. a. Untersuchungen immer wieder die typischen Bestandteile zeigen: unten offene Chitinflasche mit Innenbelag und Trichter. Es ist also höchst unwahrscheinlich, daß sich im Kreise der typischen Pneumatophoriden eine wesentlich andre Genese der Gasflasche finden sollte, die etwa durch Convergenz ein so ähnliches Organ produzieren könnte. Ob auch die atypischen Anthophysidae und die Aurnecten hierher gehören, hängt davon ab, ob deren Gasapparat in der Tat, wie CHUN will, auf die typischen Pneumatophoren zurückgeführt werden kann. Wahrscheinlich ist das jedenfalls. Auch bei den Rhizophysalidae endlich, den Formen mit riesiger Gasflasche und ohne Schwimmglocken, hat CHUN einen dem Typus entsprechenden Aufbau der Pneumatophore nachweisen können. Sie unterscheidet sich hauptsächlich durch einen apicalen Porus. Ein solcher findet sich nun — ich habe das nicht ausdrücklich erwähnt — auch bei Agalmidenlarven hier und da. Er stellt als Überbleibsel der Glockenhöhlenöffnung (Fig. 6) den Schirmrand dar und führt — nicht in die Gasflasche — wohl aber in die verschwundene Glockenhöhle, d. h. er wird von der Kuppe der Chitinflasche von unten her verschlossen. Wenn der Aufbau der *Rhizophysa*- und *Physalia*-Pneumatophore wirklich, wie es den Anschein hat, dem

<sup>1</sup> Er schreibt zu dem von ihm richtig abgebildeten Stadium meiner Fig. 5 und 7: »Im Innern der Anlage des Luftapparates bilden sich durch Auflösung des festen Inhalts zwei kleine Höhlen . . ., welche bald in eine einzige zusammenfließen, um später mit Luft angefüllt zu werden.« Für solche Dinge reicht eben die Beobachtung am Lebenden nicht aus.

<sup>2</sup> HAECKEL, Zur Entw. d. Siphon. Preisschrift. Utrecht 1897.

<sup>3</sup> Zusammengefaßt in CHUNS Referat über die Entwicklung der Siphonophoren (Verh. Deutsche Zool. Ges. Kiel 1897).

der typischen Gasflasche entspricht, so muß also der zeitlebens vorhandene Porus derselben entweder ebenfalls nicht in die Chitinflasche führen oder aber sekundär durch den Belag des Manubriumzapfens (an der Stelle des Mundes also) durchbrechen.

Von der zweiten Hauptgruppe des CHUNSCHEN Siphonophorensystems: Physophorae (Eschscholtz) blieben dann also nur die Chondrophoren oder Tracheophysen übrig. Und diese haben in der Tat eine grundsätzlich abweichende Entwicklung ihrer Luft- (nicht Gas-) flasche aufzuweisen (s. S. 628).

## 2. Die typische Pneumatophoridenlarve.

### a. Agalmiden.

METSCHNIKOFF unterscheidet drei Typen der Agalmiden-Entwicklung.

Bei *Agalma Sarsii* tritt zuerst das primäre Deckstück auf, dann Pneumatophore, weitere Deckstücke, Senkfaden, Schwimmglocken.

Bei *Halistemma rubrum* zuerst eine Schwimmglocke, dann Pneumatophore, weitere Schwimmglocken usw.

Bei *Halistemma (Cupulita, Stephanomia) pictum* zuerst die Pneumatophore, dann Senkfaden usw.

Für die beiden erstgenannten Arten haben wir gesehen, daß der Unterschied nicht zutrifft, die Entwicklung verläuft in beiden Fällen nach Typus I. Auch bei METSCHNIKOFF findet man das (nur geschrumpfte) primäre Deckstück in den Zeichnungen, in Fig. 5 u. 6 als kurzen Höcker, in Fig. 8 als blasigen Anhang mit unregelmäßigem Entodermkanal, dem METSCHNIKOFF nur eine irrtümliche Ausmündung gegeben hat.

Solche Bilder eines schrumpfenden Deckstücks — in allen Stadien — erhielt ich nun für beide Arten, wenn das Seewasser nicht durch häufiges Wechseln, vorsichtige Durchlüftung oder Algenvegetation mit genügend Sauerstoff versorgt wurde. Nur bei größter Sorgfalt in diesem Punkt, in großen Kulturgläsern und bei tadellos reifem Material, erhielt ich die normale Entwicklung mit großem primärem Deckstück. Und zwar geht die Abhängigkeit insbesondere vom Sauerstoffgehalt des Wassers so weit, daß ein bereits weit angelegtes Deckstück alsbald zurückgebildet, förmlich eingezogen wird, wenn die Durchlüftung unterbrochen wird. Die Larve wird dann wieder kugelig und nur die Pneumatophore entwickelt sich kräftig weiter.

Dabei können dann Bilder entstehen, wie METSCHNIKOFF sie für *Halistemma rubrum* als typisch annimmt, d. h. es kann zwar das primäre Deckstück, nicht aber die Schwimmglockenanlage unterdrückt erscheinen. Viel häufiger tritt aber für beide Species der Fall ein, den METSCHNIKOFF als spezifische Entwicklungsform von *Halistemma pictum* bezeichnet: es wird alles unterdrückt bis auf die Pneumatophore und die Nesselbatterien. (Ein solches Bild zeichnet METSCHNIKOFF selbst für *Halistemma rubrum* in der alten Larve Fig. 3 Taf. XI, die neben einer wohlausgebildeten Gasflasche nur erst kleine Knospen und Höcker aufweist.)

Aber während der Irrtum für *Halistemma rubrum* feststeht, sind seine Angaben für *Halistemma pictum* von CHUN bestätigt worden, der bei sorgfältigster Kultur die gleichen Bilder erhielt.

Es ist also sehr wohl möglich, daß bei dieser Agalmitide (auch außerhalb des Aquariums) die Bildung des primären Deckstückes unterbleibt. Aber möglich ist auch, daß diese Art auf künstliche Verhältnisse ganz besonders fein reagiert. Die Bilder METSCHNIKOFFS (Fig. 6, 7, 8) sehen recht sehr pathologisch aus — nach meinen Erfahrungen an den andern beiden Agalmitiden — und es ist auch etwas verdächtig, daß diese Larve, die, im Plankton gefangen, wohlausgebildete Schwimmglocken und Deckstücke besitzt, auch in den ältesten Exemplaren künstlicher Provenienz zwar eine wohlausgebildete Pneumatophore, aber noch gar kein Deckstück und Schwimmglocken besitzt.

Dabei ist diese Agalmitide von den beiden andern Arten nur durch ihre Nesselknöpfe, ihre geringere Größe und etwas bräunliche Pigmentierung unterschieden, während in der Anordnung der für die Larve in Betracht kommenden Anhänge keine Unterschiede obwalten.

Es ist also, zumal da jene Entwicklungsform auch bei den andern Agalmitiden so leicht entstehen kann, nicht ganz unwahrscheinlich, daß auch bei *Halistemma pictum* das Auftreten eines primären Deckstückes das Normale ist.

#### b. Andre Pneumatophoriden.

Dazu kommt, daß der Entwicklungstypus von *Agalma Sarsii* und *Halistemma rubrum* in identischer Form auch bei *Physophora*, *Crystallodes* und *Athorybia* wiederkehrt, wie HAECKEL gefunden hat, während die METSCHNIKOFF-CHUNSche Entwicklungsform von *Halistemma pictum* nur bei der HUXLEYSchen Larve von *Physalia*

wiederkehrt, die mit ihrer großen Pneumatophore schon zu alt ist, um etwas zu entscheiden (Abb. bei CHUN l. c.). — Für die Mehrzahl der Pneumatophoriden kennen wir die Entwicklung nicht. Wir können also nur sagen, daß die hier beschriebene Entwicklungsform für die bei weitem meisten daraufhin untersuchten Pneumatophoriden zutrifft, also einstweilen jedenfalls als typisch bezeichnet werden muß.

**B. Calycophoriden.**

Wenn wir den so gewonnenen Typus mit der Calycophoriden-Larve vergleichen, wie METSCHNIKOFF und CHUN sie beschrieben haben, so finden wir zunächst das Bipolariastadium der Planula wieder. Die aborale Proliferationszone macht dann aber eine Drehung um 90°, die sie an die Seitenfläche der ovalen Larve bringt. (Das hat einen technischen Grund: die Schwimglocken kehren die Öffnung nach außen und würden also, am Pol entstehend, die spätere lange Kolonie vor sich her zu treiben haben.) Diese Proliferationszone ist gruppiert um eine primäre Schwimglocke, die später abfällt und als unpaare Terminalmeduse der Pneumatophore verglichen werden kann (CHUN).

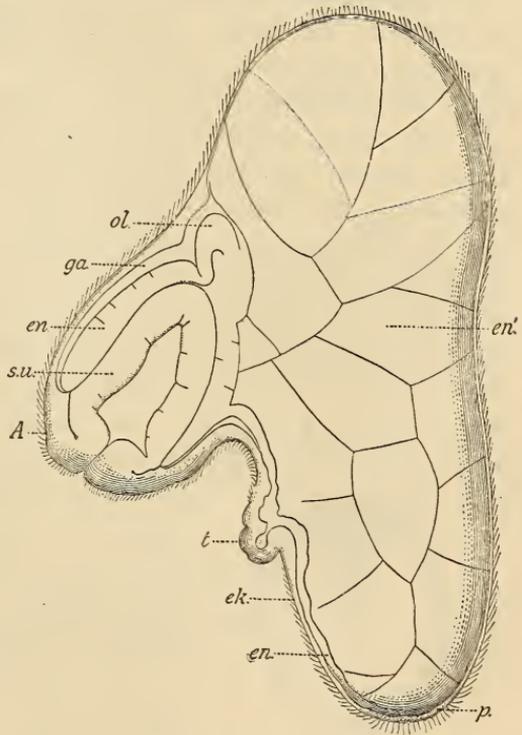


Fig. 14.

Typische Calycophoridenlarve (aus CHUN l. c.) *ol.*, die Magenampulle der Medusenknospe, später Ölbehälter.

Doch müssen wir dabei im Auge behalten, daß die Schwimglocke im Gegensatz zur Gasflasche kein Manubrium und dafür eine geräumige Glockenhöhle besitzt. Das primäre Deckstück fehlt den (bisher untersuchten) Calycophoriden gänzlich.

## C. Chondrophoren.

### 1. Luftflasche, Schwimmglocke und Gasflasche.

Die CHUNSCHE Homologisierung der primären Schwimmglocke mit der Luftflasche und der Gasflasche erhält nun für die ersteren beiden Organe eine vertiefte, für die beiden letzteren eine verminderte Bedeutung.

Ein wesentliches Resultat der vorliegenden Studie ist ja, daß wir die Luftflasche nicht mehr ohne weiteres der Gasflasche gleichsetzen dürfen, denn nur bei der ersteren ist es wirklich die Glockenhöhle, die, mit »Chitin« ausgekleidet, die Luft umschließt. (Diese Chitinabsonderung erfolgt, um das Organ bis zuletzt komprimierbar zu erhalten, am Boden der Glockenhöhle zuletzt, und so kommen auch bei *Verella* vorübergehend eine »Trichterpforte« und ein »Chitiring« als Scheinhomologien zum Ausdruck.)

Die Ähnlichkeit mit der Schwimmglocke wird wesentlich dadurch erhöht, daß die *Verella*-Luftflasche, wenn die Larve aus der Tiefsee an die Oberfläche aufgestiegen ist und den Chitinpfpf, der bis dahin ihren Flaschenporus verschloß, ausgestoßen hat, pumpende Bewegungen vollführt, bei denen so lange Wasser ein- und ausgetrieben wird, bis einmal eine Luftblase in die Glockenhöhle gerät. Dann allerdings wird der Schwimmglockenhabitus stark verändert, die Luftflasche erhebt sich über den Wasserspiegel, der Porus wird vom »Segel« überwachsen, es bilden sich Sekundärporen, durch neue Ausscheidung der Subumbrella werden neue konzentrische Luftkammern gebildet usw. — kurz die vergleichende Anatomie würde allein wieder einmal in Verlegenheit kommen, wenn sie einem solchen Organ seinen richtigen Platz anweisen sollte.

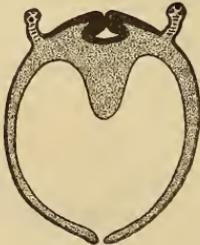


Fig. 15.

Jüngste Larve (»*Conaria*«) von *Verella*. Ectoderm schwarz, Entoderm grau. Am oberen, aboralen Pol die Luftflaschenanlage. Darunter die Magenampulle (»*Conus*«), unten Mundporus des Planula-Primärzoides.

Die Ähnlichkeit mit einer Schwimmglockenanlage spricht sich auch darin aus, daß der Magen, der in beiden Medusen wegen des fehlenden Manubriums keinen rechten Platz hat, sich zapfenförmig in den Stamm, bzw. das Planula-Primärzoid hinein vorwölbt (vgl. Fig. 14 und 15). In beiden Fällen wird außerdem der Magen durch Öl-

absonderung zum Schweborgan, bei der *Verella-Conaria* zum ölgefüllten »*Conus*«, bei den Calycophoriden zum Ölbehälter.

Aus allem geht hervor, daß die Luftflasche wohl als eine umgebildete Schwimmglocke, nicht aber als umgebildete Gasflasche angesprochen werden darf. Wir müssen deshalb die Chondrophoren von den »Physophoren«, mit denen sie bisher (außer von HAECKEL) allgemein vereinigt wurden, trennen und sie in größerer Nähe der Calycochoriden diesen und den Pneumatophoriden als dritte Hauptgruppe der Siphonophoren entgegenstellen.

## 2. Der Bauplan der Chondrophoren.

Wir dürfen sie aber auch keinesfalls mit den Calycochoriden vereinigen wollen, da sie sich von beiden Gruppen durch ihren Bauplan scharf unterscheiden. Ihre übrigen Sondercharaktere: scheibenförmige Proliferationszone, Floßbildung, achtstrahliger Bau finden hier und da Anklänge, aber die Art und Einfachheit in der Zusammensetzung, dem Bauplan der Kolonie ist durchaus eigenartig. Nicht die Einfachheit ihres Baues; von den zwei Hauptzoiden ist insbesondere die Terminalmeduse von raffiniertester Kompliziertheit. Es ist das alte Entweder—Oder zwischen Komplikation innerhalb der Einheit (z. B. Infusorien) und Arbeitsteilung unter vielen einfacheren Einheiten.

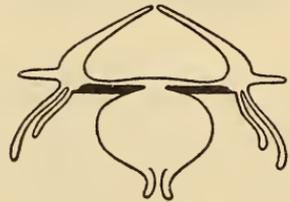


Fig. 16.

Junge *Verella*, bestehend aus den zwei Hauptzoiden und der scheibenförmigen Proliferationszone (schwarz). Unten Primärzoid, oben Terminalmeduse mit Porus, Lufthöhle, Randsaum und Tentakeln.

Die Prüfung der Ontogenie ergab (l. c.), daß wir an der *Verella*-Kolonie (und dasselbe gilt sicherlich für *Porpita*) nur viererlei Zoide zu unterscheiden haben:

### a. Das Primärzoid = Centralpolyp,

durch Umwandlung der Planula entstanden, die eigentlich nur durch die (relativ späte) Vermehrung der Ectoderm- und Entodermzellen Veränderungen erfährt.

### b. Die sekundäre Terminalmeduse = Luftflasche

+ Segel + Floß + Randsaum + Randtentakel + »Leber«.

Es zeigte sich, daß der Hauptteil der ganzen Kolonie aus der terminalen Medusenanlage herausdifferenziert wird, sogar die mächtige komplizierte »Leber« ließ sich mit Sicherheit auf den Magen und die acht Radiärgefäße der Medusenanlage zurückführen, ebenso der reiche Kranz von Randtentakeln, die bisher als Personen auf-

gefaßt wurden. Sie entstehen im Zusammenhang mit den Radiärgefäßen, ihre spätere Vervielfältigung und ihre Anordnung in mehrere Reihen kann uns nicht irre machen, da wir z. B. bei *Limnocoodium* Ähnliches kennen.

Diesen beiden Hauptzoiden der Kolonie gesellen sich später die Produkte der ringförmigen Proliferationszone, nämlich:

c) Die Sekundärpolypen = Blastostyle (Freßpolypen).

Sie entstehen in großer Anzahl, aber ganz gleicher Ausbildung als einzige Art von Produkten der Proliferationszone, die bei den übrigen Siphonophoren so Mannigfaches hervorbringt. Die scheibenförmige Zone bildet den Abschluß des Primärpolypen und den Übergang zur Terminalmeduse (Fig. 10).

d) Die Tertiärmedusen = Chrysomitren

werden bekanntlich in großer Anzahl von den Sekundärpolypen hervorgebracht. [Sie tragen die Geschlechtsprodukte in die Tiefe, von wo die »Conaria«-Larve vermöge des Ölgehaltes ihres Conus wieder an die Oberfläche aufsteigt.]

In der Tat kann man die Chondrophoren — von den komplizierten Verhältnissen des einen medusoiden Sekundärzoids abgesehen — mit Recht als die einfachsten Siphonophoren bezeichnen, fehlen ihnen doch alle die Komplikationen auch der einfachsten, eigentlichen »Girlandenquallen« (Cormidien, Eudoxien, Deckstücke, Nesselfäden, Schwimmglockenwechsel usw.).

#### D. Narcomedusen.

Die merkwürdigen Hinweise auf eine uralte Verbindung zwischen Narcomedusen und Siphonophoren (zunächst Chondrophoren) habe ich in einem Vortrag vor der Deutschen Zoologischen Gesellschaft auseinandergesetzt (bei Gelegenheit der Demonstration meiner Belegpräparate zu der vorliegenden Studie). Ich muß sie aber hier kurz resümieren, um meine Auffassung des Siphonophorenstockes darlegen zu können.

Schon früher hatte man (insbesondere bekanntlich HAECKEL) zu Vergleichen benutzt: 1) die Achtstrahligkeit der Narcomedusen und Chondrophoren; 2) die (aborale) Proliferation bei beiden Gruppen. Die letztere allerdings in merkwürdig verkehrter Weise. Während HAECKEL den Stamm als proliferierendes Manubrium der Terminalmeduse auffaßt, erwägen DELAGE—HÉROUARD die Mög-

lichkeit, den Stamm mitsamt dem Primärpolypen als Aboralstolo der Terminalmeduse zu verstehen, wodurch also — so oder so — das Verhältnis zwischen dem wirklich Primären und Sekundären gerade umgekehrt wird.

In der Tat ist es das Planula-Primärzoid, also der primäre Polyp, an dessen Aboralpol der Stamm hervorwächst — wie die *Cunina*-Knospensäure am Aboralpol der primären *Cunina*-Larve.

Ich habe damals an der Narcomedusenentwicklung gezeigt, weshalb die zunächst befremdliche Gleichsetzung Primär»polyp« = Narco»meduse« keine wirkliche Schwierigkeit darstellt. Dagegen stellt das Auftreten der Glockenkernmedusen ein um so ernsteres Hindernis dar, zu dessen Vernachlässigung jene beiden Vergleichspunkte nicht genügen.



Fig. 17.

Schema einer ursprünglichen Siphonophorenlarve. Unten das narcomedusenartige Primärzoid, am aboralen Pol die Proliferationszone (schwarz) = Stamm mit dem medusoiden Terminalorgan (Schwimmlocke oder Luftflasche).

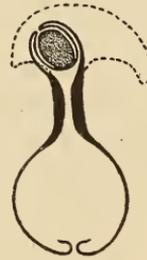


Fig. 18.

Schema der typischen Pneumatophoridenlarve. Unten das Planula-Primärzoid, an dessen Aboralpol die Proliferationszone (schwarz) mit dem terminalen Fallschirmdeckstück (punktiert) und der Gasflasche mit Manubrium (grau).

Ein drittes Moment aber kann uns berechtigen, diesen alten Gedanken gleichwohl nicht a limine abzuweisen. Das Planula-Primärzoid von *Veella* besitzt ein rudimentäres Narcomedusen-Organ in Gestalt von zwei von solider Entodermachse erfüllten Tentakeln nahe dem aboralen Pol, die bei dem jüngsten Stadium aboralwärts umgebogen sind und mit je einem Nesselknopf enden (Fig. 15). Sie werden dann zu kurzen Stummeln und verschwinden spurlos, ehe die Differenzierung der Glockenkernsenkung (Luftflasche) beginnt. Die Medusententakeln treten viel später als hohle Schläuche auf.

Die etwaige Verwandtschaft der Narcomedusen und Chondrophoren muß aber in Zeiten zurückreichen, in denen es noch keine Glockenkernmedusen gab (— wenn wir nicht etwa noch Hinweise finden, die für einen nachträglichen Verlust solcher Bildung

seitens der Narcomedusen sprechen), wir müssen daher bis zu den Bipolarialarven einfachster Urcölenteraten zurückgehen, deren Aboralscheibe zum Haftorgan (Polyp), Schwimmorgan (Siphonophoren), Sinnesorgan (*Aeginopsis*, Ctenophoren), Proliferationszone (*Cunina*, Siphonophoren) werden konnte.

### E. Auffassung des Siphonophoren-Stocks und seiner Teile.

Die Siphonophorenkolonie stellt sich, um das zu rekapitulieren, genetisch als ein (narcomedusenartiges) pelagisches Planula-Primärzoid mit aboraler Proliferation dar. Während das erstere zum Primärpolyp wird, gliedert sich der Aboralstolo in ein Terminalorgan (Luftflasche, Schwimglocke oder Deckstück, durch Gasflasche ersetzt) und die circumpolare Proliferationszone (Stamm) von scheiben- oder röhrenförmiger Gestalt. Die Produkte sind einander gleich (*Verella*) oder verschiedenartig, sie sind gesetzmäßig in Gruppen geordnet oder regellos verteilt. Wie der Primärpolyp die Sekundärmeduse(n), so erzeugen die Sekundärpolypen (Blastostyle) die Tertiärmedusen (Geschlechtsträger).

Endlich bleibt die Frage nach »Person«, »Organ« und »Individuum«. Die sog. »Polyorgan-« oder »Medusom«theorie ist noch immer nicht ganz verschwunden; es ist aber wirklich höchste Zeit, die von der Ontogenese desavouierte Auffassung des Stammes als eines proliferierenden Organs der (de facto sekundären!) Terminalmeduse aus der Diskussion zu entfernen.

Es kann sich nur noch um Meinungsverschiedenheiten auf dem Boden der »Polypersontheorie« handeln. Mir scheint die Wertigkeit der einzelnen Anhänge (Zoide) nicht stets richtig unterschieden. Man muß Zoide unterscheiden, welche dem Primärzoid voll gleichwertig sind, also theoretisch durch Halbierung des Primärpolypen entstanden sein könnten — solche können wir als »Personzoide« bezeichnen — und solche Zoide, welche nur irgend einem Teil des Primärzoids gleichwertig sind und als Organ desselben entstanden sein könnten (»Organzoide«).

Den Ausdruck »Individuum« wird man hier am besten mit HUXLEY nur auf die ganze Formenreihe vom Ei bis zum Ei anwenden; darin hat man dann wirklich eine scharf begrenzte Einheit, die zugleich die Gesamterscheinung der betreffenden Species wirklich repräsentiert. Der Begriff Person (Individuum niederer Stufe) ist nicht so genau bestimmt, ungeschlechtlich entstandene, sessile Personen und Organe sind nicht haarscharf auseinander zu

halten (vgl. Spongien). Mit der obigen Definierung von Organzoiden und Personzoiden kommt man indes ganz gut aus.

Als Personzoide können wir mit Sicherheit außer dem Primärzoid nur die Sekundärpolypen (Freßpolypen, Blastostyle, manche Taster) bezeichnen. Diese sind ihm wirklich gleichwertig und könnten ebensogut durch Teilung des Primärpolypen entstanden sein. Sie vermögen z. T. auch, wie er, sowohl Glockenkernknospen als weitere Polypen hervorzubringen.

Die übrigen Anhänge des Stammes (Medusen, Deckstücke, Senkfäden) können nicht eher als »Personzoide« angesprochen werden, als man nicht die theoretische Gleichwertigkeit mit dem Primärzoid nachweist. Die Senkfäden z. B. sind wahrscheinlich nicht mehr als sie scheinen, zweckmäßig verlängerte Stielbildungen an den Nesselpolstern des Polypen.

Die Deckstücke lassen sich durch Vervielfältigung des primären Deckstückes erklären, dieses aber ist nicht ein Teilprodukt des Primärpolypen, sondern nur eine fallschirmartige Verbreiterung seines Aboralstolo, ebenfalls eine als Organ desselben durchaus verständliche Einrichtung. (Noch weniger sind es übrigens trotz scheinbarer Beziehungen Medusen, es fehlt jede Andeutung eines Glockenkerns.)

Die Sekundär- und Tertiärmedusen kann ich ebenfalls nur als »Organzoide« ansprechen, da die Gleichwertigkeit der Hydromedusen und -Polypen, die Möglichkeit der einstmaligen Entstehung der einen durch Umbildung der andern, sehr problematisch ist. Auch die freischwimmenden Hydromedusen sind am besten als selbständig gewordene Organe zu verstehen (HUXLEY), sie entstehen niemals aus dem Ei und vermögen zwar hier und da weitere Medusen, aber niemals wieder Polypen zu produzieren. Die Terminalschwimmglocke oder Luftflasche einer Siphonophorenlarve (Fig. 17) läßt sich noch am ersten von der tief eingesenkten Haftflasche etwa einer *Eutima*-Planula ableiten (vgl. Zool. Anz. Bd. 28, S. 291).

### Anhang: Entwicklungsphysiologische Hinweise.

Hier sollen anhangsweise ein paar Beobachtungen Platz finden, deren kurze Mitteilung nur als Anregung zu eingehenderer Untersuchung aufgefaßt sein will.

#### 1. Ei und Sperma.

Die reifen Geschlechtsmedusen lösen sich vom Stock los und schwimmen eine Zeitlang durch die Cilienbewegung ihrer

Außenseite umher. Dann wird das eine Ei der ♀ Glocke ausgestoßen und ist zur Befruchtung reif. Der Eikern nimmt zu diesem Zweck eine eigentümliche Stellung ein, er legt sich, wie ich besonders an den riesigen Eiern von *Agalma Clausii* (BEDOT) beobachtete, der Peripherie mit einer breiten Fläche an. Und nun sieht man zahlreiche Spermatozoen sich der Eihaut genau im Bereich des fladenförmigen Kerns — und nur hier! — anheften, so daß es den Anschein bekommt, als besitze das Ei eine dicht bewimperte Scheitelplatte. Durch die lebhafteste Bewegung der Spermatozoenschwänze gerät das Ei in kreisende Bewegung.

Bei der Größe des Eies und des Kerns würde es lohnend sein, diese offenbar chemotaktische Anziehung der Samenzellen sowie die Vorgänge der Kernverschmelzung usw. näher zu untersuchen.

## 2. Primäre und sekundäre Gasbildung.

Wichtig wäre es auch, der Gasproduktion der Pneumatophore näher nachzugehen, insbesondere weil wir offenbar zwei physiologisch ganz verschiedene Leistungen vor uns haben. Während die Gasausscheidung des fertigen Organs nach dem Typus der Schwimmblasen-Gasdrüse der Fische vor sich gehen dürfte, findet die Bildung des primären Gasbläschens unter Auflösung embryonaler Zellen statt. Es wäre interessant zu wissen, was für Zersetzungsprozesse hier im Spiele sind. Auch deshalb, weil solches Wissen uns vielleicht eine Aufklärung über die phylogenetische Entstehung dieser Schwebeanpassung geben könnte. Während wir die Luftflasche leicht von einer gelegentlich an der Oberfläche Luft aufnehmenden Schwimglocke — das kann man ja oft beobachten — ableiten können, sind wir über die Entstehung der Pneumatophore und ihre Gassecretion um so mehr im unklaren. (Vielleicht kann man sich den Vorgang so denken, daß gelegentlich bei der Verdauung im Medusenmagen Zersetzungsgase auftreten, die dann als wertvolle Schwebhilfsmittel durch Mundverschluß und »Chitin«-ausscheidung zurückgehalten wurden. Und da nun keine Nahrung mehr aufgenommen wurde, mußten die Gasblasen durch Selbstzersetzung der Gewebszellen erzeugt werden. Daran schloß sich dann endlich der Erwerb der »Gassecretion« ohne Plasmazersetzung.)

## 3. Einfluß des Sauerstoffgehalts der Umgebung auf die Proliferationszone, insbesondere die Gasflasche.

Wenn das Wasser der Kulturgläser nicht durch Wasserwechsel, Durchlüftung oder Algen genügend mit Sauerstoff versorgt wird —

wir dürfen einstweilen ohne experimentelle Prüfung annehmen, daß es sich im wesentlichen um den Sauerstoff handelt — so sieht man regelmäßig zweierlei Veränderungen in den Larven eintreten.

Einmal werden sämtliche Organe, welche die Oberfläche der Larve vergrößern, also zumal das primäre Deckstück (Fig. 5) unterdrückt, oder wenn bereits angelegt, wieder eingezogen, so daß die Kugelgestalt möglichst gewahrt bleibt (Fig. 20, 21 a).

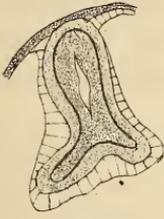


Fig. 19.

Pneumatophorenanlage von *Agalma* mit doppelter Trichterbildung.

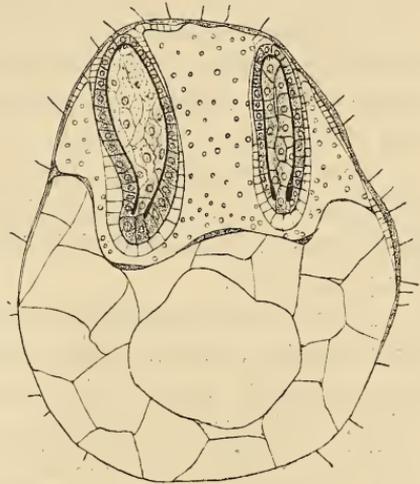


Fig. 20.

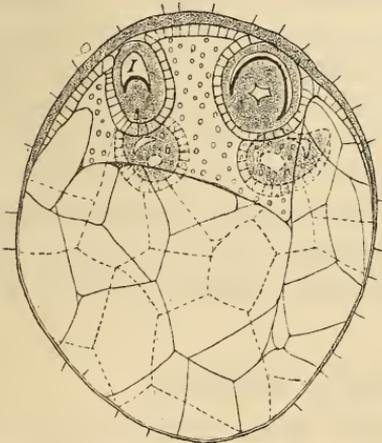


Fig. 21 a.

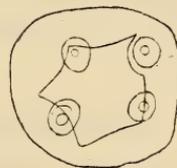


Fig. 21 b.

Fig. 20, 21 a, 21 b.

Zweifachbildung und Vierfachbildung der Pneumatophore bei *Agalma*. 21 b von oben gesehen.

Andererseits erfährt die Pneumatophorenanlage eine verstärkte Ausbildung. Schon HAECKEL beobachtete in mißgebildeten Larven von *Physophora* und *Chrystallodes* ganz riesige Gasflaschen, und auch bei unsern Agalmiden werden sie in den kugligen Larven bis auf das Doppelte ihrer normalen relativen Länge vergrößert.

Dabei sind sie meist völlig normal ausgebildet, manchmal

zeigen sie auch Neigung, sich zu teilen, besonders am Trichterende (Fig. 19).

Am interessantesten aber ist ihre Vervielfältigung, wenn man bedenkt, daß die Gasflasche ebenso ein terminales und stets in der Einzahl vorhandenes Organ ist, wie etwa der Kopf eines Bandwurmes. Es werden dabei zwei Pneumatophoren gebildet, wie sie Fig. 20 bereits in ziemlich fortgeschrittener Ausbildung zeigt und wie sie auch METSCHNIKOFF gelegentlich bei *Physophora* gesehen hat.

Einmal sah ich sogar vier annähernd symmetrisch verteilte Gasflaschenanlagen (Fig. 21 *a* und *b*) und zwar bei einer Larve, welche ihr schon deutlich abgeschnürtes Deckstück (wie Fig. 3) ebenfalls völlig eingezogen hatte.

Das Interessante an der Sache ist zunächst die deutliche »Tendenz« der Larve, den Verlust des primären Schweborgans (Fallschirm-Deckstück) durch kräftige Ausbildung des Gasapparats zu kompensieren.

Aber diese Regulationserscheinung erhält dadurch ein besonderes Gepräge, daß zu ihrer Durchführung Zellmaterial verwandt wird, welches vorher die Anlage ganz andersartiger Organe bildete. Bei der Vierfachbildung der Pneumatophore ist das am deutlichsten. Hier werden Zellbezirke zu typischen Pneumatophorenanlagen umdifferenziert, welche einerseits bereits eine deutlich ausgesprochene Deckstückanlage gebildet hatten und welche andererseits dazu bestimmt waren, Schwimmglocken usw. hervorzubringen.

Vielleicht wird sich auf experimentellem Wege über das Ursachengetriebe bei diesen Differenzierungen näherer Aufschluß erhalten lassen.

### Übersicht der allgemeineren Resultate.

1) Die typische Gasflasche entsteht nicht aus der Wand der Glockenhöhle, sondern im Inneren eines manubriumartigen Zapfens, der die Glockenhöhle verdrängt und dessen Zellen bei der »primären Gasproduktion« größtenteils verbraucht werden.

2) Die typische Pneumatophoridenlarve stellt eine bipolare Planula dar, an deren Aboralpol die kappenförmige Proliferationszone entsteht und zwar entwickelt diese in ihrer Mitte zuerst das primäre Fallschirmdeckstück, an dessen Stelle später die medusoide Pneumatophore tritt.

3) Die Proliferationszone der Calycophoridenlarve ist in der primären Schwimmglocke centriert, die als terminale Medusenknospe

einerseits der Pneumatophore, anderseits der Chondrophoren-Luftflasche zu vergleichen ist (CHUN).

Die Schwimmglocke steht aber der Luftflasche ungleich näher als der gasführenden Pneumatophore. Sie hat mit der ersteren (im Gegensatz zur letzteren) die persistierende Glockenhöhle, das Fehlen eines Manubriums, die Anordnung und Bestimmung des Magens, die Pumpbewegungen usw. gemeinsam.

4) Die Chondrophoren (*Velella*) stehen jedoch in ihrem einfachen Bauplan auch den Calycophoriden fremd gegenüber, sie bestehen nur: aus den zwei Hauptzoiden (Planula-Primärpolyp und Terminalmeduse) und den unter sich gleichartigen Produkten der Proliferationszone (Blastostyle mit Tertiärmedusen).

Diese im Bauplan einfachsten Siphonophoren enthalten in ihrer Entwicklung einen Hinweis auf alte Beziehungen zu den Narcomedusen, in Gestalt zweier rudimentärer Schwebtentakeln des Primärzoids.

5) Der Siphonophorenstock kann aufgefaßt werden: als ein Individuum im Sinne HUXLEYS (Formenkette vom Ei bis zum Ei), das in eine Vielzahl von Personzoiden und Organzoiden differenziert ist. Und zwar bildet das aus dem Ei entstandene Primärzoid (Planula), das zum Primärpolypen wird, einen aboralen Stolo, der sich in Terminalorgan und circumpolare Proliferationszone (Stamm) sondert.

6) Der Siphonophorenstock kann abgeleitet werden: von pelagischen bipolaren Organismen (»Bipolaria«, Urhydroidlarve?), deren Aboralpol, wie bei heutigen Narcomedusen, zum Stolo prolifer, jedoch mit besonderem Terminalorgan, wurde.

# Über die Morphologie und die Funktion der Kauwerkzeuge von *Tomocerus plumbeus* L.

## II. Beitrag zur Kenntnis der Collembolen.

Von

**Dr. R. W. Hoffmann,**

Privatdozent für Zoologie und Assistent am zoologischen Institut der Univ. Göttingen.

---

Mit Tafel XXXIV und 11 Figuren im Texte.

---

Eigentlich hatte ich die Absicht, an dieser Stelle eine vollständige Morphologie der Mundwerkzeuge des *Tomocerus* zu geben, die mir zugleich die Basis zu einer embryologischen Untersuchung über denselben Gegenstand bieten sollte. Leider haben mir meine Studien, infolge großer technischer Schwierigkeiten, unerwartet viel Zeit weggenommen, so daß die Fertigstellung der Arbeit bis zu dem gegebenen Termin nicht mehr ermöglicht werden konnte. Ich muß mich deshalb in dem vorliegenden Festband darauf beschränken, nur einen kleinen Teil meiner Resultate zu publizieren. Ich wähle hierzu zwei Organe, die bisher von den Forschern noch sehr wenig berücksichtigt worden sind und deren Gestaltung und Funktion infolgedessen nahezu unbekannt geblieben oder falsch gedeutet worden sind: Ich meine den Epipharynx<sup>1</sup> und das Tentorium.

Ich werde auf den folgenden Blättern nur insofern die Fachliteratur berücksichtigen, als sie die Organisation der Collembolenmundwerkzeuge behandelt, indem ich alle weiteren Erörterungen — zumal alle vergleichend anatomischen Betrachtungen, die auch andre Insektengruppen berücksichtigen sollen — auf meine ausführliche Arbeit verschiebe, die ich im Sommer dieses Jahres abzuschließen gedenke.

---

<sup>1</sup> Ich werde bei Schilderung des Epipharynx auch zum Teil das Labrum berücksichtigen müssen, da es zum Verständnis des ersteren von wesentlicher Bedeutung ist.

### Labrum und Epipharynx.

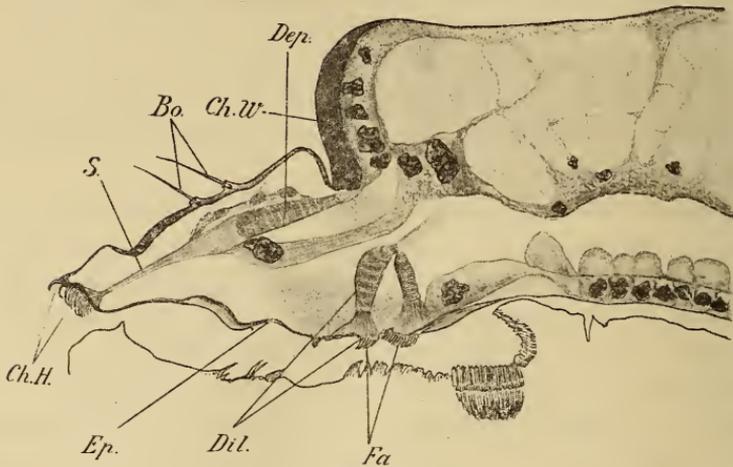
Der Epipharynx stellt in gewisser Weise nur die Fortsetzung des Labrum dar. Letzteres ist, wie bekannt, eine unpaare blattartige Bildung, die, symmetrisch zur Medianlinie, im oberen Drittel des Kopfes beginnt und sich in schiefer Richtung nach abwärts erstreckt; derart, daß sie im Verein mit den zweiten Maxillen (dem Labium) den Eingang zum Mund bildet. Das Labrum gewährt den inneren Mundorganen (Mandibeln, I. Maxillen, Glossa und Paraglossen), die alle mehr oder minder hinter ihm liegen, oder sich dahinter zurückziehen können, einen gewissen Schutz. Im kontrahierten Zustand der Mundteile sind nämlich von den oben erwähnten Kauwerkzeugen nur die Palpen der I. Maxillen sichtbar, die sich durch lange Borsten, an welche Nerven herantreten, als Tastorgane ausweisen.

Die zweifellose Symmetrie des Labrum, die oft mit einer augenscheinlichen Betonung der Medianlinie Hand in Hand geht, hat bisher die Embryologen, die sich mit unserm Gegenstand beschäftigten, immer wieder zu Untersuchungen darüber veranlaßt, ob wir in diesem Organ nicht doch ein Gebilde vor uns haben, das ehemals zweiteilig war und phylogenetisch auf ein Extremitätenpaar zurückzuführen sei. Meines Wissens ist diese Ansicht bis jetzt durch keinen Befund, auch nicht bei andern Insektengruppen, bestätigt worden. Die beim erwachsenen Tier manchmal angedeutete Zweiteiligkeit des Labrum ist, aller Wahrscheinlichkeit nach, als sekundäre Erwerbung auf die Funktion gewisser Muskeln zurückzuführen, welche die Aufgabe haben, das Labrum nach abwärts zu ziehen, d. h. es den übrigen vorderen Kopfteilen dicht anzupressen.

Das Labrum hat bei *Tomocerus* etwa die Form eines Trapezes, dessen größere Basis dem Clypeus aufsitzt. Sie zieht sich quer zur Sagittalebene des Tierkörpers in einem flachen Bogen hin, der wiederum in einzelne streng symmetrische Kurven zerfällt. Eine tiefe Falte trennt das Labrum vom Clypeus. Auf seiner Oberfläche finden wir drei Querreihen starker Borsten, an die sich — ähnlich wie bei den Borsten des Klauenteils der Unterlippe — Nervenendigungen heranbegeben, so daß ihre sensorielle Bedeutung außer Zweifel steht: Die zwei oberen Reihen zu je fünf Exemplaren stehen ungefähr alternierend zueinander, mit Ausnahme der mittleren Borsten, die in gerader Linie untereinander angeordnet sind. Die dritte Reihe besteht aus vier Borsten, die unter den vier seitlichen

Borsten der zweiten Reihe stehen. Der distale Rand wird ebenso wie der proximale von einem verdickten Chitinstreifen eingefasst, der ventralwärts dicht mit Haken besetzt ist, wobei in der Medianlinie eine deutliche Lücke gewahrt bleibt, die noch durch eine leichte Einkerbung im eigentlichen Labrum verstärkt erscheint<sup>1</sup>.

Am distalen Ende des Labrum schlägt sich seine Vorderwand nach innen um und verläuft nun als Epipharynx bis zum Darmrohr, in dessen dorsale Wandung er auf Sagittalschnitten unmerklich überzugehen scheint (siehe Textfig. 1). In Wirklichkeit ist



Textfig. 1.

Sagittalschnitt durch die obere Partie des Kopfes von *Tomocerus plumbeus* L. *Bo.*, Borsten; *Ch.H.*, Chitinhaken; *Ch.W.*, Chitinwulst; *Dep.*, Depressoren des Labrum; *Dil.*, Dilatatoren des Epipharynx; *Ep.*, Epipharynx; *Fa.*, faserige Differenzierungen; *S.*, Chitinsehne der Depressoren.

der Epipharynx ein ziemlich genau begrenztes Gebilde, was sich am besten auf Totalpräparaten erkennen läßt (siehe Taf. XXXIV, Fig. 1). An der Umschlagsstelle finden sich die oben erwähnten Chitinhaken, die in mehrere Reihen angeordnet sind, von denen sich die vorderste durch besonders kräftige Bildungen auszeichnet (Textfig. 1 *Ch.H.*). Alle Haken besitzen eine nach hinten gekrümmte Spitze, wodurch sie — wie wir gleich sehen werden — befähigt werden, bei der Nahrungsaufnahme wesentliche Dienste zu leisten. Innerhalb des sich zwischen der oberen Labrumplatte und dem Epipharynx befindlichen Raumes, der nur zum Teil von Gewebs-

<sup>1</sup> Auf die sehr interessanten Chitinbildungen in den beiden seitlichen Winkeln des Labrum (basalwärts), die vielleicht phylogenetische Bedeutung haben, werde ich in meiner Hauptarbeit eingehen.

elementen erfüllt ist, verlaufen drei Paar symmetrisch angeordnete Muskeln (*Dep*, *Dil*), die mit beiden Teilen in Beziehung treten. Sie nehmen sämtlich ihren Ursprung an dem dicken Chitinwulste (*Ch. W*), welcher die hintere Wand der Falte bildet, die das Labrum vom Clypeus trennt. Ein Paar der Muskeln (*Dep*) können wir als Labrumdepressoren bezeichnen. Sie entspringen in Gestalt zweier breiter halbkreisförmig gebogener Bänder (siehe auch Textfig. 2 und 3 *Dep*), die ihre Konkavität nach unten kehren, getrennt voneinander und symmetrisch zur Medianlinie an dem vorerwähnten Chitinwulst<sup>1</sup> und begeben sich dann nach der distalen Partie des Epipharynx, wobei sie stark gegeneinander konvergieren. In etwas mehr als der Hälfte des Weges kommt es zum Zusammentreffen beider Muskeln und zur gemeinschaftlichen Insertion an einer »Chitinsehne« (*S*), die sich ihrerseits mit büscheliger Auffaserung an der mit Chitinhaken besetzten vorderen Partie des Epipharynx befestigt. Die Bedeutung der Muskeln ist einleuchtend: Wenn sie sich kontrahieren wird das Labrum mit dem Epipharynx nach unten gezogen. Es kann also hierdurch ein Verschluss des Mundes bewerkstelligt werden. Da die Chitinwand des Labrum am distalen Ende ganz besonders dünn ist, so erfolgt hier bei jeder Kontraktion ein nach innen gerichtetes Abbiegen des Randes. Ein Erschlaffen der Depressoren bedeutet zugleich ein selbständiges Aufrichten des Labralapparates, der, infolge seiner Aussteifung mit Chitinelementen, eine hohe Elastizität besitzt. Antagonisten sind aus diesem Grunde für das Labrum nicht nötig. Infolge von rhythmisch aufeinander folgenden Kontraktionen und Erschlaffungen der Depressoren schlagen sich die Chitinhaken des Epipharynx in gewissen Zeitabschnitten in die von Mandibeln und Maxillen zum Mund geführten Nahrungskörper ein, wodurch deren Weiterbeförderung in die Mundhöhle und von da in die übrigen Darmabschnitte erzielt wird.

Was nun die beiden andern Muskelpaare anbetrifft, so sind sie ihrer Funktion nach Dilatatoren desjenigen Darmabschnittes, dessen dorsale Partie vom Epipharynx gebildet wird, nämlich der Mundhöhle<sup>2</sup>. Wie schon oben erwähnt entspringen sie an der Rückwand

<sup>1</sup> Die inneren Partien dieser Bänder reichen an ihren Insertionsstellen etwas weiter nach hinten als die äußeren.

<sup>2</sup> Merkwürdigerweise bezeichnet FOLSOM (JUSTUS WATSON FOLSOM, The anatomy and physiology of the mouth parts of the collembolan, *Orchesella cincta* L. Bulletin of the Mus. of Comp. Zool. at Harvard College. Vol. XXXV. No. 2. 1899) die Mundhöhle als Pharynx, wobei er nicht angibt, was man bei dieser Auffassung als Mundhöhle anzunehmen hat. Den eigentlichen Pharynx dagegen,

der Chitinfalte, die das Labrum vom Clypeus trennt. Das vordere Paar entspringt hinter den Depressoren; es begibt sich dann für eine kurze Strecke in die Konkavität dieser Muskeln und inseriert schließlich am Epipharynx symmetrisch zur Medianlinie an Stellen, die sich durch eine besondere Bezahnung auszeichnen. Das hintere Paar Dilatatorens entspringt ein wenig hinter dem ersten Paar und inseriert weiter hinten am Epipharynx in analoger Weise. Ich werde später die vier Anheftungsstellen der Dilatatorens noch besonders kennzeichnen. Charakteristisch auch für diese Muskeln sind die faserigen Differenzierungen an ihren Insertionsstellen (Textfig. 1 *Fa*). Wir werden diese Erscheinung auch noch bei andern Kopfmuskeln konstatieren können. Die Aufgabe der Epipharynxdilatorens besteht nun darin, die Mundhöhle zu erweitern. Erschlaffen die Muskeln, so kehrt der Epipharynx, infolge der Elastizität seiner Chitinelemente, in seine ursprüngliche Lage zurück. Ich werde am Schlusse dieses Kapitels, wenn wir die Organisation des Epipharynx etwas näher kennen gelernt haben, darstellen, wie die drei Paar Muskeln zusammenwirken.

Betrachtet man einen Epipharynx, abgelöst von den Organen, die mit ihm in Beziehung treten, von der Fläche, so erscheint er als ein sehr kompliziertes Gebilde, das sich überdies durch eine sehr bemerkenswerte Eigenschaft auszeichnet: es ist nämlich in seinem vorderen Teile stark asymmetrisch. Seine Asymmetrie erstreckt sich indessen nicht auf seine äußere Form, sondern auf die Art der Anordnung einer Anzahl seiner Teile. Ob diese Asymmetrie in Beziehung gebracht werden kann zur Asymmetrie gewisser andrer Teile der Freißwerkzeuge, wie z. B. der Mandibeln, bleibt dahingestellt. Deutlich lassen sich am Epipharynx zwei Partien unterscheiden: Einen vorderen mit allen möglichen spitzen und zackigen Bildungen versehenen Teil, dem bei der Zerkleinerung der Nahrung eine gewisse Rolle zugeteilt ist und einen hinteren durch zwei komplizierte laterale Chitinfalten ausgezeichneten Teil, dem neben obiger Funktion noch die Aufgabe zufällt, die Nahrung zum Pharynx hinzuleiten. Betrachten wir zunächst die vordere Partie. Dort wo das Labrum sich nach innen umschlägt und zum Epipharynx

---

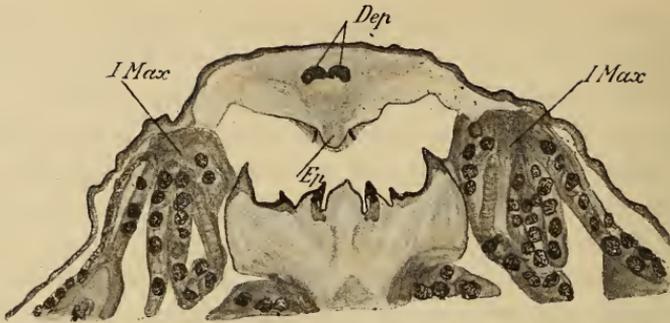
der sich durch seine stärkere Muskulatur, besonders durch seine Dilatatorens, von dem übrigen Darmrohr unterscheidet, faßt er mit der darauffolgenden Darmpartie als Oesophagus auf. Außer von FOLSOM wird diese Anschauung meines Wissens von keinem andern Forscher vertreten.

wird<sup>1</sup>, befindet sich die erste asymmetrische Bildung, nämlich ein relativ breiter Saum, der in fünf asymmetrische Felder zerfällt, die dicht mit den bereits oben erwähnten, nach hinten gebogenen Chitinhaken besetzt sind. Hieran schließen sich eine Anzahl schwer zu beschreibender plattenartiger und gezählelter Bildungen, die auf jeder Seite ein verschiedenes Aussehen haben und sich wohl am besten aus der beigegeführten Zeichnung (Taf. XXXIV, Fig. 1) erkennen lassen. Am meisten fällt auf der linken Seite eine sägenartig gezähnelte Platte und auf der rechten eine tomahawkartige Bildung auf, an der sich deutlich ein Schaftstiel von einem Beilteil unterscheiden läßt. Letzterer hat indessen nur äußerlich die Gestalt eines Beils: Er besteht eigentlich aus einer Anzahl büschelförmig angeordneter Chitinhaken. — Beide Apparate (der sägenförmige wie der tomahawkartige) setzen sich nach hinten in ein starkes symmetrisch zur Mittellinie angeordnetes Chitingerüst fort, das als zwei lange, schmale Platten zu betrachten ist, die sich in übereinstimmender Weise durch Fortsätze zum Teil am Epipharynx, zum Teil am Darm und den Paraglossen befestigen und über die sich zwei noch zu beschreibende Chitinplatten weg erstrecken.

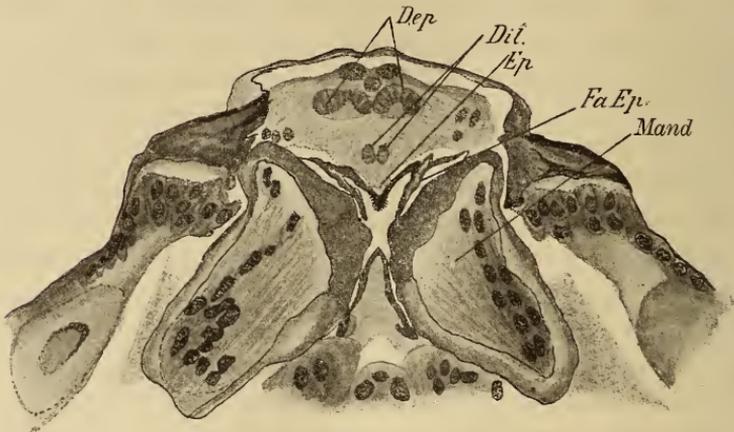
Der mittlere Teil der unteren Epipharynxhälfte zeichnet sich besonders in seinem vorderen Teil durch eine Anzahl streng symmetrisch zur Mediane angeordneter Vorsprünge und Höcker aus, auf denen sich zahlreiche Stacheln und Spitzen befinden. — Sowohl auf Totalpräparaten wie auf Querschnitten — siehe Textfig. 2—4 — läßt sich nachweisen, daß der Epipharynx in der Medianlinie stark gewölbt ist. Der Effekt hiervon ist, daß die stacheligen und höckerigen Teile des Organs um so mehr zur Geltung kommen. Noch etwas vor dem Ende der ersten Hälfte des Epipharynx treten an jeder Seite zwei Chitinfalten auf, die deutlich in je vier fächerförmig aneinandergelegte Teile zerfallen, deren letzter am ausgedehntesten ist. Durch diese Chitinfalten wird entlang der Mittellinie des Epipharynx eine Rinne erzeugt, deren Öffnung nach der Ventralseite zu gerichtet ist. Im ersten Drittel dieser Rinne (siehe Taf. XXXIV, Fig. 1)

---

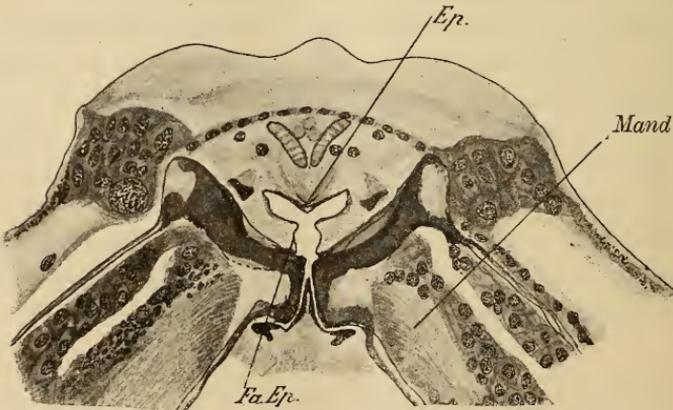
<sup>1</sup> Ich bezeichne somit als Epipharynx den ganzen oberen Teil der Mundhöhle, der sich von der Umschlagstelle der vorderen Labrumplatte bis zum Beginn des Pharynx hinzieht. Somit wird die Unterseite des Labrum aus dem Vorderteil des Epipharynx gebildet. Wollte man den Epipharynx erst etwa in der Gegend der Dilatatoren beginnen lassen, um der Labrumfalte ein einheitliches Gepräge zu wahren, so wäre dies nicht mit dem Charakter der dorsalen Mundhöhlenwand zu vereinigen, die eine durchaus einheitlich gebaute Bildung darstellt.



Textfig. 2.



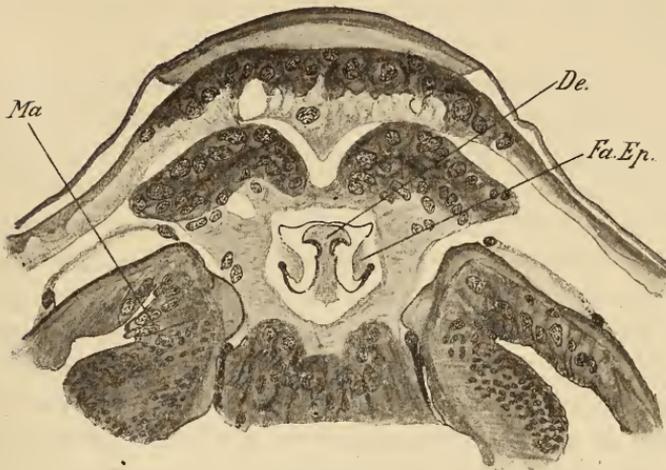
Textfig. 3.



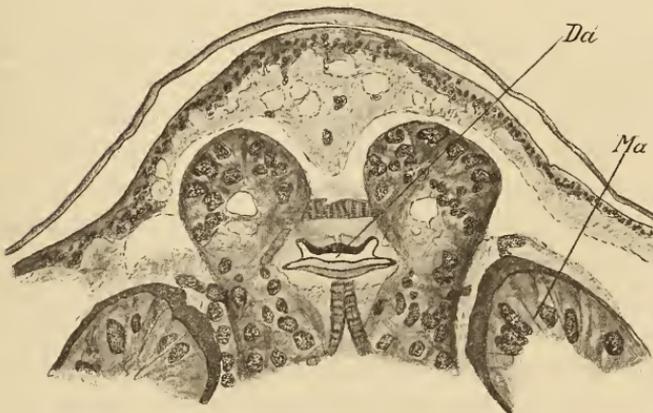
Textfig. 4.

## Textfig. 2—4.

Eine Reihe von etwas schiefen Querschnitten durch den Epipharynx und den oberen Teil der Zunge. Fig. 2. Querschnitt durch die vordere Hälfte des Epipharynx. Fig. 3. Querschnitt in der Gegend des Endes der vorderen Hälfte der Epipharyngealrinne. Fig. 4. Querschnitt durch den hinteren Teil der Epipharyngealrinne.



Textfig. 5.



Textfig. 6.

## Textfig. 5 und 6.

Eine Reihe von etwas schiefen Querschnitten durch den Epipharynx und den oberen Teil der Zunge. Fig. 5. Querschnitt durch den Teil mit dem Pharynxdeckel. Fig. 6. Querschnitt kurz hinter dem Teil mit dem Deckel geführt. Bezeichnungen wie bei Fig. 1, sonst noch: *Da*, Darm (Pharynx); *De*, Deckel des Pharynx; *Fa.Ep.*, Faltenbildung, durch welche die Epipharyngealrinne zustande kommt; *Mand.*, Mandibeln; *I. Max.*, erste Maxille.

ist der Spalt noch sehr ansehnlich. Etwas vor der Mitte ihres Verlaufs nähern sich die Ränder beider Faltenbildungen um ein Bedeutendes und gehen dann für eine ziemliche Strecke parallel nebeneinander her, um sich schließlich gegen ihr Ende wieder voneinander zu entfernen. Untersuchen wir die lateralen Falten der Rinne — ich will sie »Epipharyngealrinne« nennen — auf Querschnitten (Textfig. 3 und 4), so finden wir, daß sie sich nach hinten zu

stetig verdicken, um endlich in die Paraglossen überzugehen (Textfig. 5)<sup>1</sup>.

Der so eigenartig beschaffenen Epipharyngealrinne kommen nun zwei Funktionen zu: sie dient als Leitungsbahn der aufgenommenen Nahrung und hilft mit, sie zu verkleinern. An jenen Stellen, wo sie mit der Mundhöhle kommuniziert, tritt sie noch mit andern Kauwerkzeugen in Berührung, nämlich mit den Mandibeln und mit der Zunge oder, genauer ausgedrückt, mit demjenigen oberen Teil der Zunge, den man als die Paraglossen bezeichnet hat (siehe Textfig. 3 u. 4). Schon in seinem vorderen Teil, wo die Rinne noch nicht vorhanden ist, sehen wir den Epipharynx in funktionelle Beziehungen zu der Zunge treten (siehe Textfig. 2). Letztere steht dem ersteren mit ihrem dorsalen Teil genau gegenüber, wobei gewisse zahnartige Chitinbildungen beider Organe sich einander entgegenwirken. Indem nun lateralwärts die zwischen beiden Organen liegende Höhle von den ersten Maxillen geschlossen wird, haben wir auch vor der Epipharyngealrinne einen Kanal, durch welchen die Nahrungsstoffe nach hinten befördert werden. — Ich werde unten darauf zu sprechen kommen, wie das Zusammenwirken der einzelnen Mundwerkzeuge zu denken ist.

Ein sehr merkwürdiger Apparat bleibt noch zu beschreiben übrig, der zwar nicht als Teil des Epipharynx angesehen werden darf, mit diesem jedoch in innige Beziehung tritt. Es ist dies eine epiglottisartige Bildung, die von den Paraglossen ausgeht und sich quer über die Pharynxöffnung legt. Dort, wo die eigentliche Darmröhre beginnt, befindet sich auch die Basalstelle der Paraglossen. Demnach liegt die Mündung ersterer zwischen dem Epipharynx (dorsal) und den Paraglossen (ventral), wie das ja zum Teil schon aus den vorhergehenden Schilderungen hervorging (siehe auch Taf. XXXIV, Fig. 2). Der Pharynxdeckel stellt sich somit als ein unpaarer, medianer Lappen des dorsalen Teils der Zunge (der Paraglossen) dar, der sich quer über die eigentliche Eingangsporte des Pharynx legt und hierdurch dessen Verschuß bewerkstelligen kann. Da sich bis zum Beginn des Darmes die Falten der

---

<sup>1</sup> Die letzterwähnten Beziehungen zwischen den Epipharyngealfalten und den Paraglossen werden wohl nur Lesern klar werden, die selbst Spezialstudien über die Collembolenmundwerkzeuge getrieben haben. Es würde den Rahmen, den ich meiner Arbeit gezogen habe, überschreiten, wollte ich auf diese Verhältnisse hier näher eingehen. Ich muß ihre eingehende Berücksichtigung auf meine Hauptarbeit verschieben.

Epipharyngealrinne hinziehen, so ist es verständlich, daß erstere sich auch über den Pharynxdeckel hinwegerstrecken (Taf. XXXIV, Fig. 2 sowie Textfig. 5)<sup>1</sup>. Hierdurch wird zweierlei bewirkt: einmal, daß die Verschiebung des Deckels nicht einen gewissen Winkel übersteigt, weiterhin, daß auch die Bewegung der Paraglossen, die ja mit dem Deckel in inniger Verbindung stehen, nicht über ein bestimmtes Maß hinausgehen kann. Welche Bedeutung hat nun dieser Deckel? — Ich denke, daß er eine Art Schluckapparat darstellt. Eine Erklärung, wie er wirkt, läßt sich meines Erachtens nur aus der Morphologie, den Lageverhältnissen und der Funktion der andern Mundapparate gewinnen. Eine direkte Beobachtung der inneren Mundwerkzeuge der Collembolen ist am lebenden Objekt aus technischen Gründen wohl ausgeschlossen.

Nachfolgend will ich nun darzustellen versuchen, welche Funktionen der Epipharynx in Gemeinschaft der an ihn herantretenden Mundorgane zu verrichten hat:

Soll Nahrung aufgenommen werden, so wird sie zuerst mit Hilfe der Mandibeln und Maxillen zum Munde geführt. Hier wird sie von dem vorderen Teil des Epipharynx ergriffen, der sich, infolge der Kontraktion der Depressoren, nach abwärts senkt und seine nach rückwärts gekrümmten Chitinbaken in sie einschlägt, wodurch sie zugleich ein Stück weiter in die Mundhöhle getrieben wird. Durch rhythmische Aufeinanderfolge von Kontraktionen und Erschlaffungen der Depressoren werden auf diese Weise die Nahrungskörper immer weiter nach hinten geschafft. Zugleich wird die Mundhöhle in ihrem vorderen Teil durch Hebung und Senkung des Epipharynx abwechselnd erweitert und verengt, wodurch eine Art Schluckbewegung zustande kommt. Entsprechend verstärkt werden die Erweiterungen und Verengerungen des vorderen Teils der Mundhöhle durch Auf- und Abwärtsbewegungen der Paraglossen, auf deren Ursache ich unten zu sprechen kommen werde. Im hinteren Teil der Mundhöhle sind es die vier Dilatatoren, die auf ähnliche Weise deren Verengung oder Erweiterung verursachen. Daß diese Vorgänge nicht nur das Hinunterschlingen der Nahrung bewerkstelligen sollen, sondern auch ihre Verkleinerung verursachen, geht schon aus dem Vorhandensein und der Anordnung der zahnartigen Chitinelemente am Epipharynx und der Zunge hervor,

<sup>1</sup> Bei Textfig. 5 muß beachtet werden, daß hier auf dem Schnitt nur die mittlere Partie des Deckels getroffen ist, weil dieser gewölbt ist, somit seine Fläche nicht in einer Ebene liegt.

auch wohl aus der Art, wie die Dilatatoren inserieren. Die Insertionsstellen der vier Muskeln befinden sich nämlich in der Gegend der mit Zacken besetzten, symmetrisch gelegenen Wülste in der Mitte des Epipharynx<sup>1</sup>. Dort wo die Epipharyngealfalten auftreten liegen seitlich — gleichsam als ihre Fortsetzung — die Mandibeln (siehe Textfig. 4 u. 5), welche die in der Rinne fortgeführte Nahrung durch Bewegungen, die  $\perp$  zur Hauptachse des Organs vor sich gehen, zu verkleinern suchen. An dieser Stelle erfolgt demnach eine Bewegung von oben nach unten (Epipharynx) und seitwärts von rechts nach links und umgekehrt. Da nun hierdurch abwechselnd eine Verengerung oder eine Erweiterung des nahrungsleitenden Kanals erzeugt wird, so findet hier außer der Zerkleinerung der Nahrungssubstanzen zugleich ihre Weiterbeförderung statt. Erreichen sie endlich die Mündung des Pharynx, so verhindert der Deckel über ihm zunächst ihren Eintritt in den eigentlichen Darm. Infolge des oben beschriebenen Schluckmechanismus drängen jedoch unaufhörlich Nahrungssubstanzen nach hinten, die aus schon angeführten Gründen nicht mehr zurücktreten können. Die Folge davon ist, daß schließlich der Widerstand des Deckels überwunden und dieser nach hinten gedrückt wird, so daß nun die Nahrung den Pharynx passieren kann. Da nun der Deckel eine Fortsatzbildung der Paraglossen ist und mit diesen in sehr fester Verbindung steht, so ist es einleuchtend, daß jede Verschiebung des Deckels zugleich eine Bewegung der Paraglossen auslöst. — Deckel und Paraglossen bilden zusammen ja einen Hebel, wobei die Ursprungsstelle des ersteren zugleich den Drehpunkt des letzteren darstellt. Die Bewegung der Paraglossen beim Wegdrücken des Deckels aus seiner Ruhelage besteht aber in ihrer Annäherung an den Epipharynx. Da der Deckel mit großer Elastizität stets wieder sucht seine Ruhelage einzunehmen, so wird hierdurch eine regelrechte Auf- und Abwärtsbewegung der Paraglossen — das ist aber eine Kaubewegung — hervorgerufen. Neben dieser Funktion scheint dem Deckel noch die Aufgabe zuzufallen, eine Stauung und ein Zurücktreten der Nahrung aus dem Pharynx in die Mundhöhle zu verhindern. Was schließlich den Modus der Fortbewegung der Nahrung im Pharynx anbetrifft, so ist er bereits bekannt. Er ist zurückzuführen auf die Wirkung von Ringmuskeln und Dilatatoren.

<sup>1</sup> Leider habe ich auf Taf. XXXIV, Fig. 1 vergessen, die Insertionsstellen der Dilatatoren einzuzeichnen.

Sehen wir uns in der Literatur nach Angaben über die oben geschilderten Verhältnisse um, so finden wir nur sehr wenig darüber berichtet; selbst in den wenigen Arbeiten, die sich speziell mit der Anatomie der Collembolenmundwerkzeuge beschäftigen. TULLBERG<sup>1</sup> ist es, der den Epipharynx für die Collembolen, und zwar bei *Tomocerus vulgaris*, entdeckt hat. Er begnügte sich jedoch damit, zu konstatieren, daß die Mundhöhle oben vom Gaumen (Epipharynx) begrenzt werde, der aus einer Chitinmembran bestehe, die mit mehreren gezähnten Erhöhungen versehen sei. Über die Mundhöhle und ihre Beziehungen zum Pharynx erwähnt er noch folgendes: »Die Mundhöhle wird oben und vorn von der Oberlippe begrenzt. Die über ihr eingebogene Haut bildet den oberen Teil der Mundhöhle oder den Epipharynx. Dieser hängt nach hinten mit den beiden oberen Hypopharynxscheiben (d. h. den Paraglossen) zusammen. Zwischen diesen und dem Epipharynx wird eine ziemlich große Höhlung gebildet, die von den Mandibeln ausgefüllt ist, und im hintersten Teil dieser Höhlung öffnet sich der Pharynx.« Entsprechend diesen spärlichen Angaben geben auch die zugehörigen Figuren nur ein flüchtiges Umrißbild der betreffenden Organe. Wie wir gesehen haben, stimmen diese Befunde mit meinen Ergebnissen gut überein.

SOMMER<sup>2</sup>, der wie ich über die Anatomie von *Tomocerus plumbeus* L. gearbeitet hat, erwähnt nicht einmal den Epipharynx. Ich will noch bemerken, daß er die Dilatatoren des Pharynx als Antagonisten der Ringmuskulatur betrachtet und beide als »in den Dienst der Schluck-, zum Teil auch in den des Kaugeschäfts gezogen« ansieht, eine Anschauung, die er allerdings nicht weiter begründet, der aber auch ich, wie oben zu sehen ist, beistimme. Wie aus seiner Fig. 21 Taf. XXXIV hervorgeht, hat er ebenfalls nichts von der gemeinschaftlichen Chitinsehne der Labrumkompressoren gesehen: diese Muskeln inserieren bei ihm etwa in der Mitte der inneren Fläche des Labrumschildes. Auch die Dilatatoren des Epipharynx hat SOMMER wohl gesehen; seine Abbildung zeigt jedoch nichts von ihren Beziehungen zu gewissen Chitinelementen des Epipharynx — desgleichen nichts von ihren faserbüscheligen Differenzierungen an den Insertionsstellen.

<sup>1</sup> TYCHO TULLBERG, Sveriges Podurider. Kongl. Svenska, Vetenskaps-Akademiens Handlingar. Bandet 10. No. 10. Stockholm 1872.

<sup>2</sup> ALBERT SOMMER, Über *Macrotoma plumbea*. Beiträge zur Anatomie der Poduriden. Diese Zeitschr. XLI. Bd. 1885.

Was endlich die Hauptarbeit über unsern Gegenstand, die von FOLSOM<sup>1</sup>, anbetrifft, so finden wir auch in ihr nur wenige hierher gehörige Beobachtungen. FOLSOM hat die Zahnreihe am distalen inneren Rand des Labrum schon gesehen; auch erwähnt er, daß sie in der Mitte eine Unterbrechung erleidet, doch spricht er nicht von der Bedeutung, die ihr bei der Nahrungsaufnahme zukommt<sup>2</sup>. Was der Autor sonst noch über den Epipharynx berichtet, ist recht wenig. Nachdem er die Angabe TULLBERGS zitiert hat, fährt er folgendermaßen fort: »The teeth of the epipharynx are directed towards those of the paraglossae in conjunction with which they appear to hold the food.« Sehr interessant für uns ist hierbei die Figur, auf die er sich bei diesen Angaben bezieht (Taf. IV, Fig. 30). Man sieht nämlich aus dem hier abgebildeten, allerdings sehr schematischen und nur die Umrisse gebenden Querschnitt, daß der Epipharynx bei *Orchesella cincta* L. in gewisser Hinsicht ganz ähnlich beschaffen sein muß wie bei *Tomocerus*. FOLSOM zeichnet nämlich deutlich die beiden lateralen Falten des Epipharynx, welche die Epipharyngealrinne bilden, nur hält er sie eben für Zähne (auf einem Querschnitt sieht das ja auch so ähnlich aus), die zum Halten der Nahrung bestimmt sind. Von den wirklichen Zahnbildungen scheint er — außer der oben erwähnten distalen Zahnreihe — gar nichts gesehen zu haben<sup>3</sup>. Auch FOLSOM beschreibt die beiden Depressoren des Labrum, wobei er jedoch ebenso wenig wie SOMMER eine gemeinschaftliche Sehne beider Muskeln erwähnt. Er gibt vielmehr an, daß sie dicht nebeneinander an einem inneren Vorsprung der Labrumplatte, etwa in deren Mitte inserieren, was ein ähnliches Bild wie das von SOMMER in seiner Fig. 21 dargestellte abgibt. Die Endpartien der Dilatatoren des Epipharynx zeigen ebensowenig wie bei SOMMER fädige Differenzierungen sowie Beziehungen zu Zahnbildungen am Epipharynx.

<sup>1</sup> l. c. S. 4.

<sup>2</sup> Allerdings ist die beigegebene Figur (Taf. II, Fig. 9) nicht leicht mit den von mir angegebenen Verhältnissen durchaus in Einklang zu bringen.

<sup>3</sup> Um eine richtige Vorstellung von dem Epipharynx zu erlangen genügt das Anfertigen von Schnitten nicht. Es ist hierzu unbedingt erforderlich, daß man auch Totalpräparate von dem isolierten Organ herstellt, was allerdings bei der Kleinheit des Objekts mit nicht geringen technischen Schwierigkeiten verknüpft ist.

### Das Tentorium.

Daß so ein wichtiger Apparat, wie das Tentorium einer ist, bis vor fünf Jahren bei den Collembolen ganz unbekannt war, zeigt, wie wenig eingehend bisher die Mundwerkzeuge dieser Gruppe studiert worden sind. FOLSOM<sup>1</sup> gebührt das Verdienst, das Tentorium für *Orchesella cincta* L. entdeckt und näher beschrieben zu haben. Seit dieser Zeit hat sich meines Wissens kein Forscher mehr mit diesem interessanten und komplizierten Apparat beschäftigt.

Nach dem eben Gesagten könnte der Leser wohl auf den Gedanken kommen, daß das Tentorium einen außerordentlich kleinen Apparat darstelle, der eben hierdurch der Aufmerksamkeit der Forscher entslüpft sei. Dies ist indessen durchaus nicht der Fall. Im Verhältnis zum Kopf des Tieres hat er sogar recht beträchtliche Dimensionen. Seine Länge beträgt mehr als die Hälfte der Längsausdehnung des Kopfes. Es sind vielmehr einige technische Gründe, welche das Studium des Tentoriums ungünstig beeinflussen. Zunächst schon die Schwierigkeit, eine kontinuierliche Serie gut erhaltener Schnitte durch den Collembolenkopf mit allen seinen Organen zu bekommen. Sodann das Erfordernis einer Färbemethode, die das Tentorium gut differenziert, so daß es sich leicht von den oft in innigste Beziehung mit ihm tretenden übrigen Mundteilen und Muskeln unterscheiden läßt. Durch mikroskopische Präparation läßt sich ja leider — im Gegensatz zum Epipharynx — kein Einblick in unser Organ gewinnen und zwar aus folgenden Gründen: Wie wir noch sehen werden, befestigen sich am Tentorium eine Unmenge von Muskeln. Diese von dem Apparat einzeln abzulösen, halte ich geradezu für unmöglich, da sie so fest daran haften, daß ihre Entfernung ohne Verletzung des Organs nicht zu erreichen ist. Und doch ließen sich ohnedies nicht einmal gröbere Details an ihm erkennen, da die Muskeln alle Flächen des Tentoriums bedecken. Von einer Behandlung des Objekts mit Kalilauge zur Entfernung der plasmatischen Elemente muß aber schon deshalb abgesehen werden, weil — wie schon FOLSOM bemerkt — hierdurch die feineren Teile des Organs zerstört werden.

Ich habe mir die große Mühe gemacht, das Tentorium zweimal nach gut erhaltenen Schnittserien durch Plattenmodelle zu re-

---

<sup>1</sup> l. c. S. 4. FOLSOM behandelt allerdings das Tentorium auch in seiner späteren embryologischen Arbeit l. c. S. 25, doch geht er hierbei auf die Morphologie des fertigen Apparates nicht näher ein.

konstruieren — einmal nach Querschnitten, das andre Mal nach Frontalschnitten. Wenngleich ich hierdurch auch eine befriedigende Vorstellung von der Morphologie des Gebildes erlangt habe, so bestehen doch zwischen den einzelnen Teilen der Modelle zu große Lagendifferenzen, als daß ich nach ihnen an dieser Stelle ein Habitusbild des Organs geben möchte. Die Gründe für diese Ungenauigkeiten liegen in seiner Kompliziertheit und in den starken Vergrößerungen, die bei Anfertigung der Modelle angewandt wurden und welche die Anbringung von Richtungsebenen oder -Linien nicht zuließen.

Ich hoffe, diese Lücke in meiner nächsten Publikation ausfüllen zu können.

Das Tentorium besteht aus einem langgestreckten chitinösen Apparat, der sich unterhalb des im Kopf verlaufenden Darmteils hinzieht, mit letzterem jedoch an keiner Stelle in direkte Beziehung tritt. Wir können an ihm einen eigentlichen Körper von plattenartiger Gestalt und eine ganze Reihe von armartigen Bildungen unterscheiden. Sowohl am Körper wie an den Armen befestigen sich Muskeln in großer Zahl, denen die verschiedensten Funktionen zukommen. Alle Mundapparate mit alleiniger Ausnahme von Labrum und Epipharynx treten durch Muskelzüge mit dem Tentorium in Verbindung. Außer den von den Kauwerkzeugen herkommenden Muskeln existieren jedoch noch andre, die allein dem Tentorium zukommen, insofern sie den Apparat unmittelbar an der Kopfwand befestigen und keine Verbindung mit andern Mundteilen eingehen.

Der eigentliche Tentoriumkörper, d. h. das Tentorium ohne die Arme, ist ein recht schwer zu beschreibendes Gebilde. Cum grano salis kann man es sich als eine im Querschnitt  $\sim$ -förmig gebogene Platte vorstellen, die ihre Konkavität der dorsalen Kopfwand zukehrt. Sie ist jedoch in verschiedenen Bezirken der Medianfläche mit Löchern versehen, durch welche gewisse Muskeln ziehen. Der Darm verläuft zumeist eine ziemliche Strecke über der Konkavfläche, doch ist er verschiedentlich durch chitinisierte dünne Membranen mit dem Tentorium verbunden. Der Tentoriumkörper beginnt, von vorn gerechnet, dicht hinter dem Schlundring, dem er sich innig anschmiegt; die vorderen Armbildungen hingegen ragen noch weit über das Nervensystem hinaus. Im ganzen gibt es dreizehn Arme, denen zum Teil recht wichtige Funktionen zukommen. Zwölf davon treten als paarige Bildungen auf, ein einziger Arm, der hintere, ist unpaar, hat jedoch einen paarigen, symmetrisch gelegenen

Endabschnitt, so daß auch hier eine gewisse Duplicität gewahrt bleibt. Gehen wir jetzt zur Besprechung der einzelnen Armbildungen über:

Das vorderste Armpaar ist gleich eines der interessantesten. Es zweigt sich an der vorderen und unteren Endpartie des Tentoriumkörpers ab, wobei es mit dessen Längsachse nach unten zu einen stumpfen Winkel bildet. Beide Arme divergieren etwas in ihrem Verlauf (siehe Taf. XXXIV, Fig. 3 *v.T.*). Sie schmiegen sich dicht an die untere Partie des Schlundringes an. Schließlich vereinigen sie sich mit den Paraglossen an deren Basalstelle (siehe auch Taf. XXXIV, Fig. 2).

Ich habe die eben beschriebenen Gebilde als vordere Tentoriumarme bezeichnet, weil sie FOLSOM so genannt hat und ich mich später mit diesem Forscher über diesen Gegenstand auseinandersetzen muß. In Wirklichkeit müssen sie je und je als Bildung *sui generis* betrachtet werden, da sie weder dem Tentorium noch den Paraglossen zugehören. Sie unterscheiden sich zunächst von den übrigen Tentoriumarmen schon auffällig dadurch, daß sie im wesentlichen aus zwei Teilen bestehen — einem plasmatischen und einem eigentümlich geformten chitinösen Anteil (siehe Textfig. 7—11). Der plasmatische Teil ist als Matrix des chitinösen anzusehen. Er enthält von Strecke zu Strecke umfangreiche Kerne (siehe Textfig. 9 u. 10). Der Chitinteil stellt eine stabartige Bildung dar, die im Inneren einen Hohlraum besitzt und die sich — wie man wohl aus ihrem intensiven Färbevermögen schließen darf — durch ein besonders festes Gefüge auszeichnet. Dieser Stab geht nun weder unmittelbar in das Chitin des Tentoriums noch in das der Paraglossen über. An letzterem erstreckt es sich vielmehr in je einer grubenartigen Vertiefung mit seinem plasmatischen Anteil noch eine ganze Strecke weit an der unteren Fläche des Körpers hin, bis er — sich immer mehr verjüngend — endlich frei aufhört (siehe Tafelfig. 3). Eigentümlich ist die Art, wie der Stab an dem Tentorium verankert wird (siehe Textfig. 7 u. 8). Es erstrecken sich nämlich von ihm aus radiär angeordnete fadenartige Differenzierungen durch das Plasma bis zur Chitinfläche. Sie erinnern lebhaft an die Faserbündel, die wir bereits am Ende der Depressoren des Labrum und den Dilatatoren des Epipharynx kennen gelernt haben.

Ebensowenig wie in das Tentorium gehen die beiden Arme in die Paraglossen über. Es fällt nicht schwer, auch an dieser Stelle deutlich die Grenzen beider Teile festzustellen, wie das

sowohl aus Tafelfig. 3 als aus Textfig. 11 mit genügender Klarheit hervorgeht. Die Arme zeigen hier eine keulenförmige Anschwellung, die noch dadurch von Interesse ist, daß sie an ihren freien lateralen Partien von einer Chitinmasse umgeben werden, die als direkte Fortsatzbildung des Chitinstabs anzusehen ist. Diese Chitinwülste haben eine praktische Bedeutung für die Mandibeln: Sie stehen nämlich gewissen Verdickungen dieser Mundwerkzeuge gerade gegenüber, so daß man wohl nicht fehlgeht, wenn man sie als deren Drehpunkte ansieht; um so mehr als letztere durch eine Chitinmembran, die sich ebenfalls von dem Stab abspaltet, und die sich unterhalb des Höckers befestigt, gewaltsam in der Nähe der Armendigungen festgehalten werden.

Trotz allem bisher Gesagten besteht eine direkte, wenn auch äußerst dünne Brücke zwischen Tentorium und Paraglossen: Wie Textfig. 7—11 zeigen, geht vom Tentoriumkörper dorsal ein stets sich verschmälernder Chitinstreifen aus, der in der Kante verläuft und sich schließlich an den keulenförmigen Enden der Arme plattenartig verbreitert<sup>1</sup>.

Auf die Art und die Bedeutung der Muskeln, die sich am Tentorium befestigen, werde ich in allgemeinen Zügen in dem Abschnitt über die Funktion des Gebildes zu sprechen kommen.

Die nächsten Arme, die wir nun vornehmen wollen, erstrecken sich nach vorn dorsalwärts. Es sind zwei Paare, deren Abzweigungsstellen ungefähr in derselben Ebene liegen. Letztere sind sehr gut auf Textfig. 7 (die beiden dorsalen Spitzen) zu sehen. Die beiden der Mediane genäherten Arme verlaufen am Schlundring dicht an dessen innere, d. h. dem Darm genäherten Fläche angeschmiegt. Sie konvergieren hierbei stark und vereinigen sich noch innerhalb des Nervenringes in einer umfangreichen klotzartigen Chitinmasse, an die sich zahlreiche Muskeln befestigen. Jenseits der Vereinigungsstelle teilt sich erstere in eine Anzahl symmetrisch angeordneter Stäbe, die sich rechts und links in weitem Bogen durch den dorsalen Teil des Kopfes ziehen, um mit dem dort befindlichen plasmatischen Gewebe zu verwachsen.

Das äußere Paar der vorderen dorsalen Arme verläuft lateral vom Schlundring, ohne ihn zu berühren. Es divergiert sehr stark, wobei jeder Teil sich etwas flächenhaft verbreitert. Gegen Ende

---

<sup>1</sup> Er besitzt das Färbevermögen des Tentoriums, unterscheidet sich deshalb leicht von der Chitinmasse des Stabes.



Textfig. 7.



Textfig. 8.



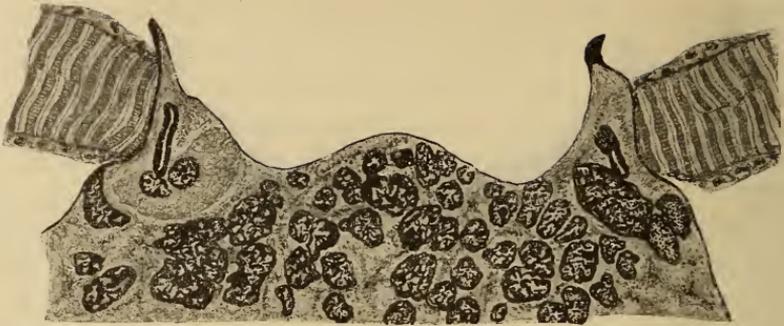
Textfig. 9.



Textfig. 10.

Textfig. 7—10.

Querschnitte durch die »vorderen Tentoriumarme«. Fig. 7. Vorderes Ende des Tentoriumkörpers. Die »vorderen Tentoriumarme« liegen nach unten in einer grabenartigen Vertiefung. Jeder Chitinstab ist von einer Plasmamasse umgeben und durch faserige radiär gerichtete Stränge mit dem Körper des Tentoriums verbunden. Die beiden oberen Spitzen stellen die Basalstellen des zweiten und dritten Armpaares dar. Fig. 8. Gegend, wo der Nervenring beginnt. Fig. 9. Mittlere Armgegend. Der plasmatische Teil enthält große Kerne. Oben erkennt man die feinen stabartigen Fortsätze des Tentoriumkörpers. Fig. 10. Gegend kurz vor der Vereinigung der Arme mit den Paraglossen. Der plasmatische Teil der Arme hat an Umfang gewonnen. An der oberen Ecke findet sich der Tentoriumfortsatz.



Textfig. 11.

Querschnitt durch die »vorderen Tentoriumarme«. Fig. 11. Stelle der Vereinigung der Arme mit den Paraglossen. Seitlich ist die Ursprungsstelle eines I. Maxillarmuskels getroffen. (Diese Figur wurde aus Raumrücksichten, im Verhältnis zu den übrigen Bildern der Serie, auf  $\frac{2}{3}$  der Originalgröße reduziert.)

des Verlaufs teilt jeder Arm sich in eine Anzahl Nebenarme, die sich an dem chitinösen inneren Teil der Stemmata oder in deren Umkreis befestigen. Diese Arme stehen allein von allen andern in keiner Beziehung zu Muskeln. Sie dienen deshalb nur zur Befestigung des Tentoriums am vorderen dorsal seitlichen Teil des Kopfes.

Das vierte und fünfte Armpaar gehört zu den wichtigsten Teilen des Tentoriums. Das eine Paar erstreckt sich etwas schief zur Vertikalen nach oben; das andre ungefähr in derselben Richtung nach abwärts. Es ist deshalb möglich, auf einem schiefen Querschnitt beide Gebilde zu treffen (siehe Tafelfig. 4). Beide Armpaare divergieren etwas in ihrem Verlauf. Sie stehen nicht in direkter Beziehung zu der Kopfwand, sondern indirekt erst durch Vermittelung von Muskeln. In der Art und Weise, wie die Muskeln sich an der Kopfwand befestigen, ergibt sich jedoch ein Unterschied zwischen beiden Armpaaren: Während die Muskeln der ventralen Arme direkt an der Kopfwand ihren Ursprung nehmen, geschieht dies bei den Muskeln der dorsalen Arme durch Vermittelung einer Sehne. Auch bei diesen Muskeln treffen wir wieder an den Enden die eigentümlichen faserigen Differenzierungen. Die einzelnen Fäden lassen sich dabei deutlich bis in die inneren Chitinlamellen hinein verfolgen. Die sich dunkler färbende Substanz zwischen je zwei Fäden erscheint infolgedessen auf dem Schnitte wie je ein Knötchen. Mit dem oben Gesagten sind indessen die Differenzen zwischen den dorsalen und den ventralen Armen noch nicht erschöpft. An Sagittalschnitten zeigt sich nämlich ein ganz andres Bild als das durch

Tafelfig. 4 dargestellte. Hier treten deutlich einige Besonderheiten der ventralen Arme auf. Zunächst erweisen sich ihre Muskeln als bedeutend mächtiger als die dorsalen; sie bestehen aus zwei umfangreichen Partien. Sodann inseriert an der Terminalfläche der ventralen Arme je ein dem Tentorium nicht zugehöriger Muskel, der sich nach hinten zieht. Die interessanteste Bildung stellt aber eine Abzweigung jedes Armes nach vorn dar und zwar an der Stelle, wo die eigentlichen Tentoriummuskeln inserieren. Diese Zweigbildung läuft eine Strecke lang an der Seite des Nervensystems hin und befestigt sich schließlich mit büscheliger Auffaserung an der vorderen inneren Partie der Zungenbeine.

Von dem sechsten Armpaar gebe ich in Tafelfig. 5 eine Abbildung. Es entwickelt sich aus einem unpaaren, schmalen Medianteil des Tentoriumkörpers als zwei lange starke Chitinstäbe, die sich nach hinten und ventralwärts erstrecken. Auch an sie befestigen sich echte Tentoriummuskeln, welche sich an ihrem Ende in zwei starke Chitinsehnen verlängern, die einerseits mit den großen tubulösen Kopfdrüsen<sup>1</sup> verwachsen sind, andererseits sich mit ihren faserig differenzierten Endteilen an der Chitinhaut der ventralen hinteren Kopfwand anheften. Sehr kompliziert werden die Verhältnisse dadurch, daß in der Nähe des Ausgangspunktes der sechsten Arme der Fußabschnitt der Glossa mit den seitlichen Teilen des Tentoriumkörpers verwächst und jederseits durch mehrere Muskeln mit den Armen in Beziehung tritt. Doch davon werden wir später einiges erfahren.

In direktem Anschluß an die auf Tafelfig. 5 gezeichnete winklige Partie des Tentoriumkörpers (von der die beiden Arme ausgehen) setzt sich nach hinten und etwas nach unten gerichtet eine im Durchschnitt ovale lange Stange an, die genau in der Mediane liegt und mit einer wagenbalkenartigen Querstange endigt. Die seitlichen Enden dieser Querstange befestigen sich schließlich jederseits mit einer hell sich färbenden faserbüscheligen Partie an dem am meisten nach innen reichenden winkligen Teil der tubulösen Drüse.

---

<sup>1</sup> Siehe R. W. HOFFMANN, Über den Ventraltubus von *Tomocerus plumbeus* L. und seine Beziehungen zu den großen unteren Kopfdrüsen. Ein Beitrag zur Kenntnis der *Collembolen*. Zoolog. Anzeiger. XXVIII. Bd. Nr. 3. 1904.

Wenden wir uns nun zu den Leistungen des Tentoriums, so lassen sich zweifellos zwei Funktionen nachweisen: eine passive — wenn ich so sagen darf —, die darin besteht, daß der Apparat zahlreichen Muskeln als Ursprungsstelle dient und eine aktive, die ihn in den Stand setzt, sich selbsttätig zu verschieben, was natürlich eine Lageveränderung aller jener Mundwerkzeuge zur Folge haben muß, die mit dem Tentorium in irgendeiner Weise verbunden sind.

Ich kann hier natürlich nur einen flüchtigen Überblick über die Muskelzüge geben, die sich an dem Tentorium befestigen, da zum vollen Verständnis ihres Verlaufs die Kenntnis ihrer Insertionsstellen an den betreffenden Mundteilen gehört. Desgleichen wird es mir nicht möglich sein, eine erschöpfende Darstellung der aktiven Funktion des Tentoriums ohne Berücksichtigung der Organisation und Lage der gesamten Kauwerkzeuge zu geben. Alle diese Dinge werde ich eingehend in meiner ausführlichen Arbeit berücksichtigen.

Einer großen Anzahl der Tentoriummuskeln fällt bei der Bewegung des Kopfes eine hier nicht näher zu charakterisierende Aufgabe zu. Es sind deren nicht weniger als zehn Paare. Sie haben ihre Ursprungsstellen im Thorax, zumeist an seiner ventralen Seite. Die Insertionsstellen liegen dagegen an den verschiedensten Stellen des Tentoriums. Schon gleich der unpaare letzte Arm dient in seinem Medianpunkt als Insertionsstelle für derartige Muskeln. Andre wieder inserieren an den lateralen Partien des hinteren Tentoriumkörpers. Überhaupt überschreiten die Insertionsstellen dieser Muskeln nicht das Territorium der mittleren Arme. Zwei Paare der Kopfbewegungsmuskeln haben sehr merkwürdige Insertionsstellen, nämlich die Endteile der ventralen mittleren Arme, und zwar hinter der Stelle, wo sich die ventralen Tentoriummuskeln anheften. Eine Kontraktion dieser vier Kopfbewegungsmuskeln muß nun jedesmal außer der betreffenden Kopfbewegung auch eine Rückwärtsverschiebung des Tentoriums und des mit ihm verbundenen vorderen Teils der Glossa hervorrufen. Doch davon werden wir später noch etwas Näheres hören.

Sodann treten fünf Paare Mandibelmuskeln an das Tentorium, zwei Paar I. Maxillenmuskel und sechs Paar Fühlermuskel. Interessant ist es, daß nicht nur der Tentoriumkörper als Ursprungsstelle dient, sondern auch gewisse Tentoriumarme, siehe z. B. Textfig. 11. Am vorderen Teil des Zungenkörpers entspringen eine ziemliche Menge der Dilatatoren des Pharynx. Einen höchst sonderbaren Ursprungsort hat eine andre Gruppe dieser Muskeln:

nämlich die Vereinigungsstelle der ersten (inneren) Tentoriumarme. Dieser Teil der Arme bildet — wie wir schon gesehen haben — eine klotzartige kompakte Chitinmasse. Außer den Dilatatoren dient er noch einer größeren Anzahl von Fühlermuskeln als Anheftungsstelle. Sehr komplizierte Verhältnisse treten an jener Partie auf, wo der Fußteil der Glossa mit dem Tentorium verwachsen ist. Die beiden Verwachsungsstellen liegen in ziemlicher Nähe des Gipfelpunktes des letzten Armpaares. Mit diesen stehen auch die Glossateile in inniger Beziehung. In Tafelfig. 5 habe ich durch ein † die Stellen angegeben, wo sich zwei Muskeln von dem Sehnen teil der Arme abzweigen. Sie treten einerseits mit der seitlichen Tentoriumlamelle, anderseits mit dem Fußteil der Glossa in Beziehung. Sodann gibt es noch folgende Muskeln an letzterem. Ein dickerer und ein dünnerer Muskel, die beide seitlich vom Muskel † an dem Fußteil inserieren und sich nach der tubulösen Drüse hinziehen, an der sie seitlich von den sechsten Armen inserieren. (Der dünne Muskel ganz am lateralen Ende der Drüse.) Ein sehr merkwürdiges Gebilde stellt endlich noch ein quer zur Mediane des Kopfes gerichteter unpaarer Muskel dar, der die inneren Partien der Fußteile der Glossa miteinander verbindet und dem zweifellos die Aufgabe zufällt, beide Fußteile einander zu nähern.

An einer größeren Anzahl von Stellen erscheint das Tentorium fest fixiert: 1) durch das erste Tentoriumarmpaar an der dorsalen Kopfwand; 2) durch das zweite Tentoriumarmpaar in der Augengegend des Kopfes; 3) durch den unpaaren letzten Arm (den dreizehnten) am ventralen Hinterende des Kopfes. Sodann existieren zwei Befestigungsmoden, die das Tentorium in Beziehung zu einem andern Mundorgan — nämlich der Zunge — bringt; und zwar durch die »vorderen Tentoriumarme« und durch die Ausläufer der mittleren ventralen Arme. Ich will gleich hier gestehen, daß ich bis jetzt noch nicht klar darüber bin, welche Wirkung diese letzten beiden Verbindungen auf das Tentorium auszuüben vermögen, da ich die Art und den Grad der Bewegungsfähigkeit des gesamten Zungenapparates noch nicht genau beurteilen kann.

Schon aus den vorhergehenden Zeilen wird der Leser den Eindruck gewonnen haben, daß das Tentorium kein rein passiver Apparat sein kann: Den festen, oder — wie die beiden letzten — vielleicht halbfesten Verbindungen des Tentoriums mit der Kopfwand (bzw. der Glossa) stehen Verbindungen entgegen, welche eine

freie Beweglichkeit des Apparates ermöglichen. Die Muskeln der dorsalen und ventralen mittleren Arme erlauben entsprechend seine Verschiebung nach oben oder nach unten. Die Muskeln des sechsten Armpaares eine solche nach hinten. Eine Komplikation letzterer Bewegung kann aber hier durch Aktion der Fußmuskulatur der Zunge eintreten, insofern hierdurch der ganze Tentoriumapparat nicht nur nach hinten geführt, sondern auch in seinen hinteren Teilen auseinander gedehnt werden muß, da er ja fest mit dem Fußteil der Glossa verwachsen ist. Einen dieser Wirkung entgegengesetzten Effekt erzeugt wohl die Kontraktion des unpaaren, die beiden Fußenden der Glossa verbindenden Muskels.

Der Apparat, der unter allen Umständen durch aktive Verschiebungen des Tentoriums betroffen wird, ist zweifellos die Glossa mit ihren Anhängen, den Paraglossen. An nicht weniger als dreimal zwei Stellen hängen ja beide Organe miteinander zusammen. — Welche Art von Bewegung durch Kontraktion der Tentoriummuskeln an dem Zungenapparat hervorgerufen werden, will ich an dieser Stelle nicht weiter untersuchen. — Andererseits ist es klar, daß jede aktive Verschiebung des Zungenapparates auch wiederum nicht ohne Einfluß auf das Tentorium sein kann. Ebenfalls nicht unbeeinflusst können bei Verschiebungen des Tentoriums alle die Apparate bleiben, die durch Muskeln mit ihm in Verbindung stehen, wengleich die weiche und nachgiebige Masse der Muskeln Lageveränderungen des Tentoriums nicht ebenso an den zugehörigen Mundwerkzeugen fühlbar machen wird, wie wenn die Verbindung von festen Chitinstäben übernommen würde. Sodann ist es klar, daß bei Verschiebungen des Tentoriums nicht alle Kauwerkzeuge gleichmäßig beeinflußt werden. Die Art und Intensität der hierdurch hervorgerufenen Bewegung wird für jedes einzelne Mundwerkzeug von der Lage der Insertionsstellen seiner Muskeln sowie von der Tatsache abhängen, welche der Tentoriummuskeln gerade in Aktion sind. Es sind indessen nicht nur die Kauapparate, die mit dem Tentorium in Verbindung stehen, sondern auch — wie wir gesehen haben — die Fühler und der Thorax (letzterer durch die Kopfbewegungsmuskeln). Aus dieser Tatsache können wir den sehr interessanten Schluß ziehen, daß Bewegungen des **Tentoriums** auch Bewegungen des ganzen Kopfes und der Fühler hervorrufen müssen. Da aber Verschiebungen des **Tentoriums** zweifelsohne mit irgendwelchen Kaufunktionen in Beziehung zu bringen

sind, so wird kein Tier imstande sein zu fressen, ohne hierbei Kopf und Fühler zu bewegen.

Es ist nun an der Zeit, auf die Arbeit FOLSOMS — die einzige, die sich mit unserm Gegenstand beschäftigt — etwas näher einzugehen: Das Tentorium ist nach seiner Beschreibung bei *Orchesella cineta* L. »a chitinised structure in the middle of the head, underlying the oesophagus, extending upward on either side of it, and held in place by three pairs of arms diverging from the median plane«. Zwei dieser Arme sind unschwer als unsere »vorderen Tentoriumarme« zu erkennen, die beiden andern entsprechen unsern mittleren dorsalen und mittleren ventralen Armen. Alle andern Armbildungen sind FOLSOM entgangen. Was die vorderen Arme anbetrifft, so erwähnt der Forscher nicht, daß sie als besondere Gebilde anzusehen sind; er gibt auch weder Details über ihren inneren Bau, noch über die Art ihrer Befestigung am Tentorium und den Paraglossen, doch lassen gewisse Bemerkungen mit ziemlicher Sicherheit darauf schließen, daß die Verhältnisse für *Orchesella cineta* L. ganz ähnlich liegen wie für *Tomocerus plumbeus* L. Aus der Art, wie das Tentorium auf Färbungen und Behandlung mit Kalilauge reagiert, schließt er auf drei Grade der Chitinisierung. Gewisse »Ligamente«, von denen ich unten reden werde, sind nach seinen Angaben am wenigsten chitinisiert, eine mittlere Stellung hierin nimmt der Tentoriumkörper ein, während den »vorderen Tentoriumarmen« der höchste Grad der Chitinisierung zukommt.

Ich will hier nicht untersuchen, inwieweit der Grad der Färbung Schlüsse auf die Dichte einer Substanz zuläßt, da ich mich ohne dies, schon aus technischen Gründen, der Ansicht anschließe, daß die vorderen Arme von festerem Chitin sind als das eigentliche Tentorium; natürlich nur insofern, als hiermit die röhrenförmige Bildung im Inneren der Arme verstanden wird. FOLSOM führt nun als Beleg für seine Ansicht die Tatsache an, daß bei mit Kalilauge behandelten Präparaten keine Spur vom eigentlichen Tentorium, sondern nur dessen vorderen Arme zu sehen seien. Es scheint mir deshalb wahrscheinlich zu sein, daß diese Gebilde bei *Orchesella* ebenfalls nur durch einen Plasmamantel, und durch radienartig angeordnete Chitinfäden am eigentlichen Tentorium befestigt sind, um so mehr als FOLSOM noch folgende Bemerkung macht: »When the tentorium is intact, the union of these arms with the rest of the endoskeleton is distinctly indicated by two curving sutures.«

Wie ich schon erwähnte lassen sich die beiden andern von FOLSOM angegebenen Armpaare mit den von mir als dorsale und ventrale mittlere Arme bezeichneten Bildungen homologisieren. Der Forscher hat jedoch nicht erkannt, daß sie durch echte Muskeln mit der dorsalen und ventralen Kopfwand in Verbindung stehen. Er hält diese Bildungen vielmehr für chitinierte Ligamente. Die Folge hiervon ist, daß ihm »the tentorium appears to be immovably fixed in place by means of the chitinous arms and ligaments«.

Auch in seiner embryologischen Arbeit<sup>1</sup> scheint er für *Anurida maritima* Guér. noch derselben Ansicht zu huldigen, wie das wohl aus seiner Fig. 35, Taf. VI, hervorgeht. Wahrscheinlich ist diese Auffassung allein der ungünstigen Konservierung und Färbung seiner Objekte zuzuschreiben. Weitere Angaben von Belang macht FOLSOM in seinem Kapitel über das Tentorium nicht.

### Erklärung der Abbildungen.

<i>A.d.t.Dr.</i> , Ausführgang der tubulösen Drüse;	<i>l.F.</i> , laterale Falten des Epipharynx;
<i>B</i> , beilförmiger Anhang am Epipharynx;	<i>Ma</i> , Mandibel;
<i>d</i> , dorsal;	<i>N</i> , Nervensystem;
<i>Da</i> , Darm;	<i>Pa</i> , Paraglossen;
<i>De</i> , Deckel über dem Pharynx;	<i>T</i> , Tentorium;
<i>E</i> , Epipharynx;	<i>t.Dr.</i> , tubulöse Drüse;
<i>G</i> , Glossa;	<i>Ve</i> , Ventralrinne;
	<i>v.T.</i> , die vorderen Tentoriumarme;
	<i>W</i> , Wülste am Labrum.

### Tafel XXXIV.

Alle Figuren stellen Schnitte durch den Kopf von *Tomocerus plumbeus* L. dar. Sie wurden mit dem ABBESchen Zeichenapparat und bei Anwendung eines ZEISSschen Mikroskopes mit apochromatischen Linsensystemen entworfen.

Fig. 1. Der Epipharynx von der Fläche gesehen. Nach einem Totalpräparat. Die Paraglossen sind an ihrer Basalstelle abgeschnitten; desgleichen ist der Pharynxdeckel entfernt. Vergr. 150.

Fig. 2. Die untere Partie des Epipharynx. Nach einem Totalpräparat. Der Deckel, sowie ein Teil der »vorderen Tentoriumarme« sind erhalten. Vergrößerung 300.

Fig. 3. Etwas schiefer Frontalschnitt durch die vordere Hälfte des Kopfes. Die »vorderen Tentoriumarme« mit dem Tentoriumkörper sind haarscharf getroffen. Man sieht deutlich, daß die Tentoriumarme, trotz ihrer Ver-

<sup>1</sup> JUSTUS WATSON FOLSOM, The development of the mouth-parts of *Anurida maritima* Guér. Bulletin of the Museum of comparative Zoölogy at Harvard College Vol. XXXVI. No. 5. 1900.

schmelzung mit der Zunge, noch eine gewisse Selbständigkeit bewahren. Die keulenförmigen lateralen Verdickungen der Arme in dieser Gegend bilden die Artikulationsstellen für die Mandibeln, die ihrerseits, letzteren gegenüber, Chitinwülste aufweisen. Ein chitinöses Band zwischen den vorderen Tentoriumarmen und den Mandibeln wurde leider vergessen in die Zeichnung einzutragen. Es hat die Bedeutung, zu verhindern, daß die beiden Artikulationsstellen sich nicht zu weit voneinander entfernen. Vergr. 146.

Fig. 4. Schiefer Querschnitt, derart geführt, daß er die dorsalen und ventralen Tentoriumarme der Länge nach trifft. Vergr. 150.

Fig. 5. Schiefer Querschnitt durch das sechste Armpaar. Die durch † gekennzeichneten Muskeln treten je und je an den Fußabschnitt der Glossa. Die mit einem O versehenen Muskeln inserieren weiter vorn am Tentorium. Vergrößerung 150.

# Zur Anatomie und Topographie des Centralnervensystems von *Branchiobdella parasita*.

Von

Dr. Friedo Schmidt

in Göttingen.

---

Mit 5 Figuren im Text.

---

## Vorwort.

Nachdem durch eine Reihe früherer Autoren die äußere Anlage des Centralnervensystems von *Branchiobdella* bereits ziemlich vollständig erforscht worden ist, soll mit den vorliegenden Untersuchungen der erste Schritt zur Erschließung des inneren Baues des genannten Organsystems getan werden.

Es ist meine Absicht, die Verhältnisse des inneren Baues des Systems hier zunächst nur insoweit darzulegen, als sie sich nach der gewöhnlichen Färbemethode feststellen lassen.

Zur Erweiterung meiner früheren Mitteilungen sollen in dieser Arbeit auch die topographischen Verhältnisse des Systems eingehend erörtert werden.

Über den Nervenfaserverlauf werde ich auf Grund einer speziellen Nervenfasenfärbemethode in einer späteren Arbeit berichten.

Die im Text beigefügten Zeichnungen sind halb schematisiert. Meine Studien betreffen nur die Art *Branchiobdella parasita*.

Göttingen, den 27. Juli 1905.

## Historisches.

Der erste, der an *Branchiobdella* genauere Untersuchungen anstellte, ist ODIER (1819). ODIER erkannte bereits das Nervensystem und machte die Angabe, daß das Bauchmark aus zwei Strängen bestehe und in jedem Segment ein Ganglion besitze. Im ganzen seien auf der Bauchseite zehn Knoten vorhanden. In den letzten

Segmenten seien die beiden Stränge weiter voneinander entfernt, so daß sie deutlicher wahrzunehmen seien. Abgehende Nerven hat er nicht unterscheiden können.

Die nächstfolgenden Untersuchungen von HENLE (1835) brachten bezüglich des Centralnervensystems nichts Neues.

Eine wesentliche Bereicherung erfuhr die Kenntnis vom Bau dieses Organsystems von *Branchiobdella* durch die anatomischen Studien von KEFERSTEIN (1863). KEFERSTEIN beschreibt Form und Lage der betreffenden Hauptabschnitte des Schlundrings und des Bauchmarks. In allen diesen Teilen des Systems hat KEFERSTEIN richtig das Vorhandensein von ganglionären Anschwellungen und von Ganglienzellen erkannt. Auch über die Zahl und den Ursprung der von einem segmentalen Ganglienknoten des Bauchmarks abgehenden Lateralnerven macht der Autor zutreffende Angaben.

Auch LEYDIG (1862) hat das Centralnervensystem von *Branchiobdella* in den Kreis seiner Untersuchungen gezogen. In der Abhandlung »Über das Nervensystem der Anneliden« teilt LEYDIG mit, daß der Bauchstrang des Tieres aus zwei Längsstämmen besteht, die dicht zusammengedrückt sind. In den Knoten »haben die zwei durchsetzenden und anschwellenden Längsstränge auch hier nicht einmal ihre Selbständigkeit aufgegeben«. Auch hat LEYDIG zwischen diesen beiden Stämmen Spalten bemerkt. Von dem auch bei *Branchiobdella* vorkommenden »intermediären Nerv« sagt LEYDIG, er beginne (gleich wie bei den übrigen Hirudineen) vom ersten Bauchknoten (Unterschlundganglion) und ziehe so von Ganglion zu Ganglion. Als reines medianes Gebilde wurzele es in einer der Querbrücken, welche im ersten Bauchganglion die Längsstränge verbinden, und nehme auch in den übrigen Bauchknoten immer seine Richtung auf die Stellen zu, an denen die Längszüge zusammenfließen. Die Nervenzellen seien in besondere Pakete zusammengefaßt. Das obere Schlundganglion mache auf den ersten Blick einen ganglienzellosten Eindruck. Von den zwei querliegenden länglichen Kapseln der oberen Hirnportion wurzele jede mit drei Stielen am Querbande.

In einem Werke »Vom Bau des tierischen Körpers« (1864) erweitert LEYDIG seine früheren Angaben in einigen Punkten.

In LEYDIGS »Tafeln zur vergleichenden Anatomie« (1864) findet man auf Taf. II in Fig. 6 eine Abbildung des vorderen Abschnittes des Centralnervensystems von *Branchiobdella parasita*.

Nächst LEYDIG sind die bedeutendsten Untersuchungen über das Centralnervensystem von *Branchiobdella* die von DORNER (1865) und

VON LEMOINE (1880). Daher werde ich in dieser Schrift auf die Arbeiten dieser beiden Forscher in erster Linie Rücksicht zu nehmen haben. Die Darlegungen dieser werde ich jedoch weiter unten vor Aufführungen der Resultate meiner eignen Untersuchungen bringen.

Nach LEMOINE sind noch besonders zu nennen SALENSKY (1882), VOIGT (1888). SALENSKY behandelt die Entwicklung des Tieres und weist nach, wie das Centralnervensystem sich anlegt. VOIGT verweist hinsichtlich des Centralnervensystems des Tieres auf die Arbeiten früherer Autoren.

Die im vorliegenden Aufsätze berücksichtigten Arbeiten sind am Schlusse zusammengestellt.

### Die Anlage des Centralnervensystems.

Zunächst will ich zur Orientierung über das in Rede stehende System von *Branchiobdella* einige allgemeine Angaben vorausschicken, die ich zumeist den Arbeiten meiner Vorgänger entnehme.

Das Centralnervensystem von *Branchiobdella parasita* setzt sich aus dem Nervenschlundring und der sich ventral daran anschließenden Bauchganglienkette zusammen. Der Schlundring besteht wieder aus zwei Teilen, dem Ganglion supraoesophageum und dem Ganglion infraoesophageum.

Angesichts der bestehenden Streitfrage, ob der Nervenschlundring als Ganzes oder ob nur die dorsal gelegene Partie, das Ganglion supraoesophageum, einem Gehirn der Wirbeltiere gleich zu erachten ist, vermeide ich im folgenden die Bezeichnung »Gehirn«. Ich gebrauche für die Teile des Schlundringes die oben erwähnten Namen.

Der Nervenschlundring ist im Vergleich zu den Bildungen der Bauchganglienkette stark entwickelt. Das Ganglion infraoesophageum übertrifft das Ganglion supraoesophageum bedeutend an Größe.

Das Ganglion supraoesophageum weicht in der Gestalt von den übrigen Ganglien ab. Das Ganglion infraoesophageum zeigt in der Anlage große Ähnlichkeit mit den gewöhnlichen Bauchganglienknotten.

In jedem der vorderen acht Rumpfsegmente, die bekanntlich eine fast vollkommen gleichartige Anlage besitzen, enthält der aus zwei Längssträngen (»Längscommissuren«) bestehende Bauchstrang eine ganglionäre Anschwellung, den sogenannten Ganglienknotten oder Bauchmarksknoten. Die vorderen acht Knoten sind vollkommen gleich gebaut.

Das letzte Ganglion (im 9. Rumpfsegment gelegen) des Bauchmarks ist als eine Art Aggregat von segmentalen Ganglienknotten

aufzufassen. Ich will dies Ganglion mit LEYDIG (7) »Analganglion« nennen.

Mit dem Centralnervensystem ist aufs engste verknüpft ein spezielles Muskelsystem, vermöge dessen sich jenes den Kontraktionen des Körpers anpaßt und sich vor Knickungen und Zerrungen bewahrt. Auf das Vorhandensein dieses Muskelsystems habe ich bereits an andern Orte hingewiesen.

Auch Teile des Blutgefäßsystems treten mit dem Centralnervensystem in innige Verbindung.

### Das Ganglion supraoesophageum.

Die äußere Anlage dieses Ganglions ist bereits von DORNER und von LEMOINE<sup>1</sup> eingehend beschrieben und durch vorzügliche Zeichnungen dargestellt worden.

Nach diesen beiden Autoren wird das Ganglion supraoesophageum von einem im vorderen Teil des Kopfes gelegenen, quergestellten, in sich leicht gebogenen Balken gebildet, der an seinen beiden Seitenteilen eine ganglionäre Verdickung besitzt. An dieser Verdickung vermutet LEMOINE eine dünne Pigmentschicht; über der Verdickung sei das Integument außerordentlich durchsichtig, was den Autor zu der Annahme veranlaßt, dieser Teil des Organs diene der Lichtempfindung. Der Balken besteht (nach LEMOINE) vorwiegend aus transversal gerichteten Nervenfasern. Auf seiner hinteren Fläche ist er an beiden symmetrischen Seitenteilen mit je einem ovalen, ganglienzellhaltigen Körper durch je zwei bis vier Brücken (aus Nervenfasern bestehend) verbunden (DORNER und LEMOINE). Von den ovalen Körpern gehen (nach LEMOINE) nach hinten einander kreuzende Fasern aus, die einen Pharynxplexus bilden. Ferner steht der Balken jederseits durch eine bogenförmig den Schlund umfassende Spange mit dem Ganglion infraoesophageum in Verbindung. Die Spange schließt einzelne Nervenzellen in sich. In ihrem mittleren Teil befindet sich auf ihr (nach beiden Autoren) eine kleine Verdickung, von der vier Nervenwurzeln abgehen. An einer dieser Wurzeln hat DORNER eine Teilung wahrgenommen.

Die Angaben DORNERS und LEMOINES kann ich der Hauptsache nach bestätigen, an einzelnen Punkten aber noch durch speziellere Beobachtungen vervollständigen.

<sup>1</sup> Wie aus LEMOINES Abbildungen von den Kiefern der *Branchiobdella* hervorgeht, hat er Parasiten- und Astaciformen für die gleiche Art gehalten und als *Br. parasita* aufgeführt.

Das Ganglion supraoesophageum liegt im vorderen Teil des Postbuccalsegments<sup>1</sup>. An das Organ grenzen, zum Teil sehr nahe, die Radiärmuskeln des Schlundes.

Die Spange zieht nahe der Grenze des vorderen Postbuccalsegments gegen das Buccalsegment entlang. Sie besteht im wesentlichen aus Nervenfasern, deren Verlauf der Längsrichtung des Gebildes entspricht. Am lateralen Umfange der Spange, etwa auf der Mitte derselben, befindet sich die besonders von LEMOINE erwähnte Verdickung, welche Ganglienzellen enthält, deren Nervenfortsätze von der Fasermasse der Spange aufgenommen werden. Etwas ventral von dieser Verdickung entsendet die Spange einen Nerven nach vorn ins Buccalsegment. Etwas dorsalwärts von der Verdickung entspringt aus der Spange ein zweiter Nerv, der gleichfalls ins Buccalsegment hineinführt und zwar an dessen Integumentpartie. Auf der Höhe dieses letzteren Nerven besitzt die Spange zugleich an ihrem hinteren Umfange einen ansehnlichen, birnförmigen Anhang, der mit Ganglienzellen angefüllt ist. Die von diesen ausgehenden Nervenfortsätze vereinigen sich zu einem Nervenstrange, der nach vorn gerichtet ist, aus der Spange austritt und sich dem Buccalsegmente zuwendet. Er teilt sich sofort in zwei seitlich auseinanderweichende Äste; der mediale Ast begibt sich an die Schlundpartie des genannten Segments, der laterale Ast wendet sich dem Integument zu, welches er auf der Grenze des genannten Segments gegen das dahinter gelegene erreicht.

Dieses Gebilde möchte ich als »Buccalganglion« bezeichnen.

Weiter dorsal von diesem Buccalganglion geht von der Spange ein dritter Nerv ab, der wieder an die Schlundpartie des Buccalsegments hinantritt.

Beim lebenden Tiere nimmt man an den ganglionären Seitenteilen des Balkens deutlich eine pigmentierte Partie wahr. Auf Schnitten habe ich keinen genaueren Aufschluß über die Natur dieser Erscheinung erhalten können. Die Frage, ob diese Seitenteile der Lichtempfindung dienen, hoffe ich durch physiologische Versuche zu entscheiden.

Unter den Ganglienzellen des Ganglion supraoesophageum — und, wie ich vorgreifend bemerken will: auch der übrigen Teile des Centralnervensystems des Tieres — unterscheidet man zwei Arten.

<sup>1</sup> Über die einzelnen Abschnitte des Kopfes und deren Bezeichnung siehe: Diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 618—619.

Die eine Art (Fig. 1 und 3 *B.Gz*) ist schlank, birn- oder keulenförmig. An dem Zelleib läßt sich keine umschließende Membran erkennen. Der Zelleib besteht aus einer homogenen, nicht färbbaren Masse, in welcher spärliche Körnchen und Fibrillen enthalten sind, welche leicht Farbstoffe, besonders Hämatoxylin, aufnehmen. Er umhüllt mit seiner geringen Masse den Zellkern. Dieser ist kuglig oder (infolge Druckes von seiten benachbarter Zellen) eiförmig, besitzt eine derbe auf beiden Seiten glatte Kernhaut, welche eine Anzahl eckiger, stark färbbarer Chromatinbrocken zusammenhält, die in einem homogenen Kernsaft eingebettet sind. Das zugespitzte Ende der Zelle ist in einen einzigen, immer feiner werdenden Fortsatz, den Nervenfortsatz, ausgezogen.

Die andre Ganglienzellart (Fig. 1 u. 3 *P.Gz*) ist massiger, bauchiger und vielfach von polygonaler Form (sie wechselt etwas, je nach der Fixation). Der wiederum membranlose Zelleib enthält in großer Zahl gleichartige Körnchen, die sich beispielsweise mit Hämatoxylin, Boraxkarmin, Gentianaviolett, leicht färben. Die Körnchen sind in der Grundmasse des Plasmas gleichmäßig verteilt, so daß die gefärbte Zelle auf den ersten Blick einförmig dunkel erscheint. Ganz besonders ist dies der Fall bei Anwendung von Gentianaviolett nach Fixation mit HERMANN'Scher Flüssigkeit. Der Kern hat dieselbe Form wie der der vorigen Art, doch ist er meist größer und besitzt stets einen gleichfalls kugeligen, fast immer central gelegenen Nucleolus. Dieser fällt durch seine Größe und wegen der in ganz geringer Anzahl und Größe vorhandenen Kernbrocken deutlich ins Auge. Auch diese Zellart besitzt nur einen Nervenfortsatz. Dieser geht allmählich aus dem verjüngten Teile des Zelleibes hervor, ist daher derber als bei der vorigen Zellart.

Es sind also die in den Zellenballen enthaltenen Ganglienzellen sämtlich unipolar.

In allen Ganglienzellanhäufungen des Tierkörpers ist der birnförmige Typus in bedeutend überwiegender Zahl vertreten (siehe Fig. 1 und 3).

Die einzelnen Zellen sind voneinander durch eine Zwischen substanz getrennt, die nicht zelliger Struktur ist. In der homogenen nicht färbbaren Grundmasse sind feinste, schwer färbbare Körnchen und Fäserchen vorhanden.

Solche Ganglienzellanhäufungen finden sich außer dem von mir erwähnten Buccalganglion und der Verdickung an der Spange noch einige bedeutendere am Ganglion supraoesophageum selbst, wie schon

aus DORNERS und LEMOINES Darstellung hervorgeht. Zunächst gehören hierzu die hinter dem quergestellten Balken gelegenen eiförmigen Körper, dann die seitlichen Teile des Balkens selbst (siehe bei DORNER, Taf. XXXVI, Fig. 4 und bei LEMOINE, T. XI, Pl. XIa, Fig. 2), endlich ist dessen dorsale Fläche noch mit einem Ganglienzellbelag versehen.

Sowohl im Ganglion supraoesophageum als auch im Spangenteil werden die Nervenfasermassen durch ein dünnes Häutchen zusammengehalten, welches eine Art Scheide um dieselbe darstellt. Dies Häutchen weist kleine, längliche oder platte, leicht färbbare Kerne auf. An den Stellen, wo sich an die Nervenfasermassen Ganglienzellanhäufungen anschließen, ist das Häutchen sackartig erweitert und nimmt auch diese in sich auf. Die oft enge Kommunikationsstelle, welche den von den Fasermassen eingenommenen Raum mit dem für die Ganglienzellen bestimmten verbindet, wird von den letzteren benutzt, um ihre Nervenfortsätze in die Fasermasse eintreten zu lassen.

Gegen das umliegende Körpergewebe werden die besprochenen Abschnitte des Schlundringes durch ein zartes Häutchen abgeschlossen, von gleichfalls zelliger Natur, von ganz demselben Aussehen und mit ganz den gleichen Kernen wie das vorgenannte Häutchen. Dieses zweite Häutchen umschließt, knapp sich anschließend, die betreffenden Teile des Systems also noch einmal als ein Ganzes.

Was nun noch die die Fasermassen bildenden Nervenfasern betrifft, so sind dieselben zu ansehnlichen, gleichgerichteten Zügen vereinigt. Die Querschnitte der Fasern sind punktförmig. Die als Isolation der einzelnen Fasern gegeneinander dienende Substanz ist nicht zelliger Art. Die Struktur der Fasermasse ist je nach der Fixationsmethode verschieden. Bei Sublimat- oder Heißwasserfixation sieht man punktförmige Querschnitte von Fasern; bei Fixation mit Chromessigsäure, HERMANNscher Flüssigkeit, Alkohol bietet die Fasermasse auf Querschnitten ein gefeldertes Aussehen dar.

#### Ganglion infraoesophageum.

Die Angaben DORNERS und LEMOINES lassen sich wie folgt zusammenfassen: Das Ganglion hat die Gestalt eines Y, dessen beide nach vorn gerichteten Äste sich dorsalwärts fortsetzen und als Spange mit dem Ganglion supraoesophageum in Verbindung treten, und dessen unterer Ast sich nach hinten ein wenig verjüngt und in die Bauchganglienreihe übergeht. Als besonders auffallend wird das

Auftreten von sieben (LEMOINE sechs) zur Seite gerichteten birnförmigen Anhängen bezeichnet, die von nervösen Zellen gebildet werden. Die beiden vordersten Anhänge liegen einander sehr nahe, die vier übrigen sind durch immer größere Zwischenräume getrennt; die drei hintersten haben (nach DORNER) mehr oder weniger lange Stiele, während die vordersten kurz aufsitzen. Von dem vierten Paare (von hinten ab gerechnet) sagt DORNER noch, daß sich die Ganglienzellanhäufungen der Unterseite des Nervenstranges zu einer zusammenhängenden Masse vereinigten; das siebente (vorderste) Paar liege sehr weit nach der Seite zurück.

Diese Angaben der beiden Autoren kann ich (bis auf die zwischen beiden bezüglich der Zahl<sup>1</sup> der ganglionären Anhänge bestehende Differenz) vollauf bestätigen. Auch muß ich betonen, daß DORNERS Fig. 3, Taf. XXXVI und LEMOINES Fig. 6, T. IX, Pl. XI $\alpha$  die Einzelheiten vorzüglich wiedergeben.

Mit LEYDIGS (8) Fig. 6, Taf. II, decken sich meine Resultate betreffs der Zahl der Anhänge nicht. LEYDIG bildet deren neun Paare ab.

Die Zahl der Anhänge beträgt am eigentlichen Ganglion infraoesophageum tatsächlich sechs, wie LEMOINE angibt. Der siebente Anhang, den DORNER noch weiter vorn und seitlich gesehen hat, ist identisch mit dem von mir oben beschriebenen »Buccalganglion«, welches LEMOINE vermutlich übersehen hat. Für die von LEYDIG beobachteten neun Anhänge weiß ich keine Deutung.

Was nun zunächst die topographischen Verhältnisse des Infraoesophageum anlangt, so liegt das vorderste Paar von Anhängen ein wenig vor der Mitte des vorderen Postbuccalsegments, das vorletzte Paar auf der Grenze dieses Segments gegen das hintere; das letzte Paar Anhänge gehört also bereits dem hinteren Postbuccalsegmente an. Das Organ liegt mehr dem Integument als dem Schlundrohr genähert; während es mit seiner ventralen Fläche fast die Längsmuskelschicht des Integuments berührt, ist es dorsal von dem Schlundrohr durch einen größeren freien Raum getrennt. Nach den Seiten hin grenzen an das Organ dorsoventral gestellte Radiärmuskeln (des Schlundes). Diese haben zu dem Organ eine eigentümliche Lage-

<sup>1</sup> DORNER hat auch jugendliche Exemplare untersucht und festgestellt, daß bei diesen die Zahl und Form der ganglionären Anhänge in verschiedenen Teilen des Nervensystems sich anders verhält, als bei ausgebildeten Zuständen. Da ich nur ausgewachsene Tiere studiert habe, kann ich die betreffenden Angaben DORNERS nicht in Betracht ziehen.

beziehung: sie benutzen nämlich die zwischen den einzelnen (oben beschriebenen) Anhängen desselben bestehenden bucht- oder nischenartigen Zwischenräume als Durchgang vom ventralen Integument zur Schlundwandung, so zwar, daß jede der ersten vier Nischen durch eine Muskelfaser, die fünfte (letzte) Nische durch zwei Fasern gerade vollständig ausgefüllt wird. Während der eigentliche Körper des Organs auf diese Weise seitlich eng begrenzt ist, haben die äußeren Enden der Anhänge eine viel freiere Lagerung; die Radiärmuskeln befinden sich nämlich in etwas größerem Abstände von diesen.

Der Winkel zwischen den beiden Ästen des Y wird gleichfalls von Radiärmuskeln ausgefüllt.

Der eigentliche Körper des Ganglions besteht fast ausschließlich

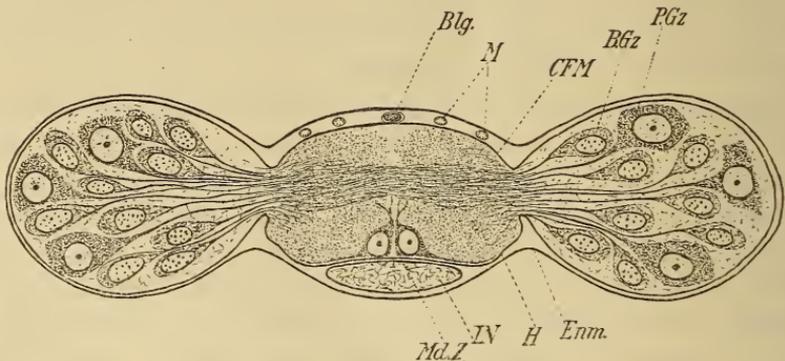


Fig. 1.

Querschnitt durch das Ganglion infrapharyngeum, auf der Höhe des letzten ganglionären Anhangs. *B.Gz.*, birnförmige Ganglienzelle; *Blg.*, Blutgefäß; *CFM.*, centrale Fasermasse; *Enm.*, Endomysium; *H.*, inneres Häutchen; *IN.*, intermediärer Nerv; *M.*, Muskel; *Md.Z.*, mediane Zelle; *P.Gz.*, polygonale Ganglienzelle.

aus Nervenfasern. Die Anhänge enthalten die zugehörigen Ganglienzellen und sind als die Analoga der unten zu beschreibenden Ganglienballen des Bauchmarks aufzufassen.

Einen Einblick in die anatomischen Verhältnisse des Organs mag ein Querschnittbild gewähren. Fig. 1 stellt einen Querschnitt durch das Organ auf der Höhe des letzten Paares von Anhängen dar.

Die mit *CFM* Fig. 1 bezeichnete centrale Masse, die von einem Häutchen *H* umkleidet ist, wird von meist quer getroffenen Nervenfasern gebildet. Es ist dies die »centrale Punktsubstanz« LEYDIGS (7), die ich jedoch, den tatsächlichen Verhältnissen besser entsprechend, mit HERMANN<sup>1</sup> als »centrale Fasermasse« bezeichnen will.

<sup>1</sup> HERMANN, Das Centralnervensystem von *Hirudo medicinalis*, München 1875.

Wie die Fig. 1 erkennen läßt, wird die centrale Fasermasse in der Richtung der Medianebene durch eine schwache, aber immerhin deutliche Lichtung in bilaterale Hälften zerlegt. Bei genauer Untersuchung von Längs- und Querschnitten durch das Organ konstatiert man, daß die Fasern bei ihrem Längsverlauf durch das Organ zum größten Teil auf der betreffenden Halbseite der centralen Fasermasse verbleiben. Nur auf der Höhe der Anhänge begeben sich Faserzüge von der einen Hälfte zur andern hinüber; diese kreuzen sich also in querem Verlauf; es sind dies die sog. Querkommissurbahnen (siehe Fig. 1), welche von Fortsätzen gebildet werden, die von einem Teil der in den Anhängen gelegenen Ganglienzellen ausgehen.

Da auf der Höhe der Anhänge durch das Auftreten der querkommissurellen Fasern die Duplizität der centralen Fasermasse verwischt wird, haben LEYDIG (6 u. 7) und DORNER mit gewissem Recht angenommen, daß nur auf diesen Höhen eine Vereinigung der Längskommissuren gegeben sei. Die von beiden Autoren beobachteten und von DORNER abgebildeten Spalten (Taf. XXXVI, Fig. 3) in der Medianlinie zwischen den Längskommissuren des Ganglions auf der Höhe der Zwischenstrecken zwischen je zwei aufeinander folgenden Paaren von Anhängen kommen dadurch zustande, daß auf diesen Höhen die zwischen den beiden Hälften der centralen Fasermasse bestehende dorsoventrale Lichtung besonders deutlich ist.

An der Stelle, wo sich das Organ in die beiden Äste des Y teilt, weicht die Fasermasse in ihre beiden Hälften auseinander.

Betreffs der Isolation der einzelnen Fasern der centralen Fasermasse gilt hier dasselbe, wie im oberen Schlundganglion.

Die centrale Fasermasse des Unterschlundganglions enthält nun aber nicht ausschließlich Nervenfasern, es finden sich in dieser noch in spärlicher Zahl eigenartige Gebilde: von Strecke zu Strecke paarweise auftretende großkernige Zellen. Ein solches Paar ist auf Fig. 1 mit *Md.Z* bezeichnet. Diese Zellen liegen, in der Medianlinie einander berührend, im ventralen Bereiche der centralen Fasermasse. Sie erinnern im Habitus an die polygonalen Ganglienzellen, indem ihr Zelleib ziemlich massig ist und wie bei jenen gekörnt erscheint. Der Kern der Zellen ist groß, kugelig mit großem, kugeligem Nucleolus. Nach vorn und hinten, seitwärts und dorsalwärts laufen die Zellen in spitze Enden aus. Über den weiteren Verlauf der nach vorn und hinten gerichteten Enden konnte ich bei der von mir angewandten Färbemethode keinen sicheren Anschluß erhalten. Der zur Seite gerichtete Fortsatz verläuft am ventralen bis lateralen Um-

fange der centralen Fasermasse; der dorsalwärts gerichtete zeigt Verzweigungen, die zwischen die Fasermasse führen. Gelegentlich der Besprechung des Bauchmarks werde ich auf die Bedeutung dieser Zellen zurückkommen.

Solcher Zellen gibt es in der ganzen Ausdehnung des Ganglion infraoesophageum fünf Paare. Das erste (am weitesten nach vorn gelegene) Paar findet sich auf der Höhe zwischen dem zweiten und dritten Anhang; das zweite Paar auf der Höhe des dritten Anhangs; das dritte Paar auf der Höhe des hinteren Teils des vierten Anhangs; das vierte Paar auf der Höhe des fünften, das fünfte auf der Höhe des sechsten (hintersten) Anhangs.

Das Häutchen (Fig. 1 *H*), welches die centrale Fasermasse umschließt, nimmt gerade so wie das Häutchen im Bereich des Ganglion supraoesophageum in seitlichen birnförmigen Aussackungen die Ganglienzellen auf.

Unter diesen Zellen unterscheidet man wieder die beiden oben charakterisierten Arten. Die großen polygonalen Zellen liegen mehr im peripheren, die kleineren birnförmigen Zellen mehr in dem der centralen Fasermasse anliegenden Teile des Ganglienhaufens. Die Fortsätze der Zellen führen alle geradenwegs in jene Masse (oder in den nunmehr zu beschreibenden Strang) hinein.

Ventral von der centralen Fasermasse zieht sich an der ganzen Länge des Infraoesophageum noch ein eigentümlicher Strang hin (Fig. 1 *I.N*). Er ist zwecks Isolation von den übrigen Teilen des Organs in eine eigne Scheide *H* (die der Scheide der centralen Fasermasse gleichwertig ist) eingeschlossen; diese Isolation ist allerdings streckenweise, besonders auf der Höhe der Anhänge, aufgehoben, einerseits zur centralen Fasermasse, anderseits zu den seitlichen ganglionären Anhängen hin. Der Strang enthält Ganglienzellen und Nervenfasern, jedoch in spärlicher Verteilung. Die ersteren, nach dem birnförmigen Typus oder, weniger häufig, nach dem polygonalen Typus gebaut, liegen von Strecke zu Strecke zu Gruppen vereinigt. Auf den Zwischenstrecken finden sich ziemlich wirr durcheinander gelegte Fasern, die zum Teil die Fortsätze der hier gelegenen Zellen sind. Die Nervenfasern verlaufen entweder im Strange der Länge nach, oder sie treten durch kleine Öffnungen, welche in denjenigen Scheiden vorhanden sind, die den Binnenraum des Stranges von dem der centralen Fasermasse trennen, in die letztere ein. An den Stellen, wo die Isolation des Stranges gegen die seitlichen Anhänge des

Organs aufgehoben ist, begeben sich, wie schon erwähnt, auch Fortsätze aus diesen in den Strang hinein.

Während der Strang auf der Höhe des dritten Anhangs des Organs am mächtigsten entwickelt ist, — er kommt hier an Mächtigkeit der der centralen Fasermasse gleich — wird er nach hinten zu bedeutend schwächer. In der gleichen Richtung nimmt in ihm auch die Häufigkeit der zelligen Elemente ab. So sind auf der Strecke vom vorderen Ende des Ganglions bis auf die Höhe des vorderen Poles des vierten Anhangs Zellen noch ziemlich zahlreich vorhanden; auf dem Niveau des vierten Anhangs finden sich schon viel weniger Zellen; von hier ab bis unmittelbar nach Abschluß des Organs nach hinten enthält der Strang immer nur von Strecke zu Strecke paarweise Zellen.

Dieser Strang zeigt ganz dasselbe Verhalten, wie ein gleich gelagertes Gebilde in der Bauchganglienkeite. Daher dürfte beiden die gleiche Bedeutung zukommen. So möge denn ersterer auch dieselbe Bezeichnung »intermediärer Nerv« erhalten, welche dem Gebilde in der Bauchganglienkeite von *Hirudo medicinalis* bekanntlich zuerst von FAIVRE<sup>1</sup>, bei *Branchiobdella* zuerst von LEYDIG (7) beigelegt worden ist.

Die Angabe DORNERS, daß die mittlere (der sieben Ganglienkapseln), also die dritte nach meiner Rechnung, sich an der Unterseite des Organs zu einer zusammenhängenden Masse vereinige, entspricht den Tatsachen. Wie ich oben ausführte, ist auf der Höhe dieses Anhangs der »intermediäre Nerv« am mächtigsten entwickelt und mit zahlreichen großkernigen Zellen ausgestattet. Zugleich steht auf dieser Höhe der Binnenraum des intermediären Nerven mit dem der seitlichen Ganglienkapseln infolge Aufhebung der Isolation in weiter Kommunikation.

Bei der Trennung der centralen Fasermasse am vorderen Ende des Organs in die beiden Äste des Y weicht auch der intermediäre Faden in zwei Äste auseinander, die aber bald endigen.

Die Lateralnerven, welche von dem Infraoesophageum ausgehen, entspringen aus diesem am seitlich ventralen Umfange der centralen Fasermasse. Sie enthalten Fasern sowohl derselben Seite, als auch der Gegenseite der centralen Fasermasse, also auch quercommissurale Fasern. Die Beteiligung des Inhaltes des intermediären Fadens an dem Zustandekommen der Lateralnerven scheint hier überall nur

<sup>1</sup> Annales des Scienc. nat. IV. Sér. T. V und VI.

sehr gering zu sein. Die Lateralnerven wenden sich von dem Organ aus ventralwärts und durchdringen die Schichten der Körperlängsmuskulatur an einer Stelle, die ich bereits an einem andern Orte<sup>1</sup> bezeichnet habe. Die Lateralnerven besitzen eine doppelte Umhüllung. Die innerste wird von dem Häutchen *H* gebildet, welches sich vom Umfange der centralen Fasermasse aus auf die abgehenden Nerven fortsetzt. Dies Häutchen wird nach außen hin von dem Häutchen *Enm*<sup>2</sup> überlagert; indem es das Ganglion gegen das umliegende Körpergewebe abschließt, begleitet es auch die Lateralnerven.

Von dem in Rede stehenden Organ gehen im ganzen drei Paare von Lateralnerven ab. Das eine (vordere) tritt zwischen dem vierten und fünften Anhang, das andre zwischen dem fünften und sechsten Anhang, das dritte auf der Höhe des sechsten Anhangs aus.

Ein viertes Paar geht in kurzer Entfernung hinter dem letzten Anhang, also einer ganglienzellenlosen Strecke ab, die nicht mehr zum eigentlichen Ganglion infraoesophageum gehört.

Das bislang über die Scheiden an den einzelnen Abschnitten des Nervenschlundrings Gesagte sei hier noch einmal kurz zusammengefaßt. Es ist überall zwischen zwei Häutchen zu unterscheiden: das eine, innere (*H*) umhüllt die centrale Fasermasse, es nimmt in Aussackungen die Ganglienzellen auf und setzt sich auch auf die abgehenden Nerven fort; das andre, äußere Häutchen (*Enm*) isoliert das Organ als Ganzes, und ebenso auch noch die Nerven gegen das umgebende Körpergewebe.

#### Bauchmark.

Durch DORNERS Untersuchungen werden zunächst LEYDIGS Angaben bestätigt.

Bezüglich des intermediären Nerven berichtet DORNER, daß er schon im Kopf unterhalb des letzten Ganglienkapselpaares mit einer unbedeutenden Anschwellung beginnt und bis zum zweiten Ganglion verläuft, ebenfalls mit einer kleinen Anschwellung endend. »In den Ganglien selbst ist keine Spur des Fadens zu bemerken, aber sogleich hinter demselben beginnt er aufs neue, um wieder vor dem dritten Ganglion zu enden. In dieser Weise zieht er bis zum letzten Ganglion. Nur selten sieht man, wie beim Blutegel, den inter-

<sup>1</sup> Siehe diese Zeitschrift, LXXV. Bd. S. 658 Textfig. 19 die Pfeile.

<sup>2</sup> Siehe ebenda S. 679.

mediären Faden durch einen äußerst kurzen, nur an einer Seite vorhandenen Querbalken mit dem Nervenstrang in Verbindung treten. Andre seitliche Ausläufer habe ich nicht wahrgenommen, so daß es unbekannt bleibt, welche Funktion dieser bei den Lumbricinen nicht wiederkehrende Nerv hat.«

An den Ganglienzellen hat DORNER einen großen Kern mit deutlichem Kernkörperchen festgestellt. Zelle wie Kern seien mit kleinen Körnchen und Molekülen ziemlich dicht erfüllt. Außerdem bringt die Arbeit von den einzelnen Teilen des Centralnervensystems eine Reihe Maßangaben, die ich hier wohl übergehen darf.

LEMOINES Abhandlung fügt bezüglich des Bauchmarks nichts Neues hinzu.

An das hintere Ende des Ganglion infraoesophageum schließt sich, wie gesagt, unmittelbar das eigentliche Bauchmark an. Dieses geht im vorderen Teile des hinteren Postbuccalsegments aus dem Ganglion infraoesophageum hervor, in der Form von zwei ansehnlichen, in der ventralen Mittellinie einander längs berührenden und nach hinten in der gleichen Weise fortlaufenden rundlichen Nervenstämmen, den sog. Längscommissuren. Zu diesen beiden gesellt sich noch ein dritter, unpaarer, meist schwächerer Strang, die Fortsetzung des schon erwähnten »intermediären Nerven«. Dieser nimmt ventral zwischen und parallel den beiden vorgenannten Platz und erstreckt sich gleich wie diese durch alle Rumpffsegmente hindurch bis unmittelbar vor die Fläche des Saugnapfes. Sein Querschnitt ist (außerhalb der Ganglienknotten) entweder rund oder oval oder dreieckig (letzteres infolge seiner Lage zu den beiden andern Strängen). Der Querdurchmesser des »intermediären Nerven« wechselt sehr. Er ist auf manchen Strecken außerhalb der Ganglienknotten (also auf den sog. interganglionären Strecken) gegenüber den Längscommissuren geradezu winzig und danach mit Recht als »Faden« zu bezeichnen. So ist er unmittelbar hinter dem Ganglion infraoesophageum ziemlich stark, wird dann sehr dünn, so daß er zwischen den Längscommissuren als ein dünnes, schmales Band erscheint. Beim Eintritt in das erste Rumpffsegment nimmt er wieder an Dicke zu. Ähnlich liegen die Verhältnisse in den andern Segmenten.

Fig. 2 stellt einen Querschnitt durch die Längscommissur des Bauchmarks aus einem der vorderen Körpersegmente dar. Die beiden Commissurstränge sind mit »C.St« bezeichnet, der intermediäre Nerv mit »I.N«. Alle drei Stränge enthalten eine dichte Masse von Nervenfasern. Längsschnitte durch diese Stränge zeigen den voll-

kommen gleichmäßigen Längs- und Parallelverlauf dieser Fasern. Auf den interganglionären Strecken der drei Stränge fehlen in diesen jedwede Nervenzellen oder andre Zellen, die etwa eine stützende oder isolierende Bedeutung haben könnten (anders liegen die Verhältnisse auf den den Bauchmarksknoten angehörenden Strecken der drei Stränge, wie weiter unten behandelt werden wird). Gegen einander sind die Stränge auf diesen Strecken, wie Fig. 2 gleichfalls dertut, isoliert; jeder ist für sich in eine dünnwandige Röhre (*H*) eingeschlossen. Nur an einzelnen Stellen gehen die Röhren ineinander über, jedoch ohne daß dabei ein Austausch bezüglich des Inhalts der Röhren stattfindet.

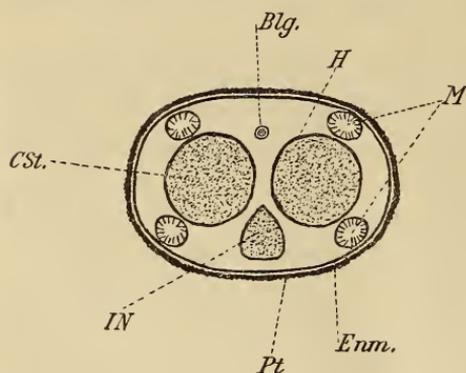


Fig. 2.

Querschnitt durch eine interganglionäre Strecke des Bauchmarks (aus dem zweiten Rumpfsegment). *Blg.*, Blutgefäß; *CSt.*, Commissurstrang; *Enm.*, Endomysium; *H*, inneres Häutchen; *IN*, intermediärer Nerv; *M*, Muskel; *Pt*, Peritoneum.

Verfolgt man die Stränge noch einmal zum Ganglion infraesophageum, so stellt sich heraus, daß die vorgenannten Umhüllungen der Stränge nichts anderes sind, als die Fortsetzungen desjenigen Häutchens *H*, welches wir schon in den dem Kopfe angehörigen Abschnitten des Centralnervensystems auftreten sahen. Das Häutchen geht also an dem hinteren Pole des Ganglion infraesophageum an der Stelle, wo aus diesem die Stränge ihren Ursprung nehmen, auf diese über und überzieht jeden Strang gesondert. Übrigens ist das Häutchen auch in den Bauchmarksknoten vertreten (s. u.), es spielt hier dieselbe Rolle, wie in den Ganglien des Kopfes.

Es sind nun aber, gerade so, wie sich auf den Nervenschlundring zum Abschluß gegen das benachbarte Gewebe noch das Häutchen *Enm* legt, auch die drei Stränge der Längscommissur im ganzen noch einmal von einer gemeinsamen, röhrenartigen Hülle umgeben (Fig. 2). Diese Röhre hat auf den interganglionären Strecken einen kreisrunden oder ovalen Querschnitt. (Sie umkleidet natürlich auch die Bauchmarksknoten.)

Sie ist doppelwandig<sup>1</sup>. Die innere Wand (Fig. 2 *Enm*) ist dünner

<sup>1</sup> DORNER (S. 476) fügt noch zum Schluß seines Kapitels vom Nervensystem hinzu, daß letzteres von einem dünnen Neurilemm eingeschlossen werde, welches

und auf beiden Flächen glatt; die spärlichen Kerne sind klein, länglich oder platt<sup>1</sup> und gleichen denen des Häutchens *H*. Das äußere Blatt — es ist dies das Peritoneum (Fig. 2 *Pt*) — hat etwas rauhere Flächen. Als Bauchmarkshülle besitzt das Peritoneum Kerne nur auf der Höhe der Bauchmarksknoten (s. u.).

Selbstverständlich ist von den einzelnen Abschnitten des Centralnervensystems nur dem eigentlichen Bauchmark der peritoneale Überzug eigen. Da der Kopf keinen peritonealen Raum enthält, schließen eben alle in jenem gelegenen nervösen Organe nach außen mit dem Häutchen *Enm* ab (s. Fig. 1 und 5).

Die zwischen den einzelnen Bauchmarksknoten ausgespannten Commissuren haben nicht die gleiche Länge. Ich kann in dieser Hinsicht die von DORNER gemachten Angaben bestätigen.

Wie schon S. 666 erwähnt wurde, sind die Bauchmarksknoten der vorderen acht Rumpfsegmente vollkommen gleich gebaut. Ein solcher Knoten soll nun einer speziellen Betrachtung unterzogen werden.

Was zunächst den äußeren Bau dieses Knotens anlangt, so besteht er bekanntlich (vgl. die früheren Autoren) aus zwei Paaren von unmittelbar hintereinander liegenden ganglionären Anhängen, den sog. Ganglienballen. Das vordere Paar ist ein wenig größer als das hintere. Von dem Knoten gehen drei Paar Lateralnerven aus (siehe DORNER, S. 474, sowie dessen Fig. 3, Taf. XXXVI); das erste Paar am vorderen Ende des vorderen Ballenpaares, das zweite auf der Grenze zwischen den beiden Ballenpaaren, das dritte Nervenpaar am hinteren Ende des hinteren Ballenpaares.

Auf der Höhe eines solchen Bauchmarksknotens gehen mit den sonst durchaus gleichförmig nebeneinander verlaufenden Strängen erhebliche Veränderungen vor. Vor dem Eintritt in den Knoten werden die beiden Längscommissuren zunächst erheblich dünner<sup>2</sup> (Fig. 4 *C.St*); dagegen schwillt alsbald der intermediäre Nerv zu mehr als doppelter Stärke an und gibt an seinem seitlich-dorsalen

---

nur in geringer Zahl kleine längliche Kerne aufweise. DORNER hat wohl das Häutchen *Enm* gesehen.

<sup>1</sup> Siehe vorhergehende Anmerkung.

<sup>2</sup> Durch das Dünnerwerden der beiden Längscommissuren erscheint, vom Rücken oder Bauch her gesehen, zwischen jenen eine Spalte. Ich weise hierauf hin, weil LEYDIG (6) sowohl wie DORNER des öftern von solchen Spalten sprechen. Ein Dünnerwerden der Längscommissuren kurz vor Eintritt in das Ganglion findet auch bei *Hirudo medicinalis* statt (siehe LEYDIG [8], Taf. II, Fig. 3).

Umfange für eine kurze Strecke seine Isolation gegen die beiden Commissurstränge auf. Dabei führt aus jeder der beiden seitlichen Hälften des intermediären Nerven ein starker Nervenfasersstrang in leichtem, seitwärts gerichtetem Bogen in die Längscommissur der betreffenden Seite hinein; durch diese Trennung der Faserzüge im intermediären Nerven erscheint die Masse desselben halbiert. Auf dieser Höhe verläßt ein Lateralnerv das Ganglion (s. u.). Weiter zur Mitte des Ganglienballens hin verschmelzen die die beiden Längscommissuren voneinander trennenden Scheiden zu einer einheitlichen, die nun die ganze Masse der Nervenfasern umgibt; dagegen ist der intermediäre Faden hier wieder selbständig geworden (Fig. 3). Querschnitte durch den Bauchmarksknoten weisen daher einen dicken, unpaaren Strang auf, der nun eine centrale Fasermasse des Knotens darstellt, wie wir sie in ganz gleicher Weise im Ganglion infraoesophageum kennen gelernt haben; ventral von diesem Strange liegt der intermediäre Nerv (Fig. 3 I.N.). Die centrale Fasermasse enthält wegen der aus den Ganglienballen und den Lateralnerven hinzutretenden mehr Fasern und hat also einen weit größeren Durchmesser als die beiden sich hier vereinigenden Commissurstränge zusammen.

Auf der Höhe des Knotens, wo der vordere und hintere Ganglienballen einander berühren, findet sich nochmals eine breite Verbindung des intermediären Nerven mit der »centralen Fasermasse«, und zwar wiederum auf jeder Halbseite durch einen ansehnlichen Nervenfaserszug, der von der seitlich-ventralen Partie der centralen Fasermasse zur seitlich-dorsalen des intermediären Nerven hinüberführt. Dieser Nervenfaserszug hat innerhalb der centralen Fasermasse zwei Wurzeln: die eine kommt von vorn, die andre von hinten. Der auf dieser Höhe des Ganglienknotens entspringende Lateralnerv ist zum Teil die Fortsetzung dieses Faserzuges (s. u.).

Ein ebensolcher streckenweiser Zusammenhang des intermediären Nerven mit den beiden Commissursträngen vermittels eines starken Nervenfaserszuges, wie am vorderen Ende des Knotens vorhanden ist, findet sich am hinteren Ende des Knotens, wo der dritte Lateralnerv das Ganglion verläßt (s. u.). Unmittelbar nachdem die zwei Stränge in die interganglionäre Strecke übergegangen sind, sind sie wieder wie vorn dünner, so daß wiederum eine Spalte zwischen beiden sichtbar wird.

Die weiteren Verhältnisse des Baues des Knotens sollen an der Hand der Querschnittzeichnung dargelegt werden (Fig. 3).

Die centrale Fasermasse ist ganz wie im Unterschlundganglion in der Medianebene halbiert, wodurch gewissermaßen noch die ursprüngliche Vereinigung von zwei Commissursträngen angedeutet wird. Bezüglich des Verlaufs der Nervenfasern gilt hier das oben gelegentlich des Unterschlundganglions Gesagte. Außer den längslaufenden Fasern treten auch quere Züge auf. Solche commissurelle Bahnen finden sich im Niveau der Mitte jedes Ganglienballens (siehe Fig. 3).

Auf der Grenze zwischen den beiden Ganglienballenpaaren wird nach DORNER bei der Rückenansicht des Knotens ein Spalt im Verlauf der Medianlinie sichtbar. Wie solche Spalten zustande kommen, habe ich schon oben erklärt.

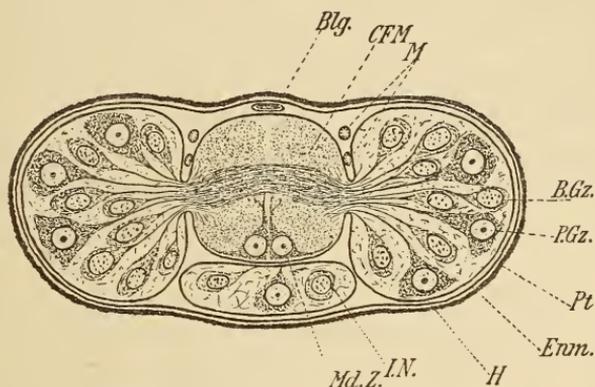


Fig. 3.

Querschnitt durch den Bauchmarksknoten des dritten Rumpfsegments, auf der Mitte des vorderen Ganglienballens. *B.Gz.* birnförmige Ganglienzelle; *Blg.* Blutgefäß; *CFM*, centrale Fasermasse; *Enm.*, Endomysium; *H*, inneres Häutchen; *I.N.*, intermediärer Nerv; *M*, Muskel; *Md.Z.*, mediane Zelle *P.Gz.*, polygonale Ganglienzelle; *Pt*, Peritoneum.

Nach Fixation mit Sublimat oder heißem Wasser erscheinen die Nervenfasern auf Querschnitten wieder punktförmig in strukturloser Zwischensubstanz. Nach Anwendung von HERMANNSCHER Flüssigkeit, Alkohol oder Chromessigsäure (besonders nach letzterer) als Fixationsmittel zeigt die centrale Fasermasse auf Querschnitten auch hier eine eigenartige Felderung. Es finden sich nämlich einige mit Hämatoxylin stark färbare dendritisch verzweigte Züge, welche die Masse durchsetzen. Eben solche finden sich auch außerhalb des Ganglienknötens in den Längscommissuren. Ich werde auf diese Bildungen gleich zurückkommen.

Die centrale Fasermasse des Bauchmarksknotens enthält nun in ganz ähnlicher Weise, wie die des Ganglion infraoesophageum mediane Zellenpaare, und zwar zwei solcher Paare in jedem

Bauchmarksknoten. Diese liegen auf der Mitte des vorderen bzw. des hinteren Ganglienballenpaares.

Die Zellen — Fig. 3 *Md.* zeigt ein Paar solcher — besitzen sowohl dieselbe Lagerung wie die Zellen im Ganglion infraoesophageum als auch die schon dort beobachteten Fortsätze (s. oben). Der dorsalwärts gerichtete Fortsatz läßt sich einigermaßen verfolgen; er gabelt sich und gibt anscheinend weiter die soeben besprochenen dendritisch verzweigten Züge her, welche sich durch die Masse der Fasern verbreiten. Danach haben diese Zellen vielleicht die Bedeutung von Gliazellen.

Die beiden Ganglienballenpaare zeigen, außer in der Größe, keine Verschiedenheit voneinander. Die großen polygonalen Ganglienzellen nehmen wieder in dem peripheren, die birnförmigen in dem der centralen Fasermasse benachbarten Teile der Ballen Platz. Die von den Zellen ausgehenden Fortsätze sind alle dem Centrum des Knotens zugewandt; sie treten durch einen in der Scheide der centralen Fasermasse am lateralen Umfange bestehenden Schlitz, der den Binnenraum der Ballen mit dem der centralen Fasermasse kommunizieren läßt, in letztere ein.

Der intermediäre Nerv (Fig. 3 *IN*) ist auch im Knoten von einer eignen Haut (*H*) umgeben, die mit der Hülle der centralen Fasermasse nur an den Stellen, wo ein Austausch der Faserelemente stattfindet, in Verbindung steht<sup>1</sup>. Der Querschnitt des Fadens ist hier rund oder länglich quer<sup>1</sup>. Der Faden zeigt hier dasselbe Verhalten, wie im Infraoesophageum; er enthält außer dem schon dort beobachteten Maschensystem von Fasern eine spärliche Anzahl Nervenzellen mit Kernen, die das eine Mal wie die der birnförmigen, das andre Mal wie die der polygonalen Ganglienzellen gebaut sind.

Die Lateralnerven treten am ventralen Umfange des Bauchmarksknotens aus demselben aus. Der vordere Nerv enthält, wie aus meiner obigen Beschreibung schon hervorgeht, Fasern aus der betreffenden Halbseite der centralen Fasermasse und aus dem intermediären Nerven. Der mittlere Nerv geht aus dem seitlichen Umfange

---

<sup>1</sup> LEYDIG (6) hat also Recht, wenn er sagt, der intermediäre Nerv wurzele in den Längscommissursträngen und zwar an denjenigen Stellen, wo letztere sich vereinigen (siehe auch folgende Seite). DORNERS Ansicht, der intermediäre Faden bestehe nur auf den interganglionären Strecken, fehle also im Ganglion, ist mithin eine irrige. Der Faden fällt im Ganglion deswegen weniger ins Auge, weil er nicht mehr wie auf den interganglionären Strecken eine so dichte Masse von Fasern enthält.

des Fadens hervor; die Fasern stammen aber zum größten Teil aus der centralen Fasermasse, wie schon oben ausgeführt wurde. Der mittlere Nerv wurzelt also im vorderen und hinteren Teil des Ganglions zugleich.

Der hintere Nerv entspricht, wie gleichfalls schon hervorgehoben wurde, dem vorderen.

Die Lateralnerven gehen jedesmal vom Bauchmarkknoten aus ventralwärts, durchbrechen die Körperlängsmuskulatur<sup>1</sup> und verästeln sich zwischen dieser und der Ringmuskelschicht des Körpers.

Der vordere Lateralnerv verläuft schräg nach vorn zur Grenze des Segments gegen das vorhergehende. Der mittlere Nerv gabelt sich sehr bald und versorgt den großen Ringel. Der hintere Nerv nimmt seinen Weg zum kleinen Ringel hin.

Alle drei Nerven besitzen außer Fasern auch eingelagerte Zellen. Vornehmlich ist dies der Fall bei den mittleren Nerven; bei diesem zähle ich jederseits etwa ein Dutzend Zellen mit großem Kern und einen großen Nucleolus; die Zellen sind entweder unmittelbar in den Zug des Nerven eingeschaltet oder sie sind mit dem Nerven durch dünne Äste verbunden, als vielverzweigte Zellen<sup>2</sup> zwischen den Muskelzellen des Nebensystems<sup>3</sup> oder an der Ringmuskelschicht gelegen. Der hintere Nerv besitzt zwei eingelagerte Zellen auf der Höhe der Laterallinie, der eine ist nach Art des eben besprochenen gebaut, der andre enthält wie ein Kern der birnförmigen Ganglienzellen viele Kernbrocken.

Der vordere Nerv verhält sich im wesentlichen wie der hintere.

Ich halte die innerhalb der Lateralnerven vorkommenden Zellen für Ganglienzellen. (DORNER hat an isolierten Nerven mitunter ganglionäre Anschwellungen konstatiert, die er als Verstärkungsganglien bezeichnet.)

In der geschilderten Weise sind also die Bauchmarksknoten der vorderen acht Rumpfsegmente gebaut.

Etwas anders liegen die Verhältnisse im

<sup>1</sup> Sie durchbrechen die Längsmuskelschichten zwischen den Längsmuskelzellen  $\beta$  und  $b$  hindurch (siehe diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 645 Fig. 13 und S. 655 Fig. 17 und Text S. 647 oben).

<sup>2</sup> Auf das Vorhandensein solcher »in ihrer Form an multipolare Ganglienzellen erinnernden« Zellen im »Intermuscularraum« habe ich schon früher aufmerksam gemacht. Diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 628.

<sup>3</sup> Ebenda S. 642 ff.

### Bauchmarksknoten des 9. Rumpfsegments (Analganglion).

Der Knoten weicht schon, wie die früheren Autoren betont haben, äußerlich von den übrigen ab. Er besteht beim ausgewachsenen Tier aus fünf nahe hintereinanderliegenden Ganglienballenpaaren (die jugendlichen Formen sollen deren sieben besitzen, nach DORNER), die von vorn nach hinten allmählich an Größe abnehmen.

In der sonstigen inneren Anlage weist das Saugnapfganglion keine Besonderheiten auf. Auf der Strecke dieses Ganglions besitzt die centrale Fasermasse sieben mediane Zellenpaare von der bekannten Eigenart und Lagerung.

Auf der Mitte eines jeden Ganglienballenpaares sind beide Seiten des Ganglions wieder durch Quercommissurfasern verbunden. Auf der Höhe zwischen je zwei aufeinanderfolgenden Ganglienballenpaaren gibt sich die Halbierung der centralen Fasermasse wieder, wie in den übrigen Ganglienknöten durch einen medianen Spalt kund. Es sind fünf Spalten vorhanden, wie DORNER richtig zeichnet (Taf. XXXVI, Fig. 3).

Die Zahl der Paare von Lateralnerven, die übrigens wieder vom ventralen Umfang des Ganglions ausgehen, beträgt, soweit ich sie bei den vielen hier auftretenden Muskeln (s. u.) mit Sicherheit feststellen konnte, drei.

Hinter dem Ganglion weichen die beiden Commissurstränge seitlich auseinander und endigen schließlich nach Entsendung von kleineren Nervenfaserzügen zwischen den Saugnapfmuskeln.

Ein sympathisches Nervensystem habe ich nicht entdecken können.

### Peritonealer Überzug des Bauchstranges.

Wie schon oben erwähnt wurde, ist das peritoneale Blatt, welches die Bauchganglienkeette gegen die Leibeshöhle abschließt, nur an bestimmten und regelmäßigen Punkten gekernt, nämlich auf den Bauchmarksknoten. Auf jedem Bauchmarksknoten der acht vorderen Rumpfsegmente hat das Peritoneum zwei Paar Kerne, die beide am dorsalen Umfang des Knotens gelagert sind. Das eine Paar liegt am vorderen Pol, das andre am hinteren Pol des Knotens; die beiden Zellen jedes Paares sind genau symmetrisch angebracht, wie Fig. 4 *Pt* dartut.

Auf der Höhe des Kerns ist das Peritoneum stark verdickt, so daß es hügelartig vom Bauchmarksknoten absteht (s. Fig. 4 *Pt*), um dem großen mit einem Nucleolus versehenen Kern<sup>1</sup> Aufnahme zu gewähren.

LEMOINE hat diese Kerne auch schon bemerkt und auf einer seiner Zeichnungen mit abgebildet (T. IX, Pl. XI *a*, Fig. 7 *c*) LEMOINE hält die zugehörigen Zellen fälschlich für »un système nerveux surajouté«.

Die aus Endomysium und Peritoneum (oder nur aus dem Endomysium) bestehende Hülle des Centralnervensystems umschließt nun aber nicht nur nervöse Elemente, sondern nimmt noch zwei andre für das Centralnervensystem höchst wichtige Organe auf, nämlich

- 1) ein spezielles Muskelsystem und
- 2) das ventrale Blutgefäß (oder Teile desselben).

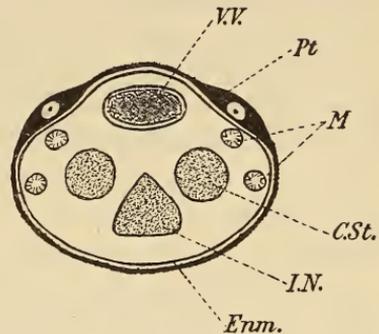


Fig. 4.

Querschnitt durch das Bauchmark, auf der Höhe des vorderen Poles des Ganglienknötens des 5. Rumpfabschnitts. *C.St.*, Commissurstrang; *Enm.*, Endomysium; *I.N.*, intermediärer Nerv; *M.*, Muskel; *Pt.*, Peritoneum (mit Kern!); *V.V.*, Vas ventrale.

### Das specielle Muskelsystem.

Das Muskelsystem ist bei *Branchiobdella* ein ausschließlich längslaufendes. Es liegt zwischen dem Häutchen *Enm* und *H.* In jedem der Rumpfabschnitte 1—8 einschließlich setzt es sich aus jederseits einer einzigen Zelle zusammen, die nach dem Doppelspindeltypus<sup>2</sup> gebaut ist. Der Kern der Zelle liegt im Bauchmarksknoten, gerade auf der Höhe, wo das vordere und hintere Ganglienballenpaar einander berühren<sup>2</sup>, und zwar in der dorsalwärts geöffneten Umschlagsfalte, welche das Häutchen beim Übergange von der centralen Faser- masse auf die Ganglienzellballen bildet. Die beiden Äste, welche die Muskelzelle von dieser Stelle aus kopf- und analwärts entsendet, sind nicht immer gleich lang, endigen auch nicht immer auf den Segmentgrenzen. Sowohl die beiden nach vorn als auch die beiden

<sup>1</sup> Das auf dem Bauchmark liegende Peritoneum sowie dessen Kerne besitzen also dieselben Kennzeichen wie die peritoneale Auskleidung der Leibeshöhle, vgl. diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 678—679.

<sup>2</sup> LEMOINE gibt auf einer Totalrückensicht eines Bauchmarksknotens die beiden Muskelkerne sowie die beiden Paare Peritonealkerne an (T. IX, Pl. XI *a* fig. 7 *c*). Er meint, diese Kerne gehörten zu einem »système (nerveux) surajouté«

nach hinten gerichteten Äste divergieren von dem Punkte aus, wo der Kern gelegen ist, in einem spitzen Winkel. Daher liegen die beiden gleich gerichteten Äste auf allen Querschnitten durch den Bauchmarksknoten (Fig. 3*M*) noch nahe beieinander, immer noch in der genannten Falte. Auf Querschnitten durch die Längscommissur des Bauchmarks (Fig. 2 und 4*M*) indessen sind die beiden Äste durch einen beträchtlichen Zwischenraum voneinander getrennt. Sie liegen am seitlichen Umfange der betreffenden Seite, derart, daß die Verteilung der muskulösen Elemente am Umfange der Commissur eine gleichmäßige zu nennen ist. Es setzen sich an die Enden die der Muskelzelle des benachbarten Segments an. Die eine Verbindung eingehenden Enden liegen längs aneinander; die Verknüpfung geschieht also in derselben Weise, wie bei den Muskelzellenden der Körpermuskelschicht<sup>1</sup>. Die Enden zeigen übrigens manchmal noch eine feine Endgabelung.

Was nun den Bau der Muskelzelle anlangt, so entspricht er dem einer typischen Doppelspindelzelle<sup>2</sup>. Die beiden Schalen klaffen, gemäß dem für Muskelzellen früher<sup>3</sup> festgestellten Prinzip nach der Dorsalseite hin und lassen nach dieser Richtung hin das Plasma austreten.

Die Muskelzelle am Bauchmarksknoten des ersten Körpersegments weicht von dem geschilderten nur insofern ab, als der Kern der Zelle am vorderen Pol des Knotens gelegen ist. Die nach vorn gerichteten Fortsätze der Zelle reichen bis weit ins hintere Postbuccalsegment hinein; die Fortsätze enden auf dem Ganglion infraoesophageum und zwar auf der Höhe des letzten Paares von Anhängen. Die Muskelenden liegen hier an der Dorsalseite des Organs (Fig. 1*M*) in analoger Weise wie an den Knoten der Rumpfsegmente.

Eine selbständige (d. h. mit Kern versehene) Muskelzelle fehlt in dem dem Kopfe angehörenden Teile des Centralnervensystems. Dagegen tritt hier ein accessorisches Muskelsystem auf, welches von jederseits einer Muskelzelle des Hautmuskelschlauchs gebildet wird, einer Muskelzelle, die, wie schon an andern Orte erwähnt und durch eine Zeichnung<sup>4</sup> verdeutlicht wurde, sich aus der inneren Längsmuskelschicht des vorderen Postbuccalsegments heraushebt und deren nach hinten gerichtetes Ende mit dem Centralnervensystem

<sup>1</sup> Vgl. diese Zeitschrift. LXXV. Bd. S. 611.

<sup>2</sup> Ebenda S. 607.

<sup>3</sup> Ebenda S. 701.

<sup>4</sup> Ebenda S. 659 und S. 658, Fig. 19\*.

innig verbunden ist, indem es an demselben entlang läuft. Das Muskelzellige liegt gleichfalls zwischen den Hüllen *Enm* und *H*. Während aber die beiden Fortsätze (Fig. 5 *M*) der aus dem ersten Körpersegmente in den Kopf hineinreichenden Muskelzelle (*M*) in der gewöhnlichen Weise am seitlichen Umfange der Längskommissur gelagert sind, liegt der Fortsatz der das accessorische System bildenden Muskelzelle (Fig. 5 *AM*) am ventralen Umfange der Commissur. Das Ende dieser accessorischen Zelle reicht nach hinten bis auf die Grenze des hinteren Postbuccalsegments gegen das erste Körpersegment.

Am Ganglion supraoesophageum fehlt eine spezielle Muskulatur durchaus<sup>1</sup>.

Die Muskelzelle, die am Bauchmarksknoten des achten Rumpfssegments gekernt ist, reicht nach hinten hin bis vor den Bauchmarksknoten des Analsegments.

Das vordere und das hintere Körperende des Tieres entsprechen sich hinsichtlich der Muskulatur des Centralnervensystems, denn die dem neunten (letzten) Rumpfssegment angehörige Strecke des Systems führt keine eignen, selbständigen Muskelzellen. Die muskulösen Elemente, die hier im Bauchmark auftreten, sind gleichfalls nur accessorisch: es sind dies nämlich einzelne Enden, die von Dorsöventralmuskeln des Segments sich abspalten. Diese Enden liegen wieder zwischen den beiden Hüllen *Enm* und *H*. Sie treten von hinten und seitwärts her an der Ventralseite in den Knoten ein, verlaufen zunächst eine Strecke weit an der Ventralseite der centralen Fasermasse, um dann weiter nach vorn zu am seitlichen Umfange derselben innerhalb der ventralen Falte des Häutchens *H* mehr oder weniger weit dorsalwärts emporzusteigen.

Der Verlauf der Enden ist also von hinten nach vorn. Solcher

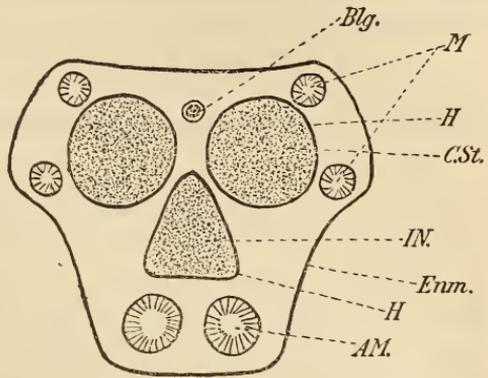


Fig. 5.

Querschnitt durch die interganglionäre Strecke des Bauchmarks unmittelbar hinter dem Ganglion infraoesophageum. *AM*, accessor. Muskel; *Blg.*, Blutgefäß; *C.St.*, Commissurstrang; *Enm.*, Endomysium; *H*, inneres Häutchen; *IN*, intermediärer Nerv; *M*, Muskel.

<sup>1</sup> LEYDIG (6) hat bei *Lumbricus agricola* ebenfalls das Fehlen von Muskeln am Oberschlundganglion konstatiert.

Muskelenden treten in die Bauchmarkstrecke dieses Segments im ganzen sechs Paare ein.

Die beiden am weitesten nach vorn liegenden Paare der eintretenden Muskelenden haben insofern ein Gemeinsames, als sie sich, sobald sie am seitlichen Umfange der centralen Fasermasse angelangt sind, in zwei Fortsätze teilen, die ein wenig auseinander weichen.

Die Enden der folgenden vier Paare sind ungeteilt. Jedes der beiden das letzte Muskelpaar bildenden Enden begleitet je einen der kurz vor dem Saugnapfe aus der Auflösung des Bauchstrangs hervorgehenden Gabelenden.

An den Lateralnerven tritt nirgends eine Muskulatur auf.

### Beziehung des ventralen Blutgefäßstammes zum Centralnervensystem.

Bei allen früheren Autoren findet sich nur die Angabe, das Vas ventrale sei mit dem Bauchmark verbunden. Diese Angabe ist ungenau. Ich werde im folgenden die tatsächlichen Verhältnisse klarlegen.

Während seines Verlaufes in den Rumpsegmenten 1—3 einschließlich nimmt das Vas ventrale zum Bauchmark eine freie Lagerung ein. Das Gefäß liegt dorsal frei über diesem; es besitzt die beiden Überzüge *Enm* und *Pt*. Nur hin und wieder ist es durch Überbleibsel des Längsmesenteriums mit dem Bauchmark verbunden<sup>1</sup>. Im fünften Rumpsegment gibt das Gefäß seine freie Lagerung auf; es tritt mit dem Bauchmark in innige Verbindung, indem es jetzt sozusagen unter dessen äußere (aus *Enm* und *Pt* bestehende) Umhüllung schlüpft, so daß vom vierten Segment ab bis ins achte hinein Bauchmark und Vas ventrale in einer gemeinsamen Scheide fest vereinigt sind.

Dieser Zustand ist in Fig. 4 dargestellt. Das Vas ventrale liegt auch in diesem Falle noch dorsal am Bauchmark und zwar symmetrisch über den beiden Längscommissursträngen. Das Vas ventrale ist dann noch durch eine besondere Hülle (dem Blatte *H* gleichwer-

<sup>1</sup> Auf diese Tatsache habe ich bereits früher (diese Zeitschrift, LXXV. Bd. S. 678) hingewiesen bei einer Gelegenheit, wo ich erwähnte, daß sich durch die Leibeshöhle ein aus Endomysium und Peritoneum bestehendes dorsoventral gestelltes Längsmesenterium zöge, welches zwischen seine bilateralen Teile das Vas dorsale, den Darm, das Vas ventrale und das Bauchmark nähme; ferner, daß dies Längsmesenterium zum größten Teil unterbrochen sei, so zwar, daß jedes der genannten Organe gegen den Leibeshöhlenraum durch eine eigne Hülle, aus Endomysium und Peritoneum zusammengesetzt, isoliert sei, eine Hülle, die nur die Fortsetzung der den Leibeshöhlenraum auskleidenden sei (vgl. folgende Seite dieser Arbeit).

tig) von den übrigen Teilen des Bauchmarks geschieden (siehe Fig. 4). An einigen Stellen auf dem Wege vom vierten bis achten Rumpsegment tritt das Gefäß wohl mal aus dem Verbande mit dem Bauchmark heraus, um auf kurze Strecken frei über dem letzteren zu verlaufen, wie in den vorderen Rumpsegmenten.

Am äußeren Umfange des Vas ventrale sieht man hin und wieder äußerst feine Gebilde; es sind dies vielleicht Muskeln für das Vas ventrale.

Auf denjenigen Strecken, wo der ventrale Blutgefäßstamm frei über dem Bauchmark liegt, findet sich innerhalb des letzteren, wiederum dorsal, zwischen den Längscommissuren, ein kleines Gefäß, bald mehr, bald weniger deutlich (Fig. 1, 2, 3, 5).

Über die Lagebeziehung des Nervenschlundrings zum umliegenden Körpergewebe habe ich mich bereits ausgesprochen.

Ich will hier noch auf

**Die Lagerung des Bauchmarks in den Segmenthöhlen**  
eingehen.

Das Bauchmark durchzieht den ventralen Teil der Leibeshöhle in unmittelbarer Nähe der ventralen Körperlängsmuskulatur.

Die Längscommissur des Bauchmarks ist stets, abgesehen vom Mesenterium, frei durch den Segmentraum ausgespannt und wird auf diese Weise allseitig von der Leibeshöhlenflüssigkeit umspült. Anders steht es mit dem Bauchmarksknoten. Dieser ist mittels der Lateralnerven an der Körperlängsmuskulatur verankert, derart, daß der Knoten mit seiner ventralen Fläche auf der medianneuralen Muskelgruppe<sup>1</sup> ruht. In der Lagebeziehung zu dieser Muskelgruppe zeigen die einzelnen Partien des Knotens einige Verschiedenheiten. Auf der Höhe der Lateralnerven liegt der Knoten nämlich der genannten Muskelgruppe fest auf; der aus dem Endömysium und dem Peritoneum bestehende Überzug, der die innere Oberfläche des Längsmuskelzylinders gegen den Leibeshöhlenraum abschließt, geht von der Muskulatur über die Lateralnerven und über den dorsalen Umfang des Knotens hinweg, so daß diese Partien des Knotens gewissermaßen außerhalb des Leibeshöhlenraumes zu liegen kommen. Die übrigen Partien des Knotens sind etwas von der Muskulatur abgehoben. Auf diesen Höhen ziehen sich die beiden Blätter *Emm* und *Pt* auch unterhalb des Knotens über die Körperlängsmuskulatur hinweg, umkleiden dann auch den ventralen Umfang des Knotens. Diese Partien liegen also ganz innerhalb des Leibeshöhlenraumes.

<sup>1</sup> Vgl. diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 647.

Diejenigen Dissepimente, welche vollkommene Scheidewände bilden, werden von der Commissur an Stellen durchbohrt, wo muskulöse Elemente fehlen, die Scheidewand also sehr dünn ist. Dies ist bei den Dissepimenten  $3/4$ ,  $4/5$ ,  $5/6$ ,  $6/7$ ,  $7/8$  sowie dem Dissepiment zwischen Kopfabschnitt und erstem Rumpfsegment der Fall<sup>1</sup>. Hier gehen die Hüllblätter *Em* und *Pt* des Bauchmarks auf die Dissepimentflächen über (vgl. Fußnote auf S. 688). An den Segmentgrenzen  $1/2$ ,  $2/3$ ,  $8/9$ , an welchen die Dissepimente im ventralen Bereich eine Unterbrechung<sup>1</sup> besitzen, zieht die Commissur unverändert von Segment zu Segment.

Wie ich an andern Orte schon angegeben habe, mündet auf der Mitte des fünften und sechsten Rumpfsegments median-ventral das Receptaculum seminis bzw. der Penis nach außen. Dadurch wird die median-neurale Muskelgruppe in ihre symmetrischen Hälften auseinandergeschoben und es resultiert für die Bauchmarksknoten der beiden Segmente eine seitliche Verlagerung aus der Medianebene heraus. Diese Verlagerung findet nun aber in den beiden genannten Segmenten nicht immer nach derselben Seite statt. Von den vier möglichen Fällen habe ich drei beobachtet:

Fall 1: Es ist der Ganglienknoten in Segment 5 nach links, in 6 nach links verlagert.

Fall 2: Es ist der Ganglienknoten in Segment 5 nach links, in 6 nach rechts verlagert.

Fall 3: Es ist der Ganglienknoten in Segment 5 nach rechts, in 6 nach links verlagert.

Der vierte mögliche Fall der Verlagerung des Knotens in beiden Segmenten nach rechts scheint nicht vorzukommen.

Von den drei obigen Fällen sind der erste und dritte am häufigsten zu beobachten.

Neben dieser durch die Lage von Receptaculum seminis und Penis und die Verlagerung der beiden Nervenknotten hervorgebrachten Asymmetrie besteht bekanntlich noch eine zweite, erzeugt durch Lage des vorderen Nephridienpaares. Hier kommen wiederum zwei Fälle vor: entweder liegt das linke oder das rechte Nephridium am weitesten nach vorn.

Leider habe ich bei der Untersuchung der Asymmetrie in der Lage der Geschlechtsapparate die Asymmetrie der Nephridien nicht mit berücksichtigt. Es wäre interessant zu ermitteln, ob zwischen

<sup>1</sup> Vgl. diese Zeitschrift, LXXV. Bd., S. 681—692.

den verschiedenen Fällen der Asymmetrie einerseits der Geschlechtsapparate andererseits der Nephridien nicht eine gewisse Regelmäßigkeit besteht.

### Schlußbetrachtung.

Das Centralnervensystem von *Branchiobdella parasita* weist die typischen Verhältnisse des Annelidennervensystems auf.

Wegen der Ähnlichkeit der Anlage des Centralnervensystems des Tieres mit der gewisser Chätopoden darf man wohl annehmen, daß einerseits den einzelnen homologen Teilen und Elementen auch die gleiche Bedeutung zukommt, andererseits auch das periphere Nervensystem dieselben gemeinsamen Züge aufweist.

Es sind alsdann die Ganglienzellen in den Ganglienballen des Bauchmarks von *Branchiobdella parasita* als motorische Zellen aufzufassen. Die centrale Fasermasse ist ein Gemisch von motorischen und sensiblen Fasern.

Die motorischen Fasern sind die Fortsätze der genannten Ganglienzellen. Die sensiblen Fasern sind die Fortsätze von den in der Haut gelegenen Nervenzellen, die ein peripheres Nervensystem bilden; diese Fortsätze begeben sich zu Bündeln vereinigt durch die Lateralnerven in das Centralnervensystem, gabeln sich und treten hier mit den motorischen Fasern in Kontakt (vgl. Arbeit von HAVET).

Ob diese Annahme eine richtige ist, wird durch weitere Untersuchungen festzustellen sein.

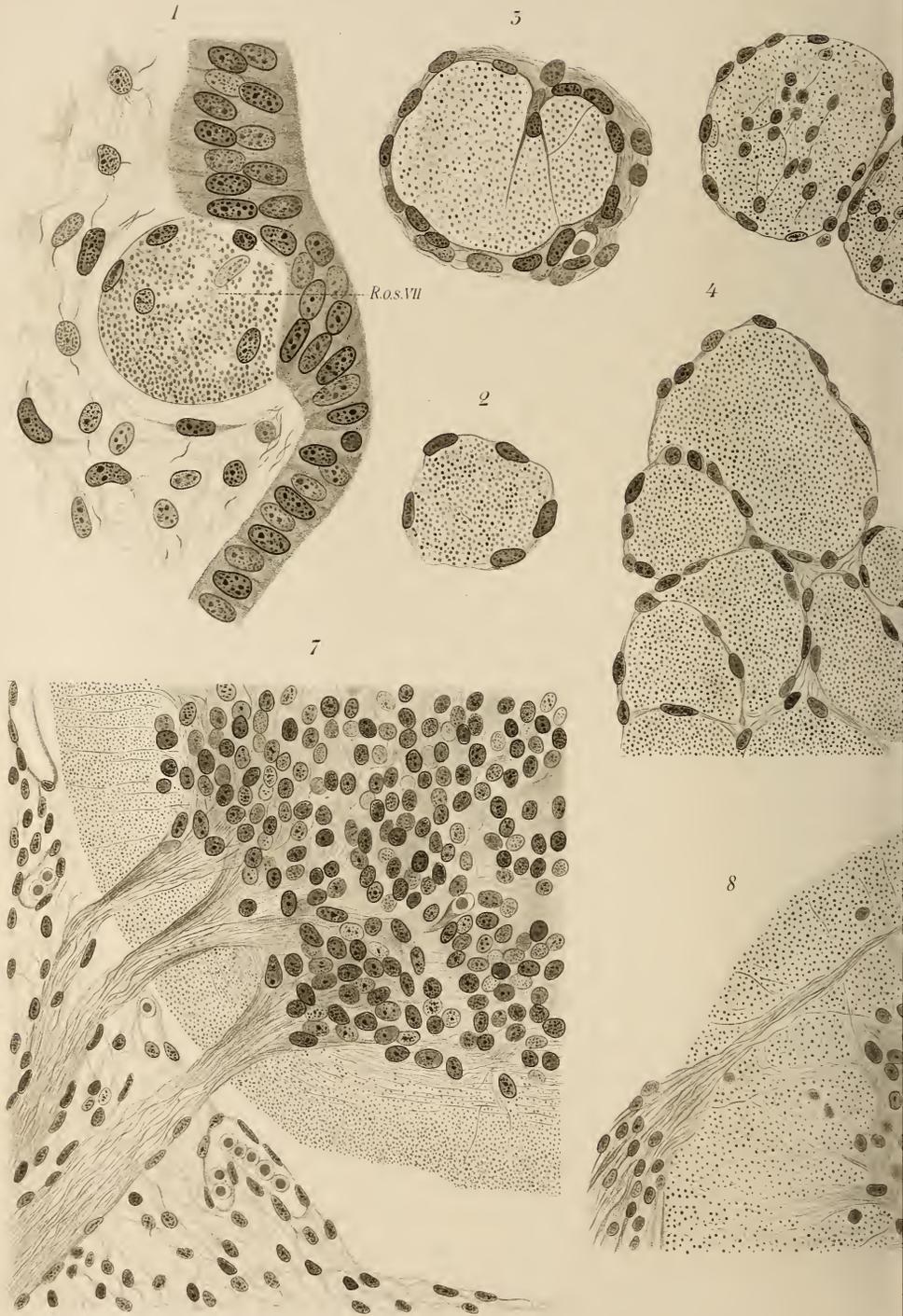
---

### Literaturverzeichnis.

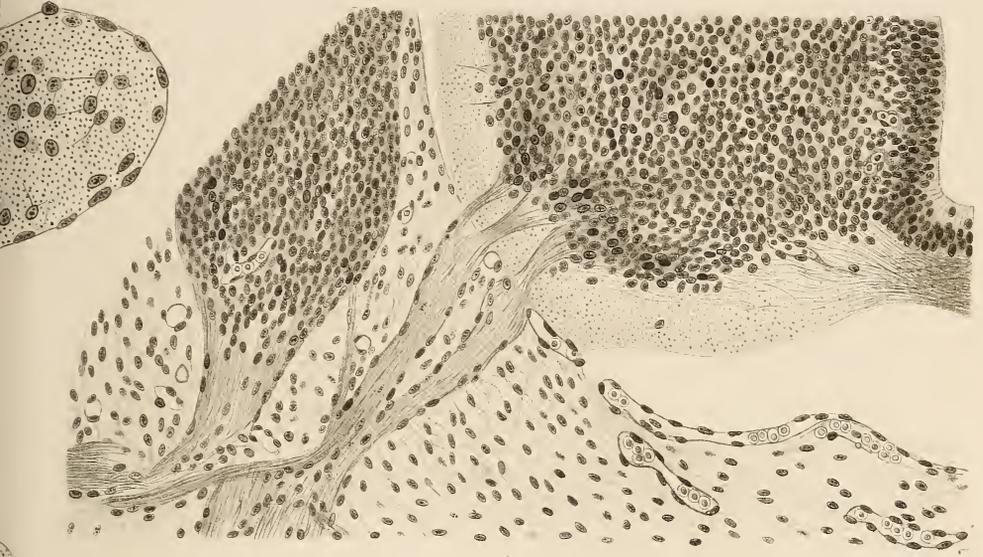
1. HERMANN DORNER, Über die Gattung *Branchiobdella* Odier. Diese Zeitschr. XV. Bd. S. 464—493.
2. J. HAVET, Structure du système nerveux des Annelides. La Cellule. Bd. I. 1900.
3. JACOB HENLE, Über die Gattung *Branchiobdella*. Arch. f. Anat. u. Physiol. u. wiss. Medizin. Jahrg. 1835. S. 574—608.
4. WILHELM KEFERSTEIN, Anatomische Bemerkungen über *Branchiobdella parasita* Odier. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1863. S. 509—520.
5. VICTOR LEMOINE, Recherches sur l'organisation des *Branchiobdelles*. Assoc. franç. p. l'avanc. d. sciences. Reims 1880. p. 745—774.
6. FRANZ LEYDIG, Über das Nervensystem der Anneliden. Arch. f. Anat. u. Physiol. 1862. S. 90—124.
7. — Vom Bau des tierischen Körpers. Tübingen 1864.
8. — Tafel zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

9. AUGUSTE ODIER, Mémoire sur le Branchiobdelle. Mém. de la Soc. d'hist. natur. de Paris. (1819.) Tome I. p. 70.
10. FRIEDO SCHMIDT, Die Muskulatur von Branchiobdella parasita. Diese Zeitschrift. 75. Bd. S. 596—705.
11. SALENSKY, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Biol. Centralbl. Bd. II. 1882—1883. S. 203—208.
12. WALTER VOIGT, Beiträge zur feineren Anatomie und Histologie von Branchiobdella varians. Arb. a. d. Zool. Inst. zu Würzburg. Bd. VII. 1888. S. 102—128.

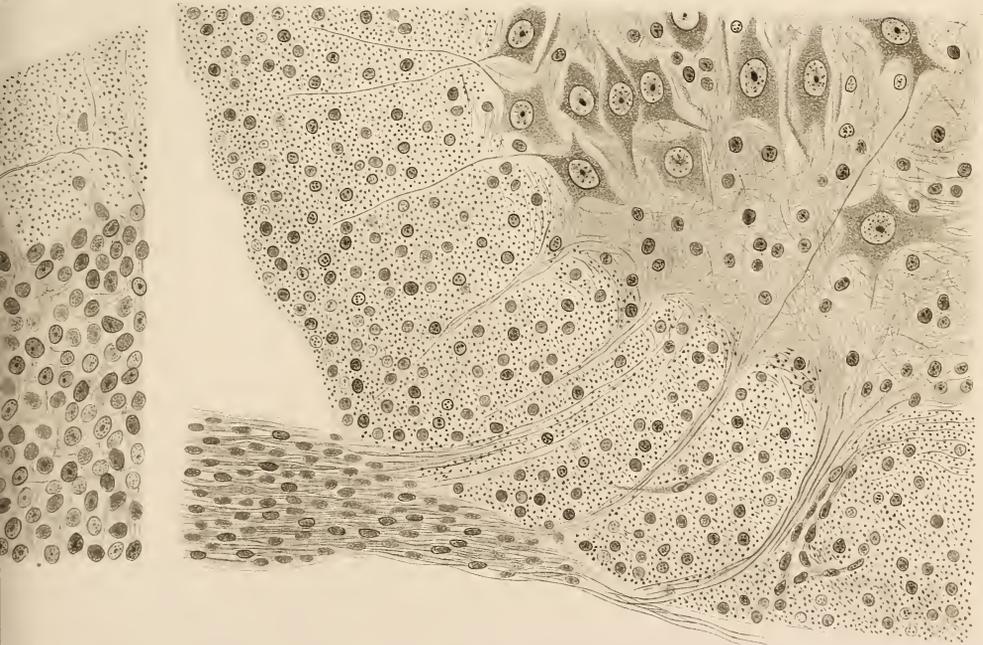




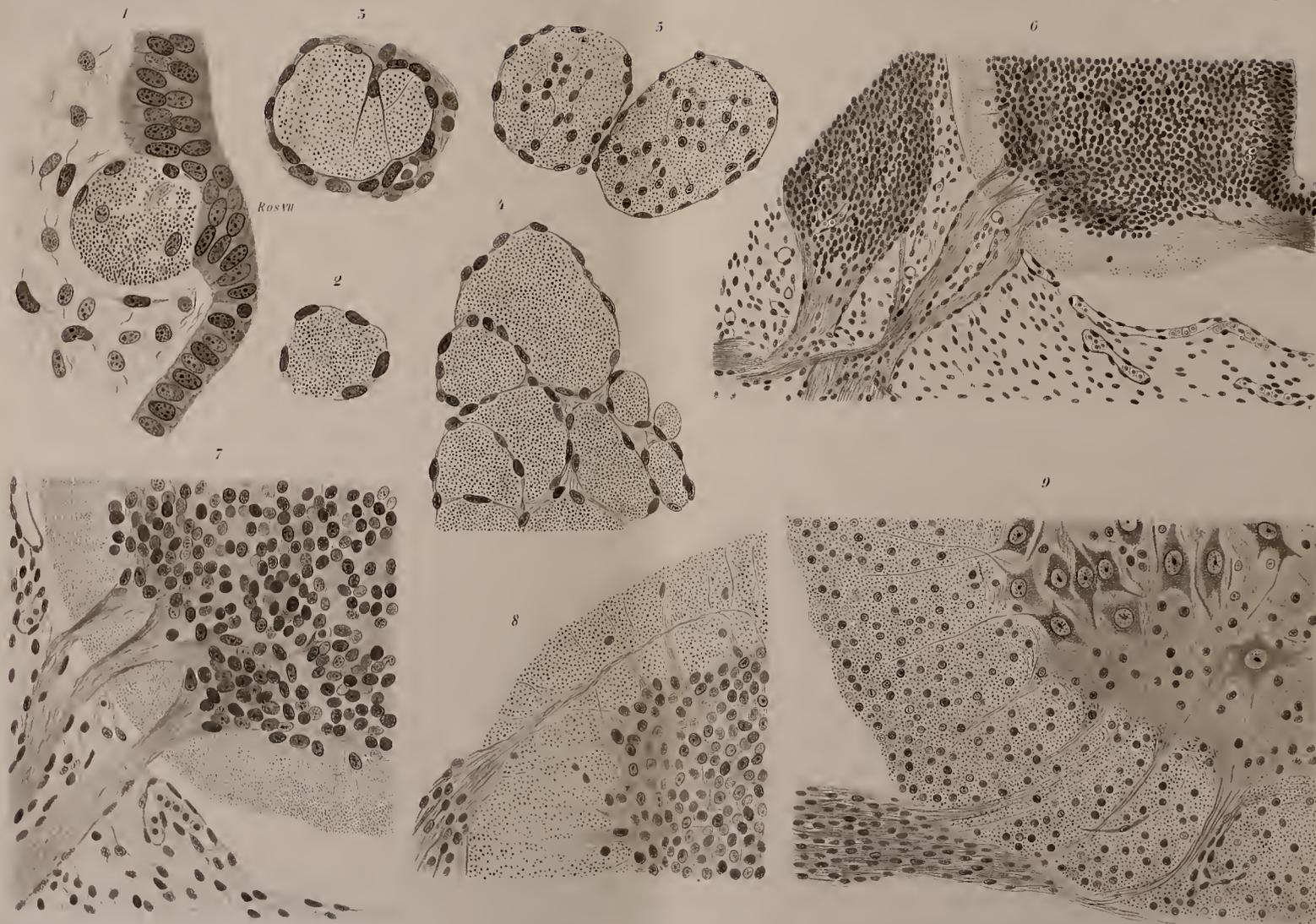
6



9







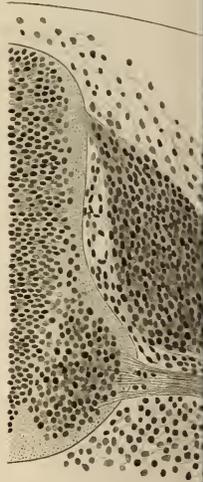
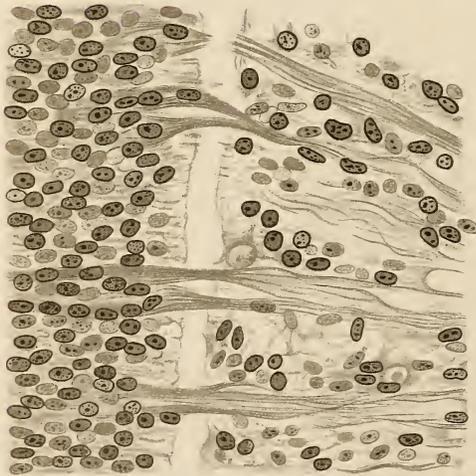




10

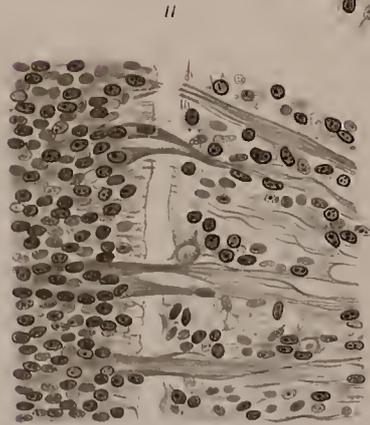


11









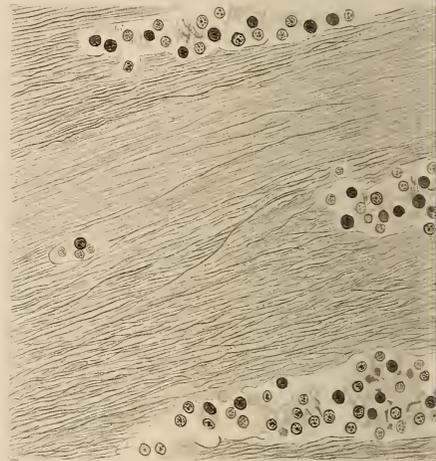




15

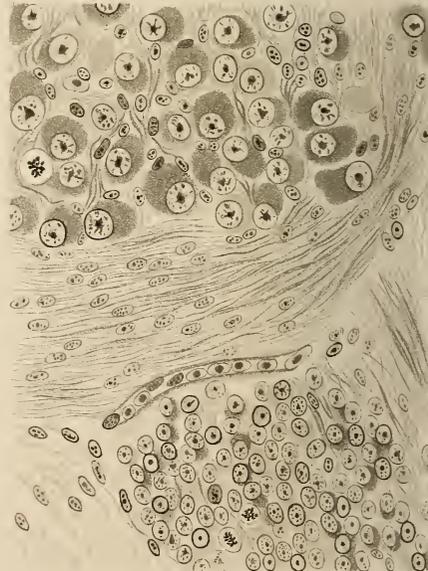
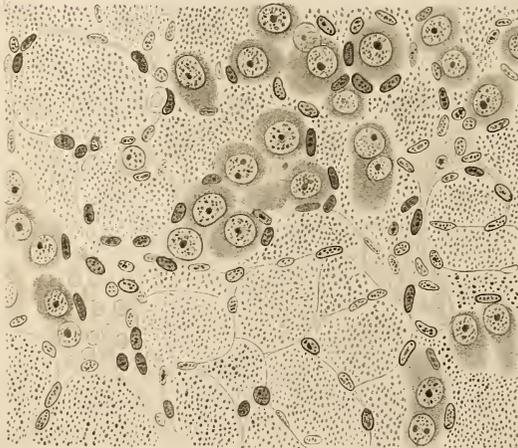


16



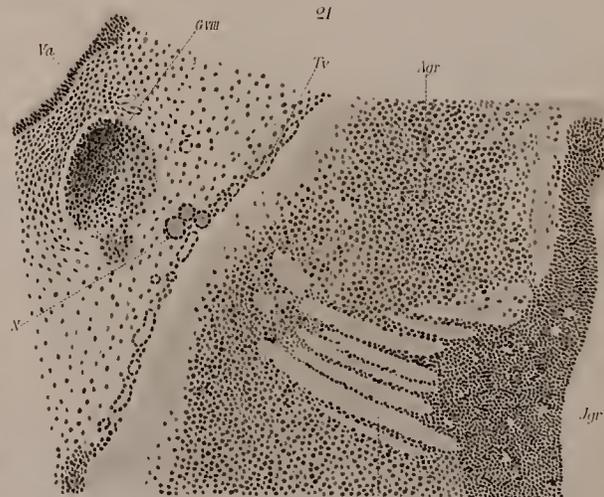
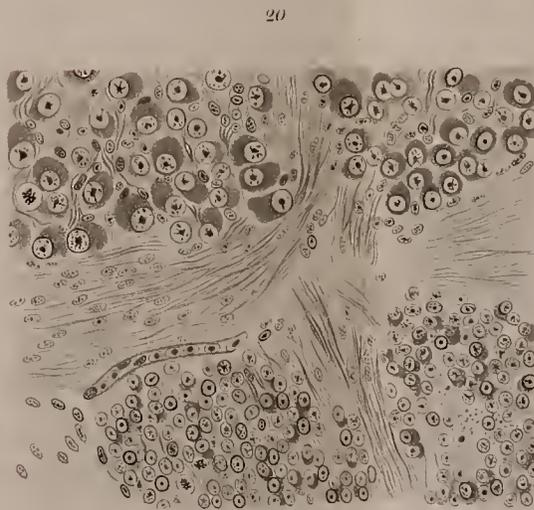
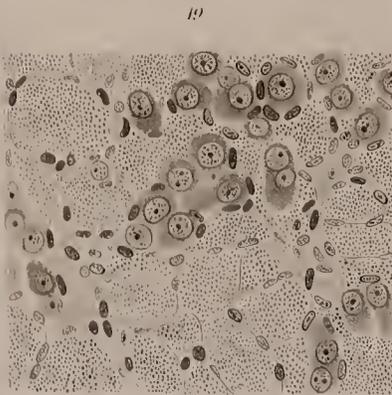
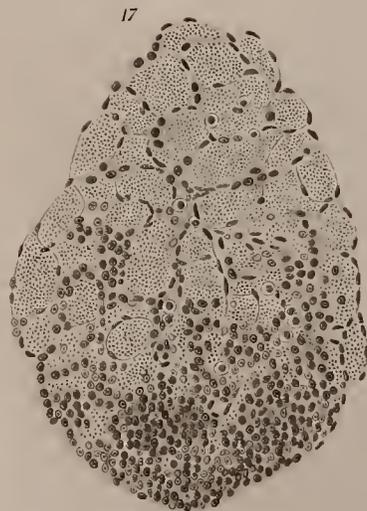
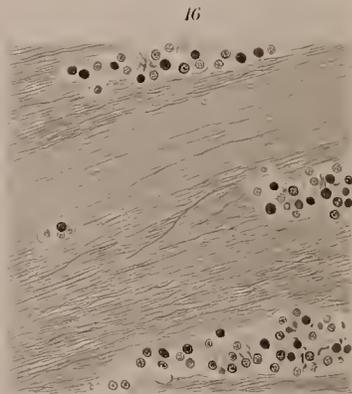
20

19

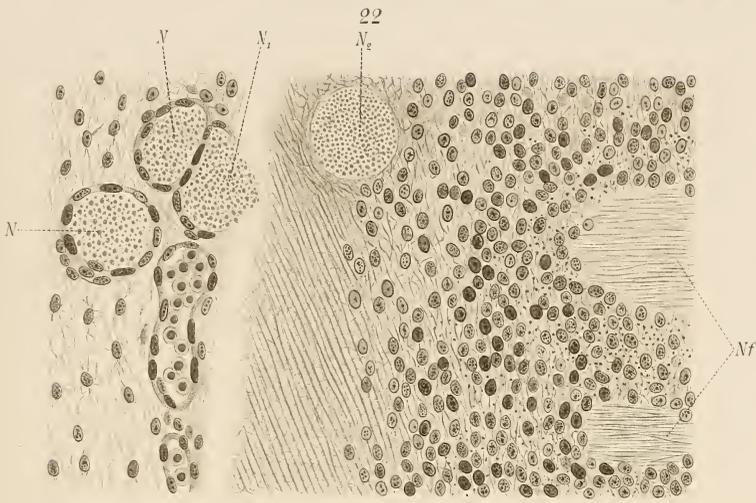




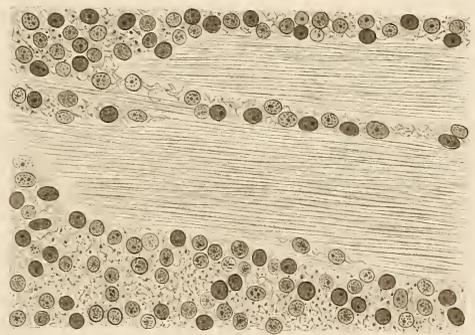








25

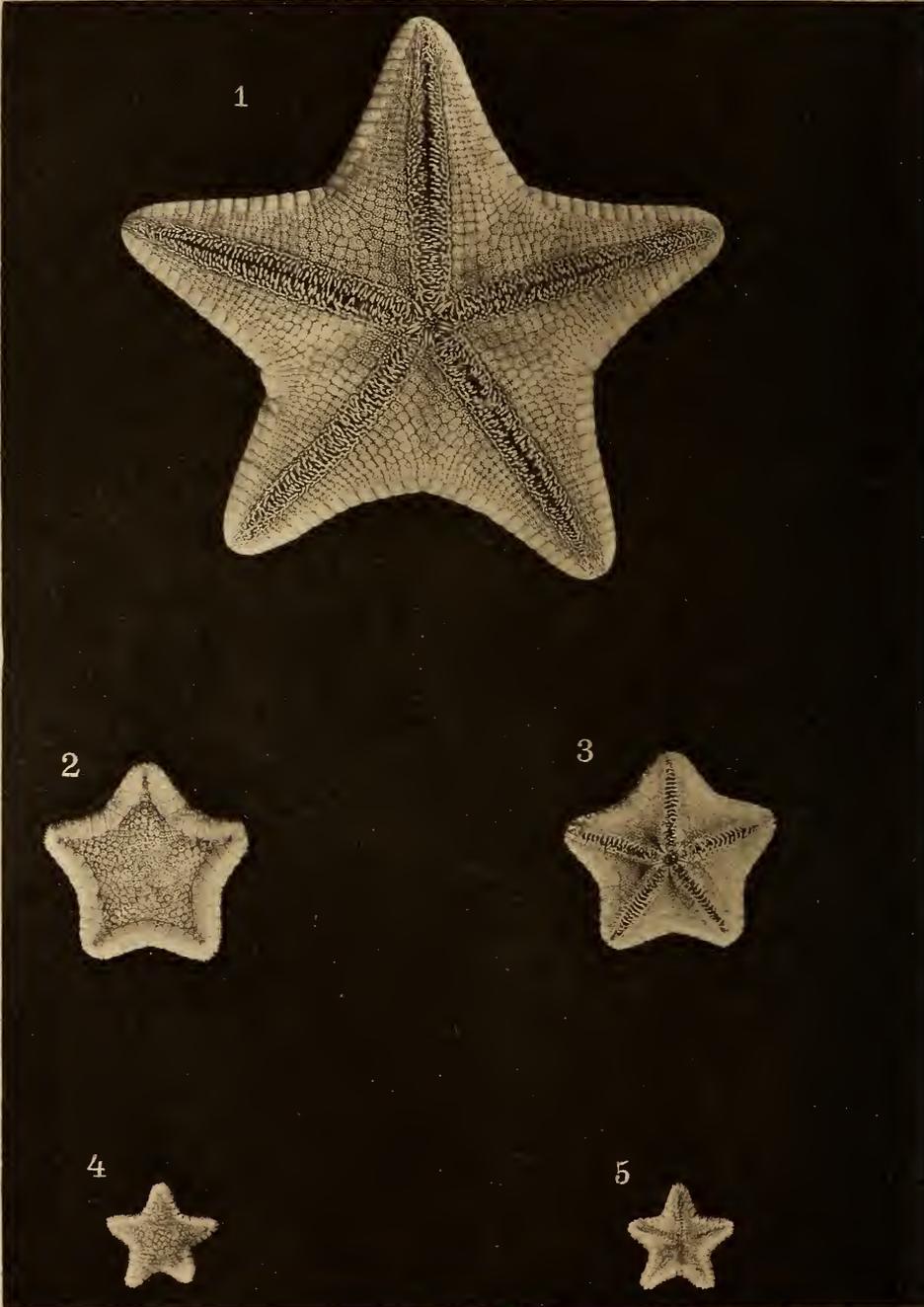


24

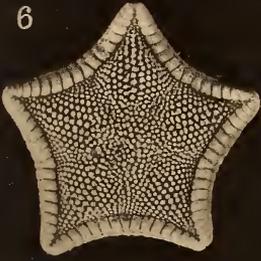




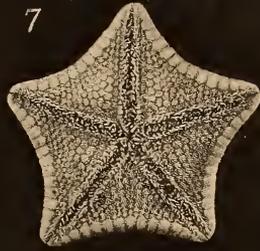




6



7



8



9



10



11



12



13

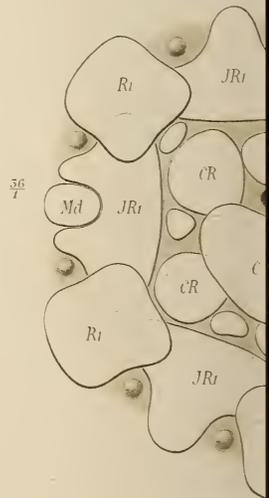
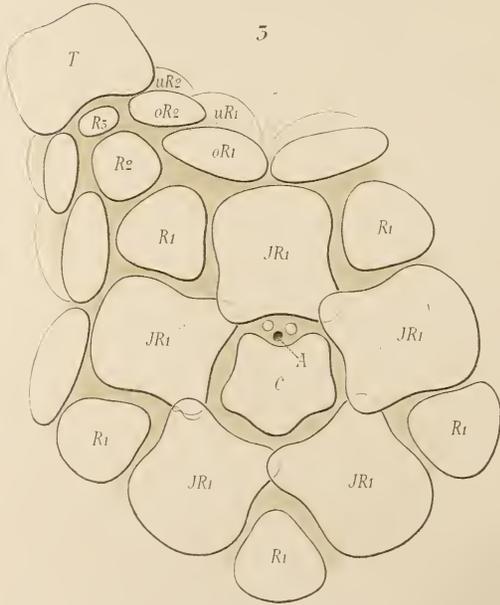
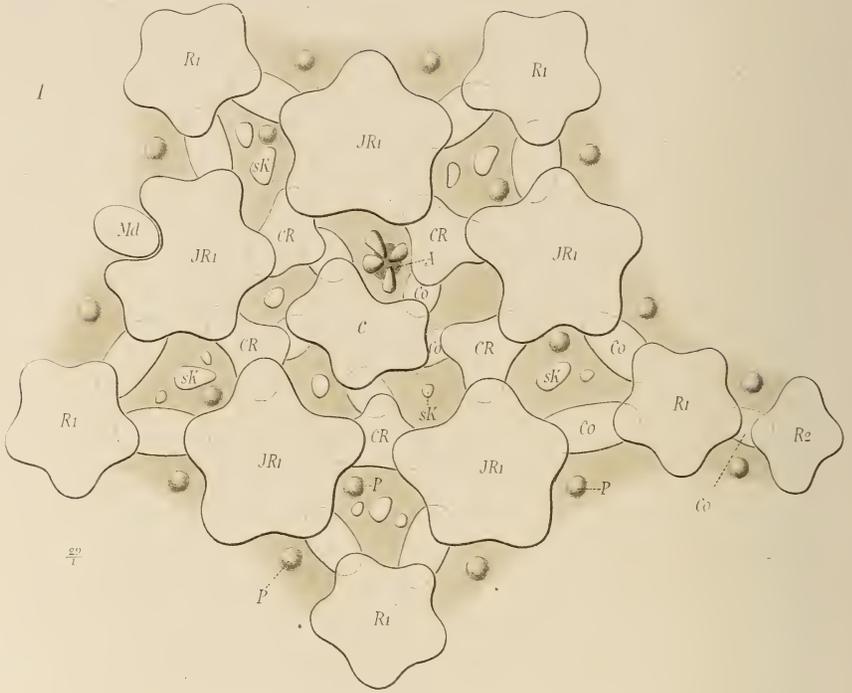












6

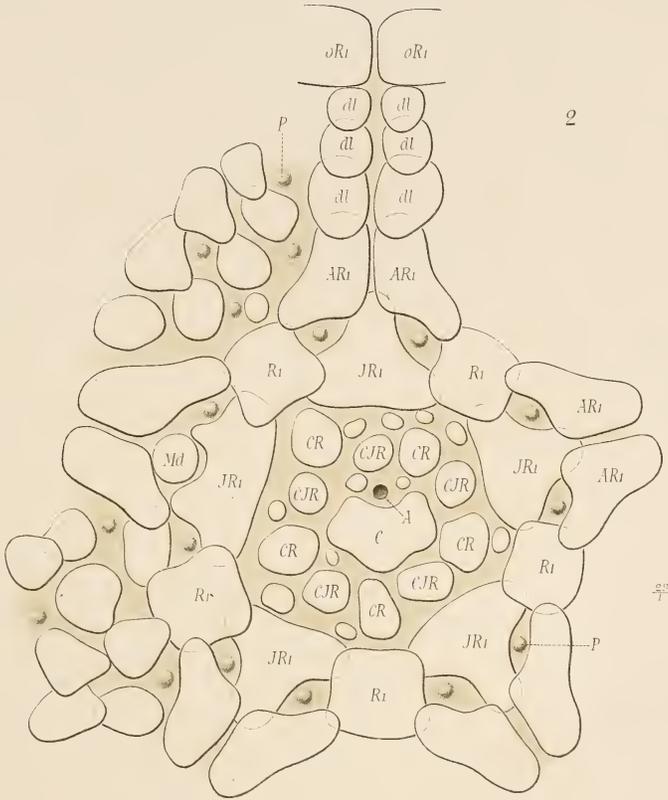
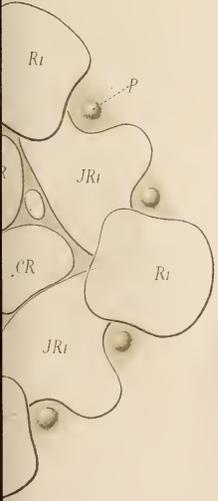


$\frac{18}{1}$

7



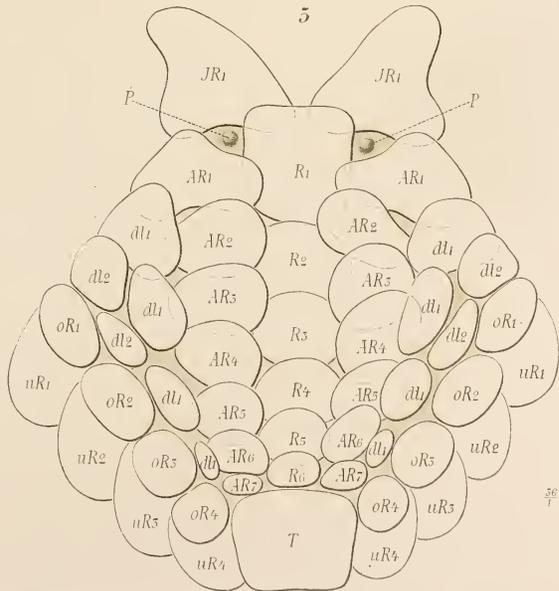
$\frac{29}{1}$



2

$\frac{50}{1}$

5



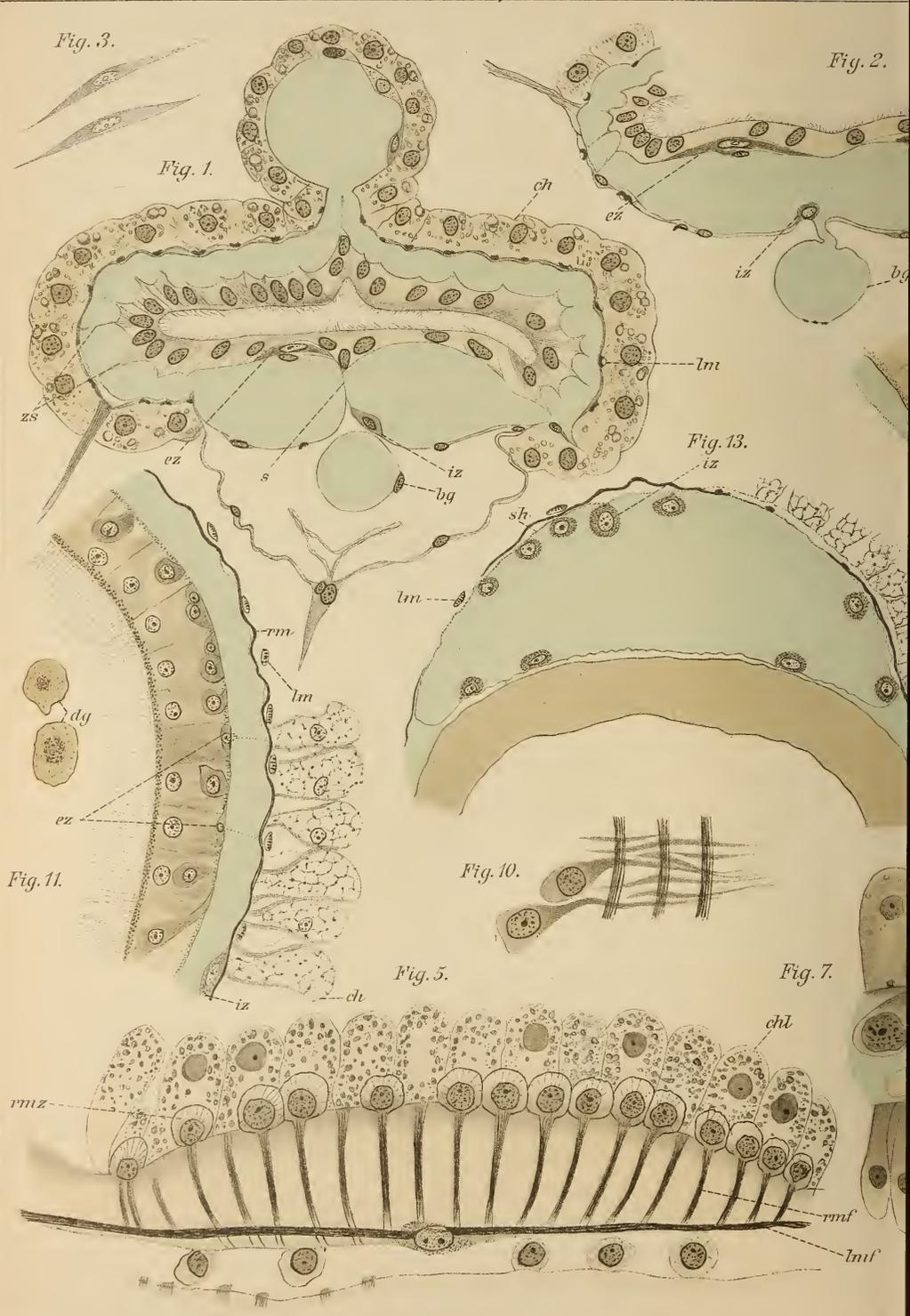
$\frac{56}{1}$











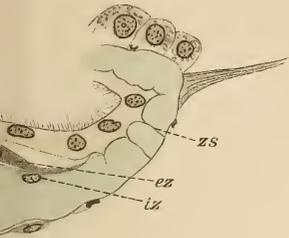


Fig. 15.

Fig. 6.

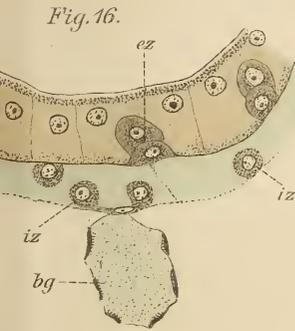
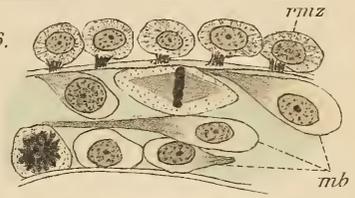


Fig. 16.

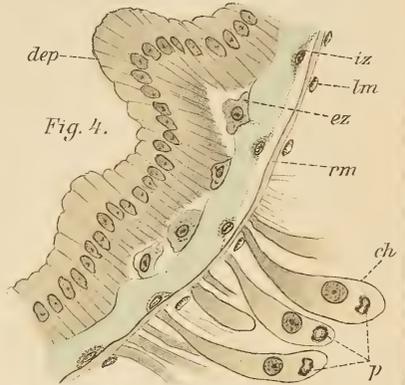
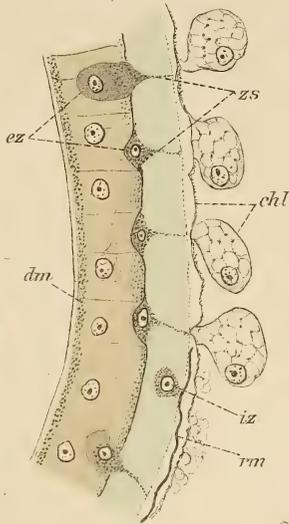


Fig. 4.

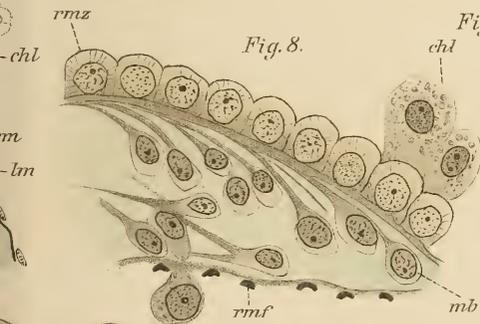


Fig. 8.

Fig. 14.

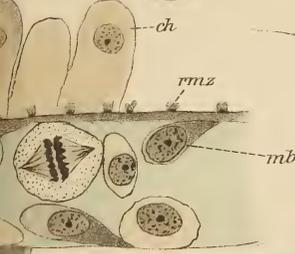
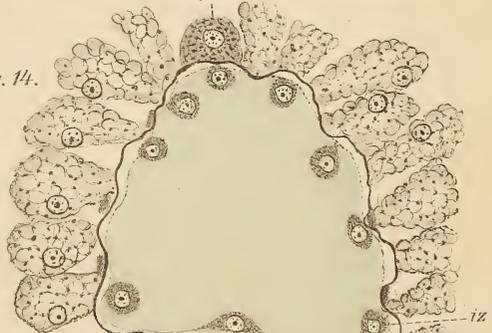


Fig. 9.

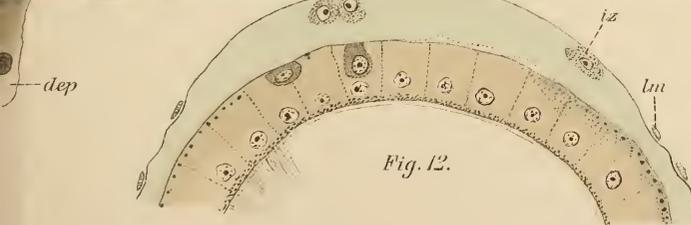
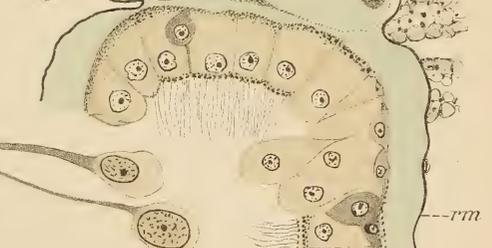


Fig. 12.









Fig. 18.

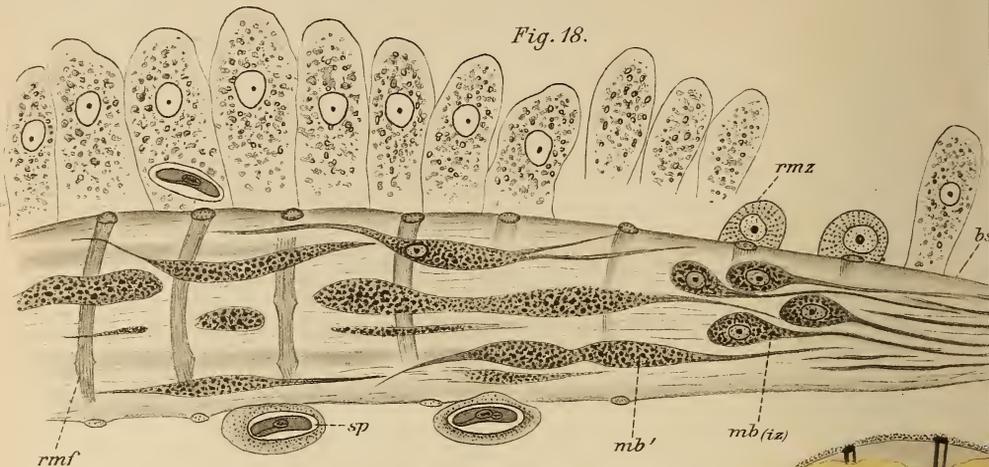


Fig. 23.

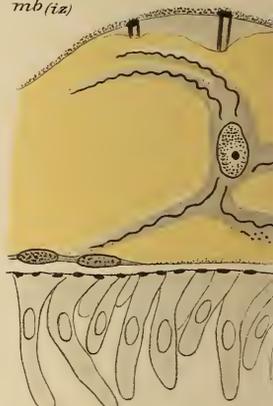
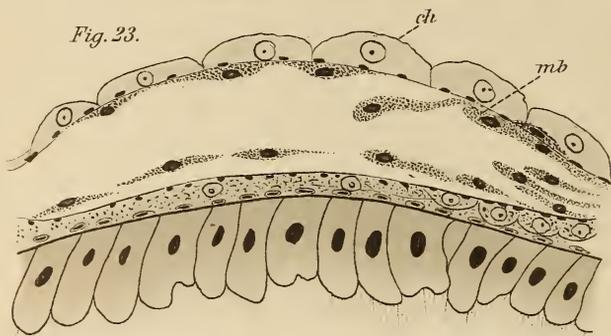


Fig. 32.

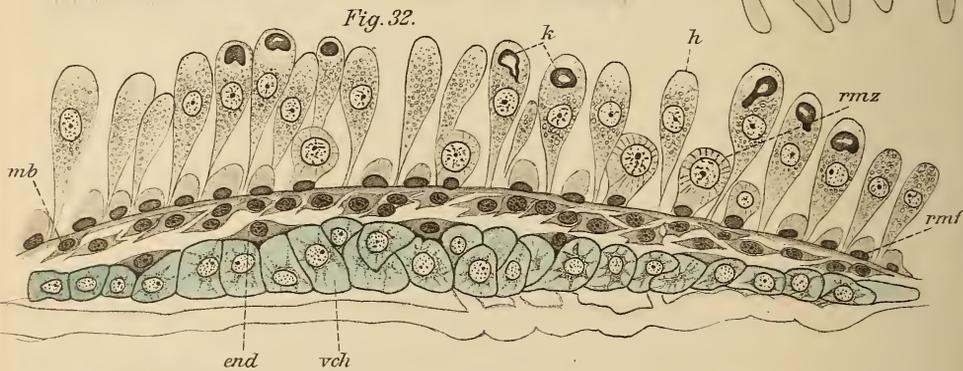


Fig. 19.

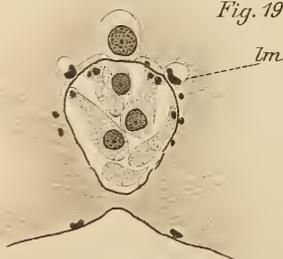


Fig. 20.

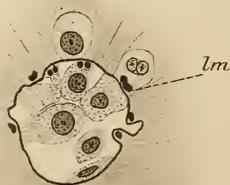


Fig. 30.

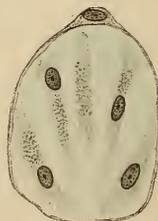


Fig. 29.



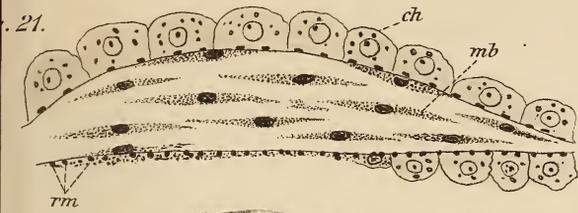


Fig. 37.

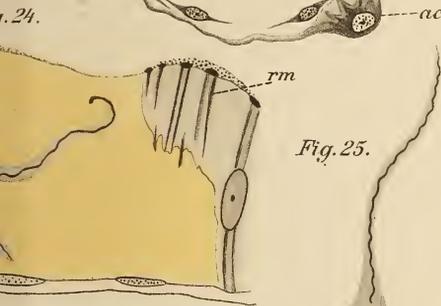
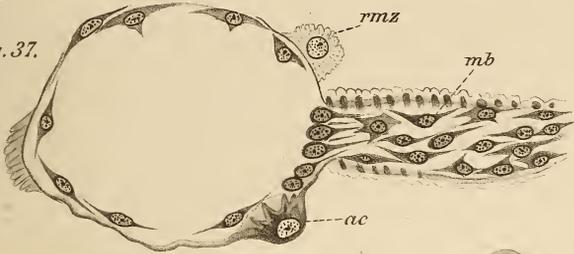


Fig. 25.

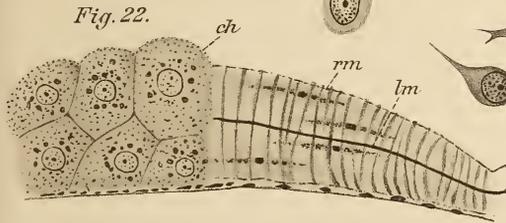


Fig. 22.

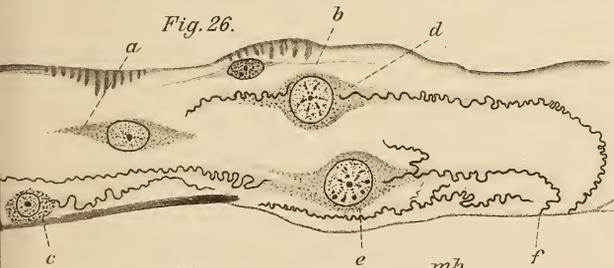


Fig. 26.



Fig. 28.

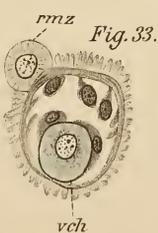


Fig. 33.

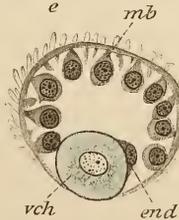


Fig. 34.

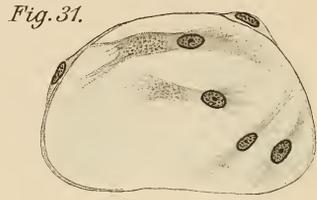


Fig. 31.

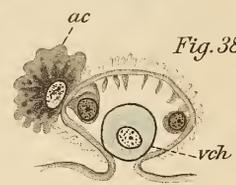


Fig. 38.

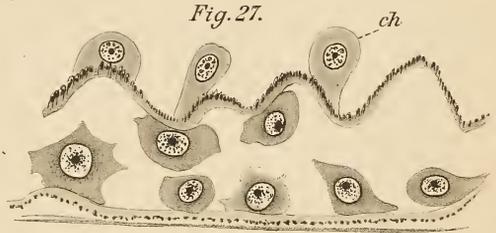


Fig. 27.

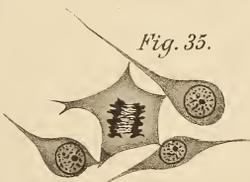


Fig. 35.

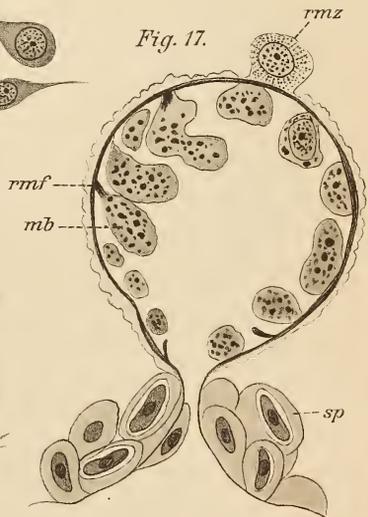


Fig. 17.

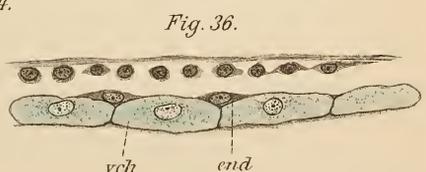


Fig. 36.









Fig. 52.

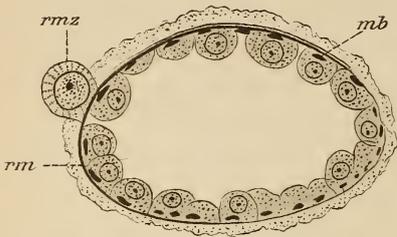


Fig. 53.

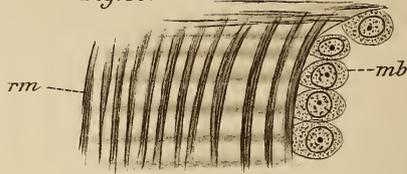


Fig. 54.

Fig. 58.

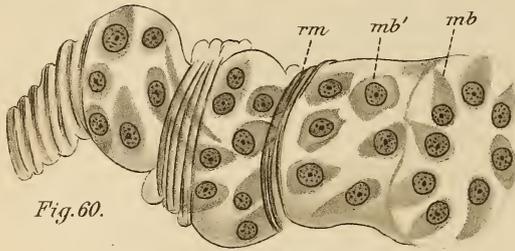
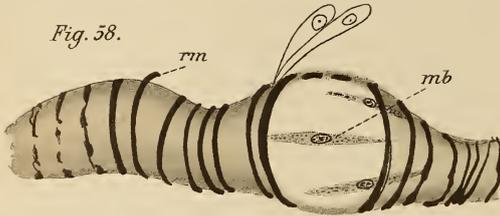


Fig. 60.

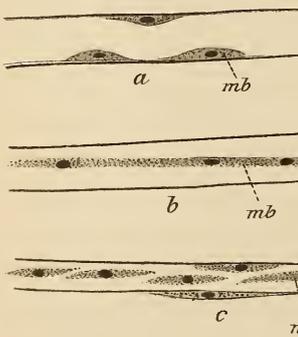


Fig. 49.

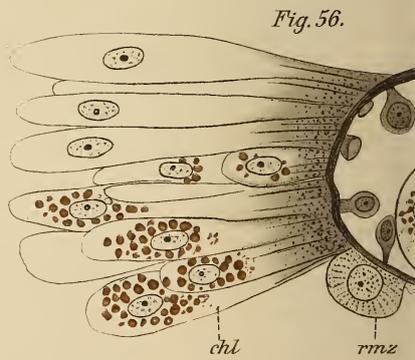


Fig. 56.

Fig. 40.

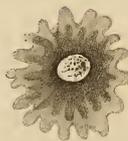
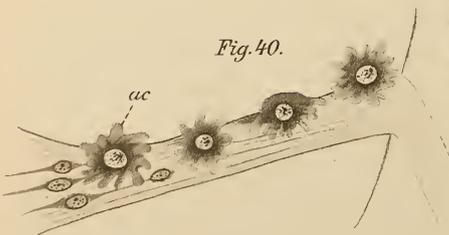


Fig. 39.

Fig. 44.

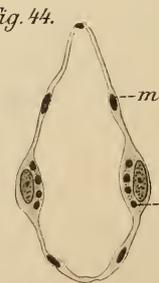
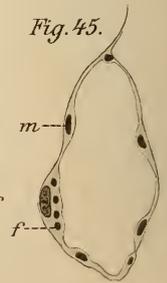


Fig. 45.



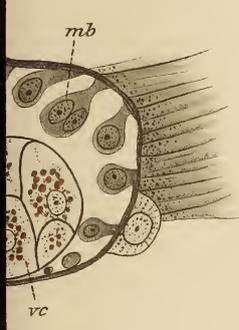
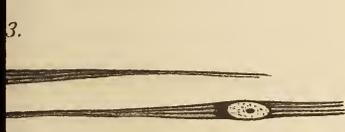
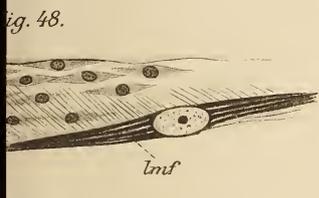
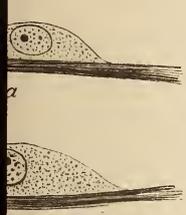


Fig. 46.



Fig. 47.

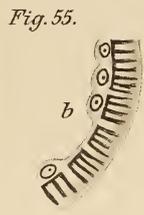


Fig. 55.

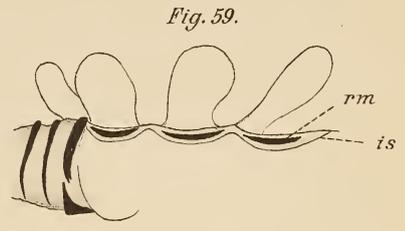


Fig. 59.

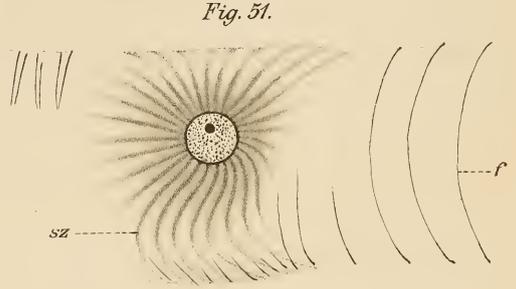


Fig. 51.

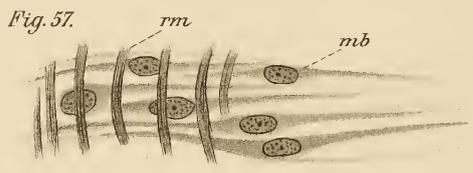


Fig. 57.

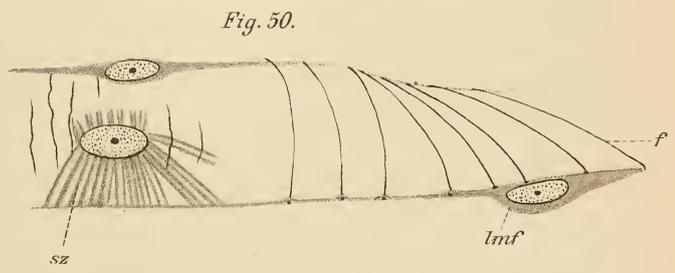


Fig. 50.

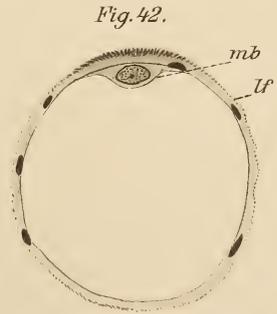


Fig. 42.

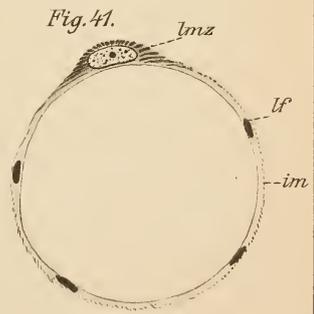


Fig. 41.



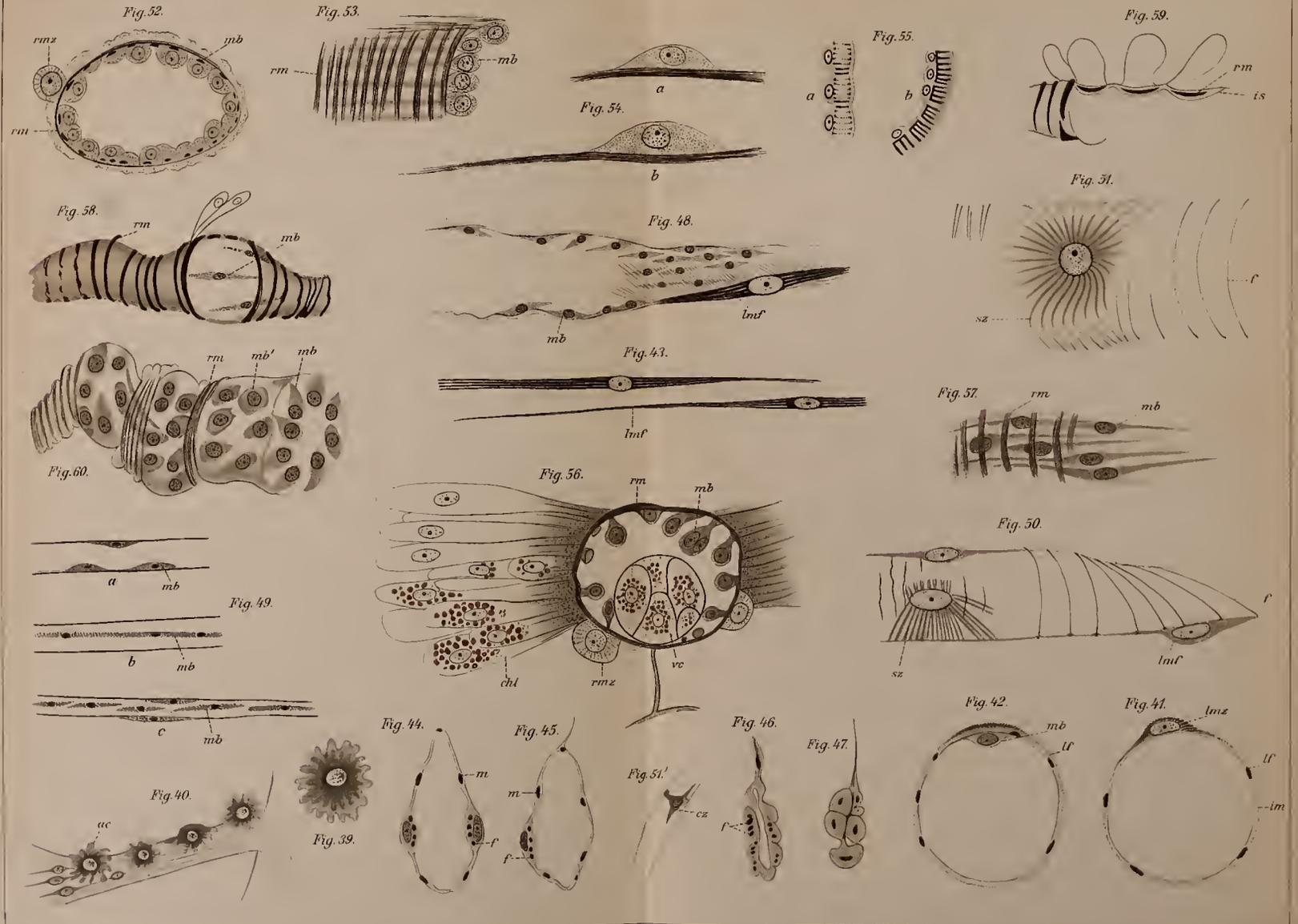






Fig. 61.

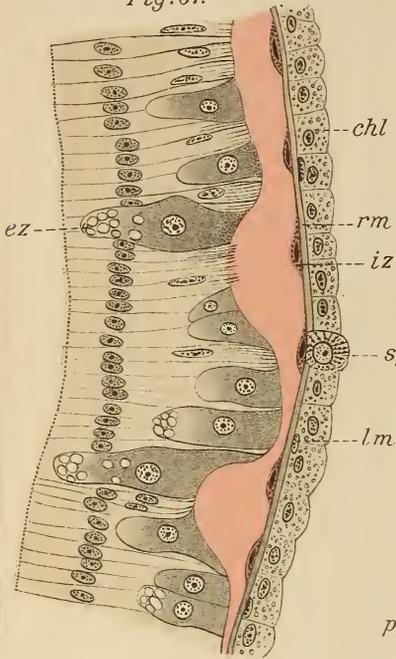


Fig. 62.

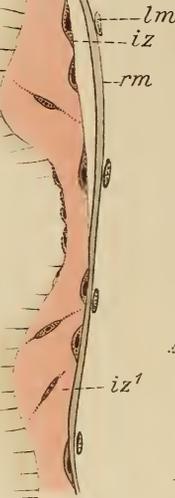


Fig. 64.

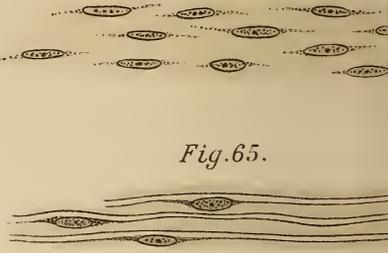


Fig. 65.



Fig. 66.

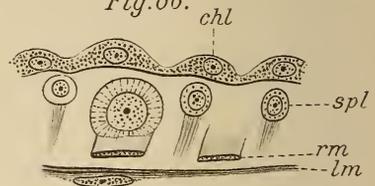


Fig. 67.

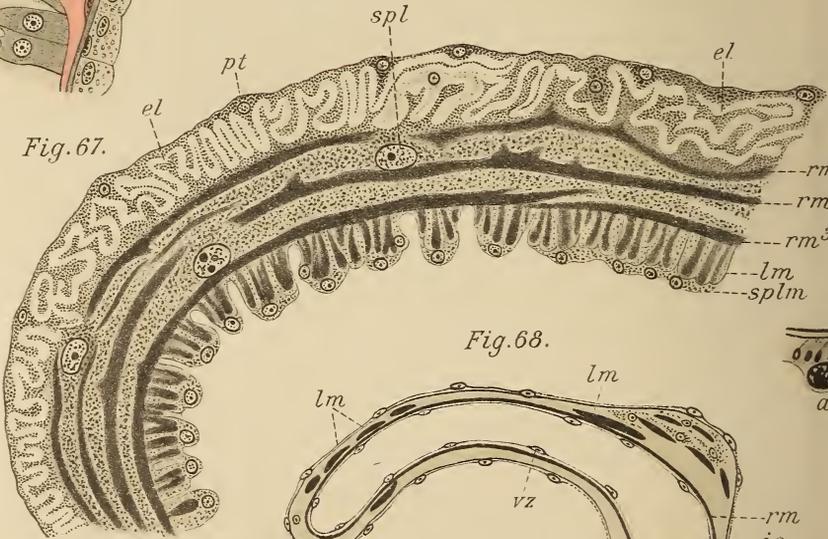


Fig. 79.

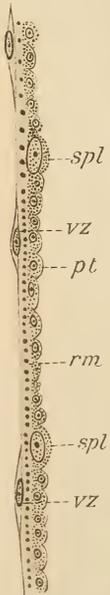


Fig. 68.

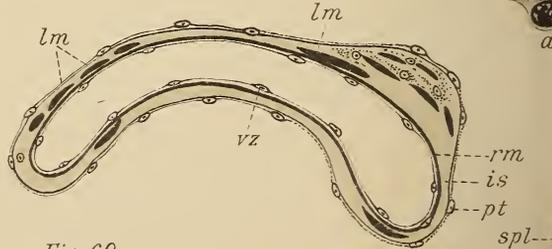


Fig. 69.

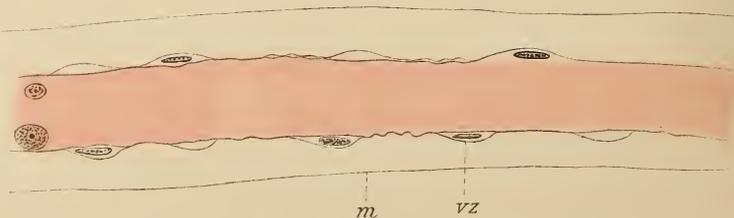
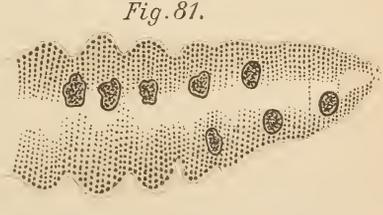
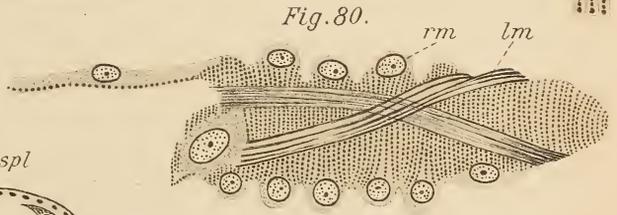
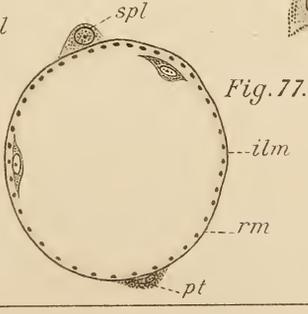
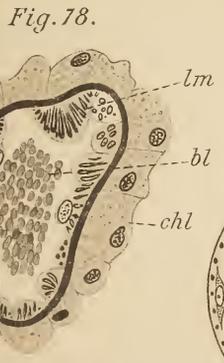
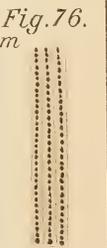
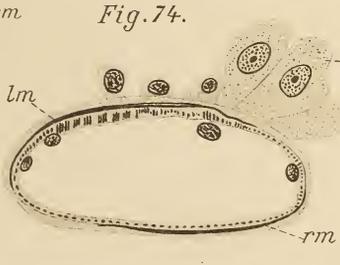
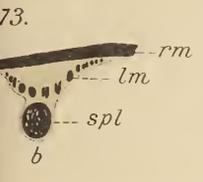
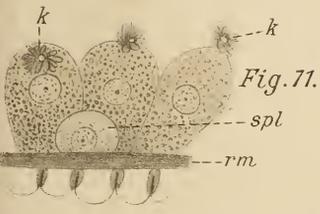
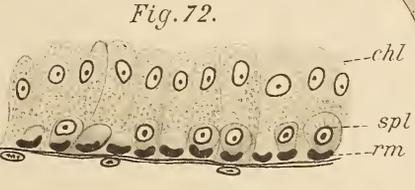
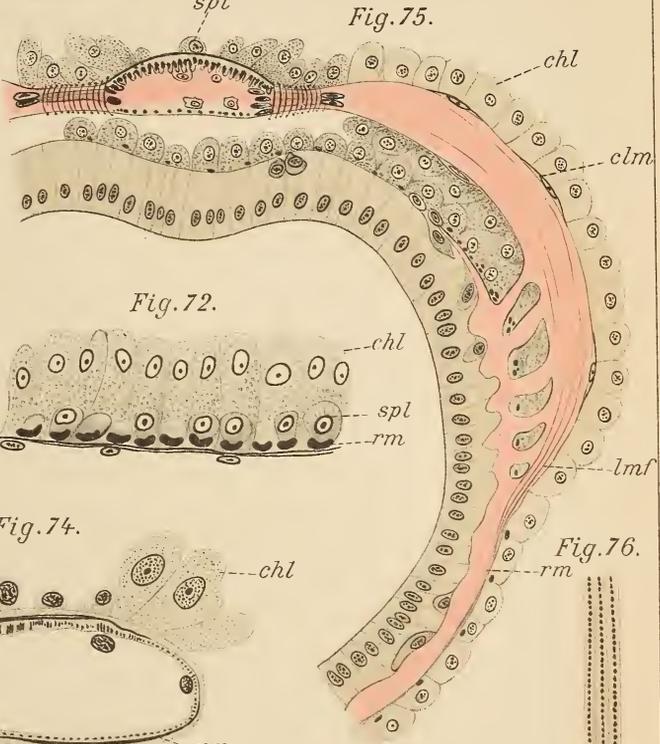
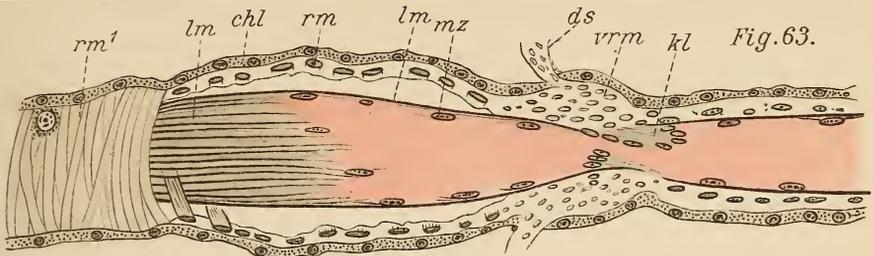


Fig. 82.

Original in the collection of the Zoological Museum of the University of Göttingen.





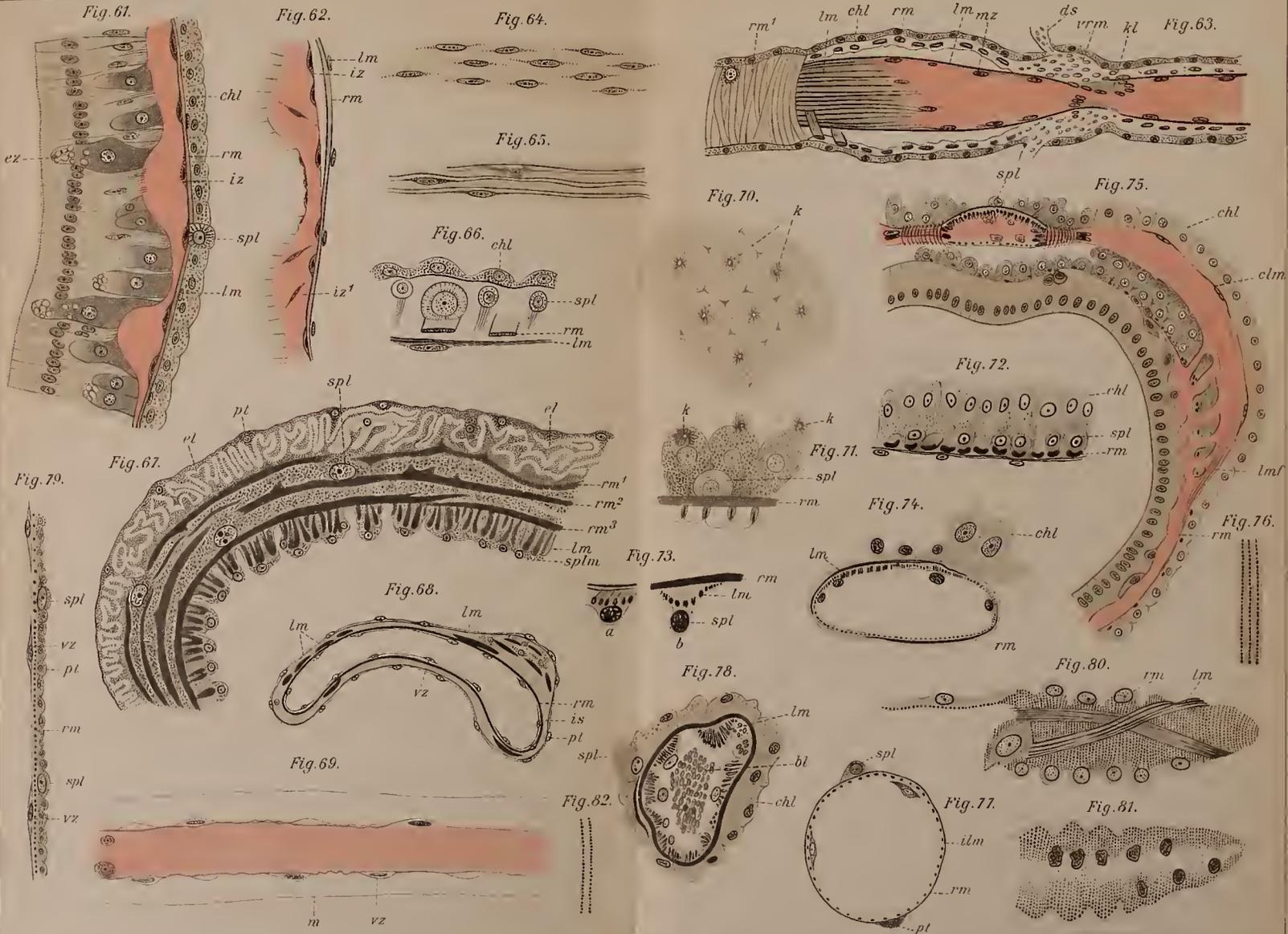






Fig. 83.

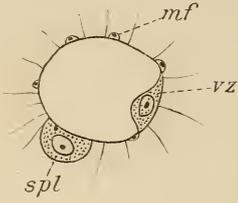


Fig. 94a.

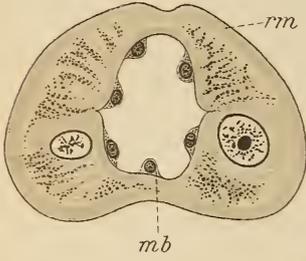


Fig. 84.

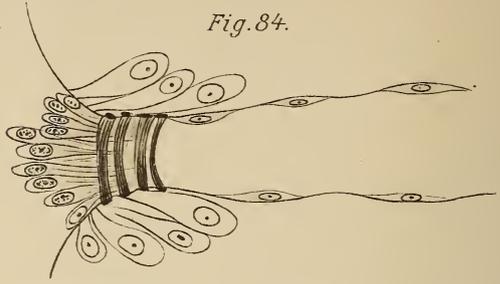


Fig. 94b.

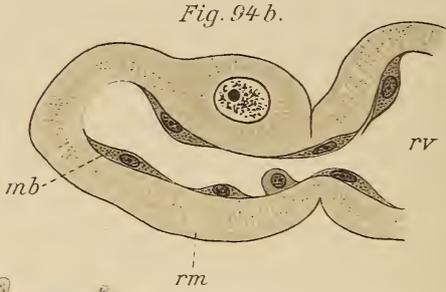


Fig. 89.

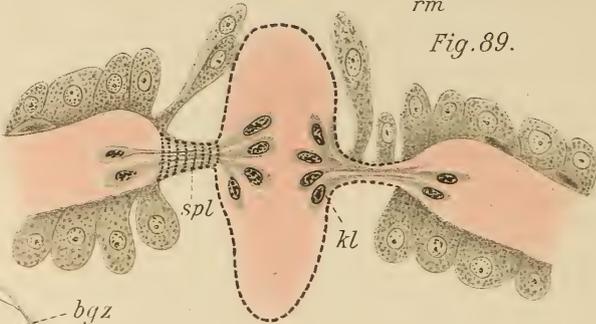


Fig. 98.

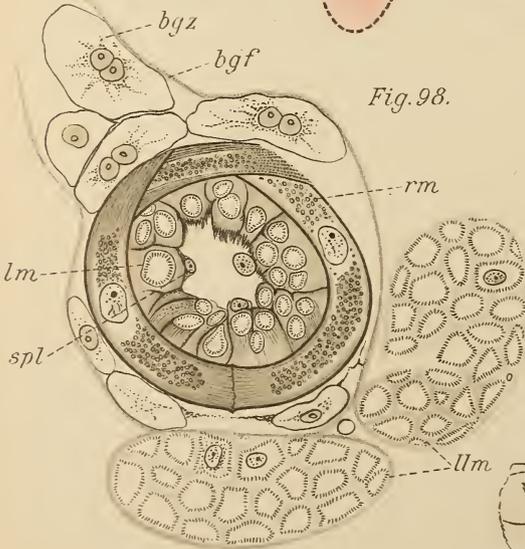


Fig. 85.

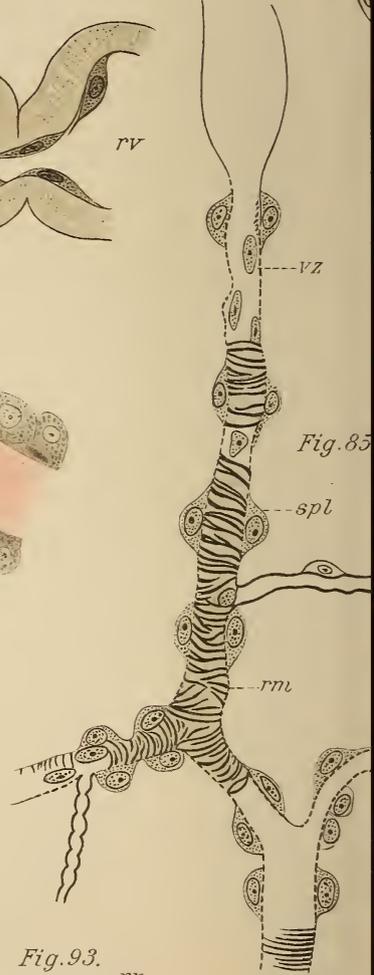


Fig. 93.

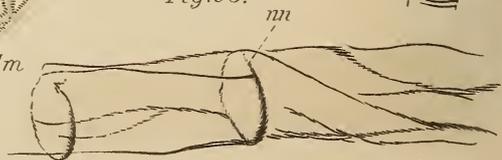


Fig. 88.

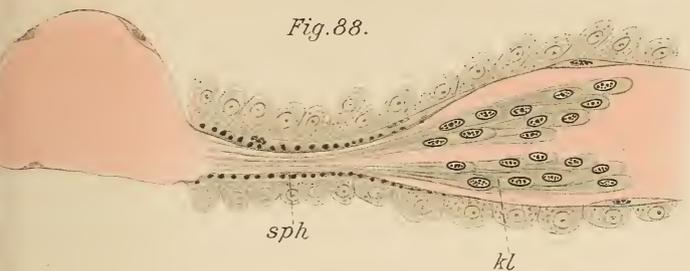


Fig. 91.

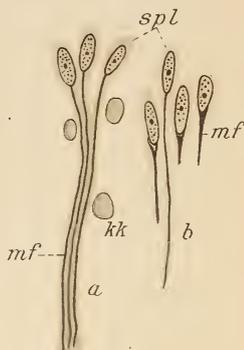


Fig. 92.

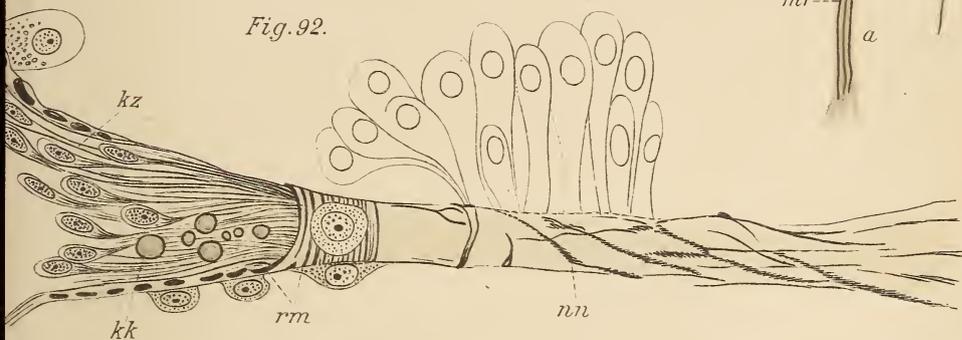


Fig. 90.

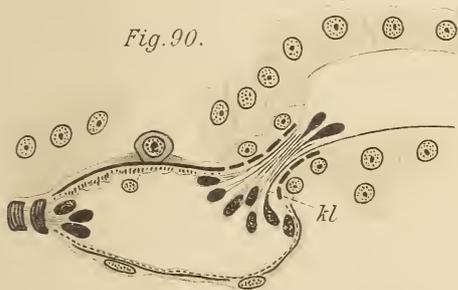


Fig. 86.



Fig. 87.

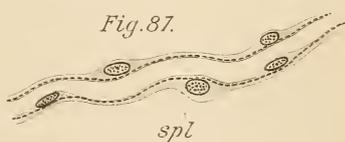


Fig. 96.

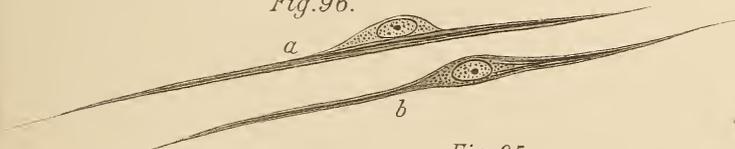


Fig. 97.

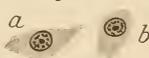
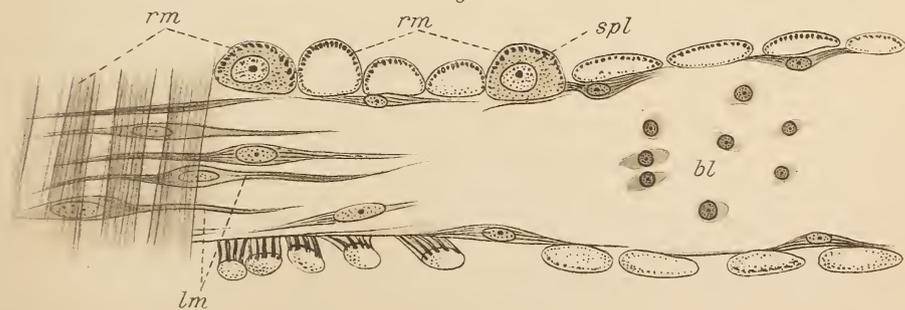
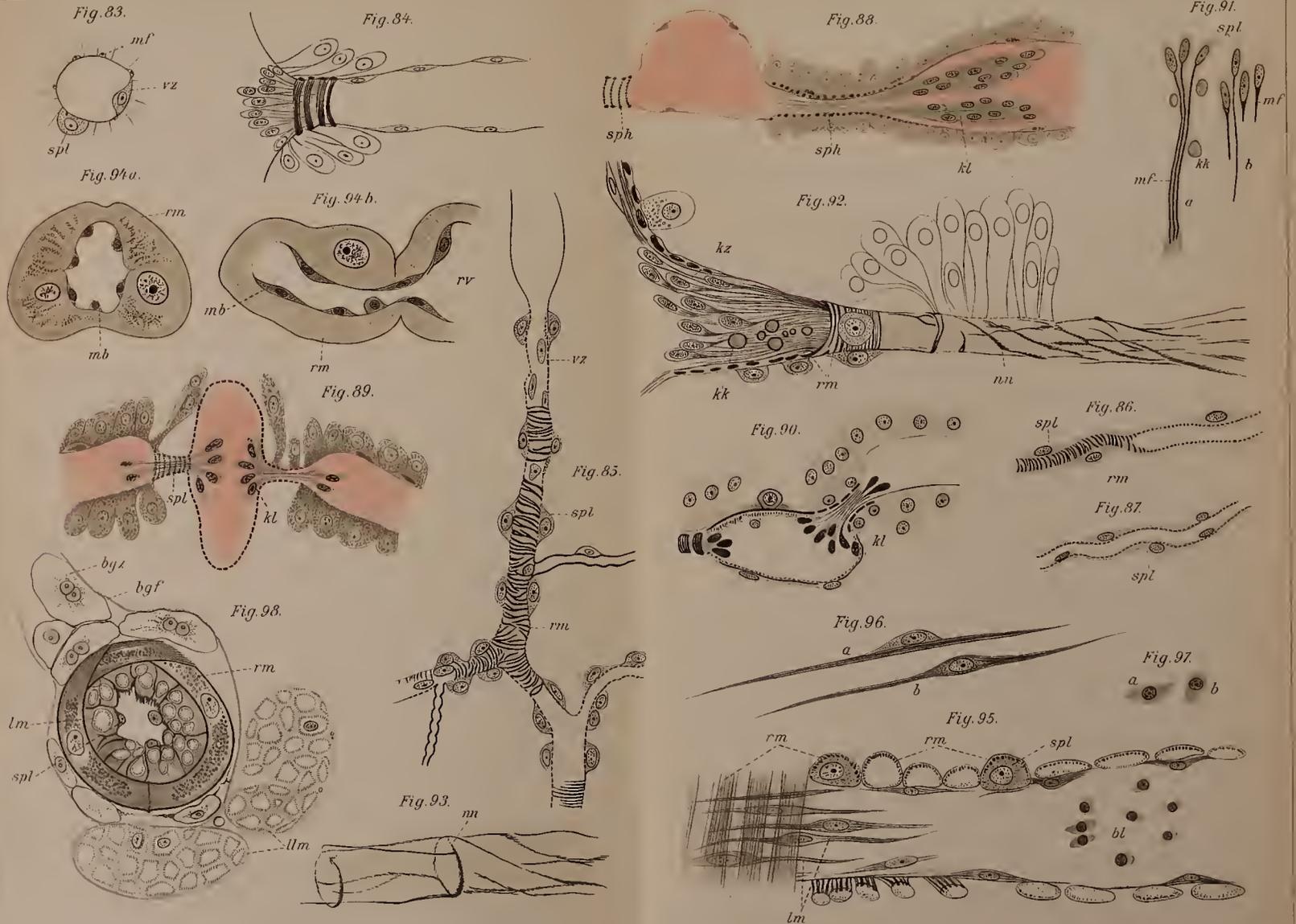


Fig. 95.







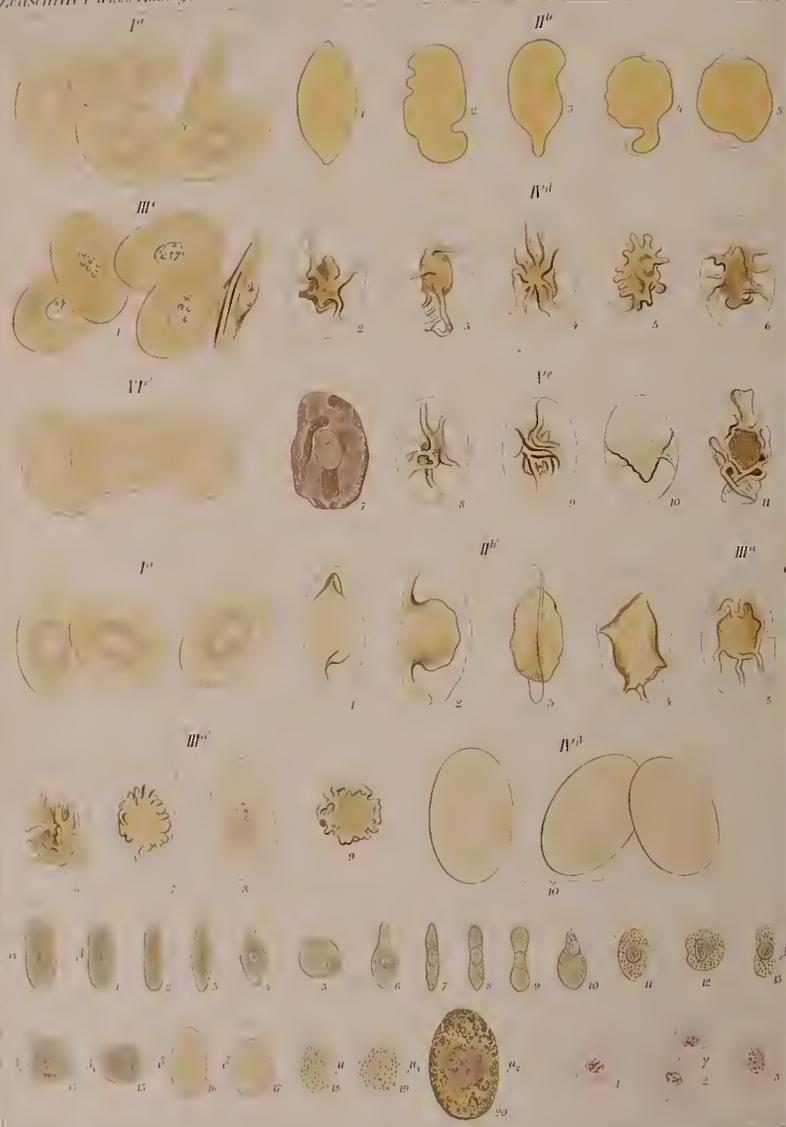












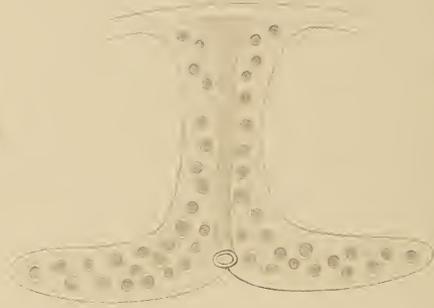




1.



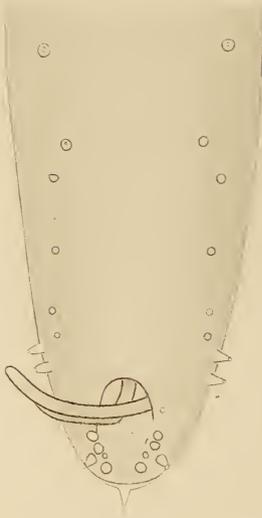
5.



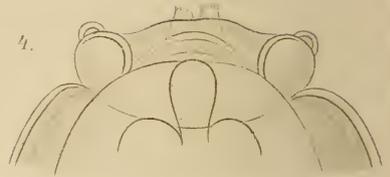
2.



5.



4.



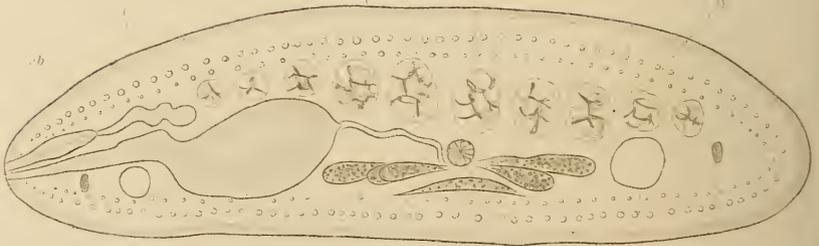
7.



6.



8.



r

k

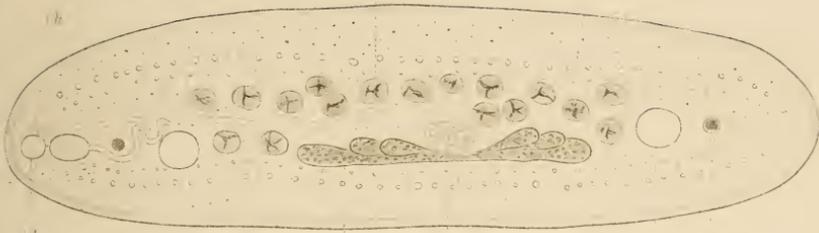
d

e

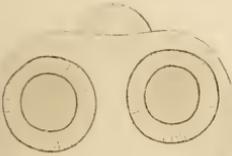
g

n

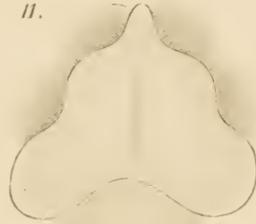
10



9.



11.



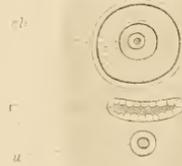
12.



13.



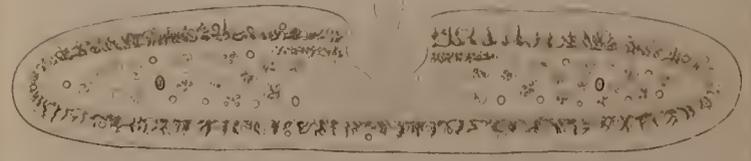
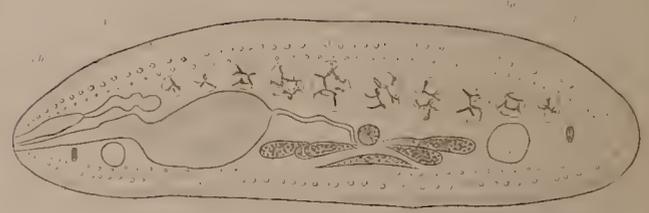
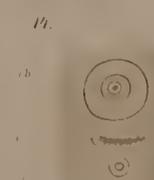
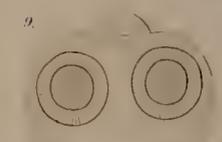
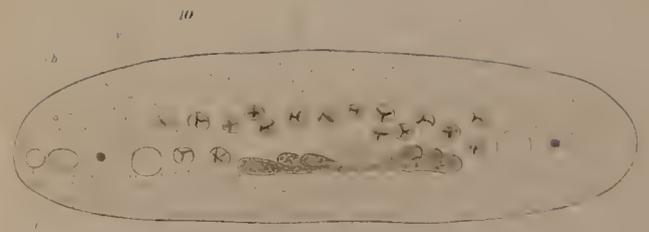
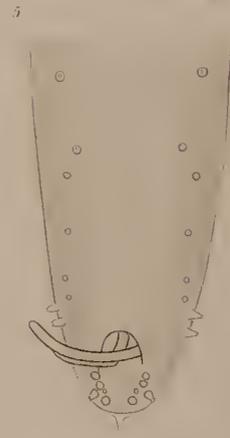
14.



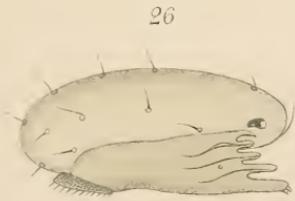
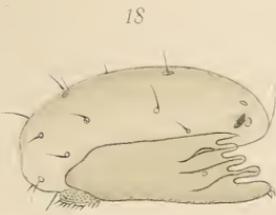
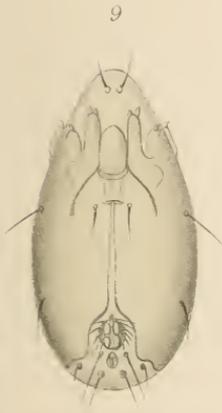
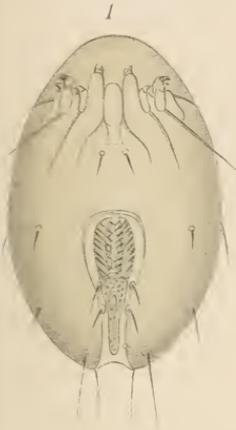
15.



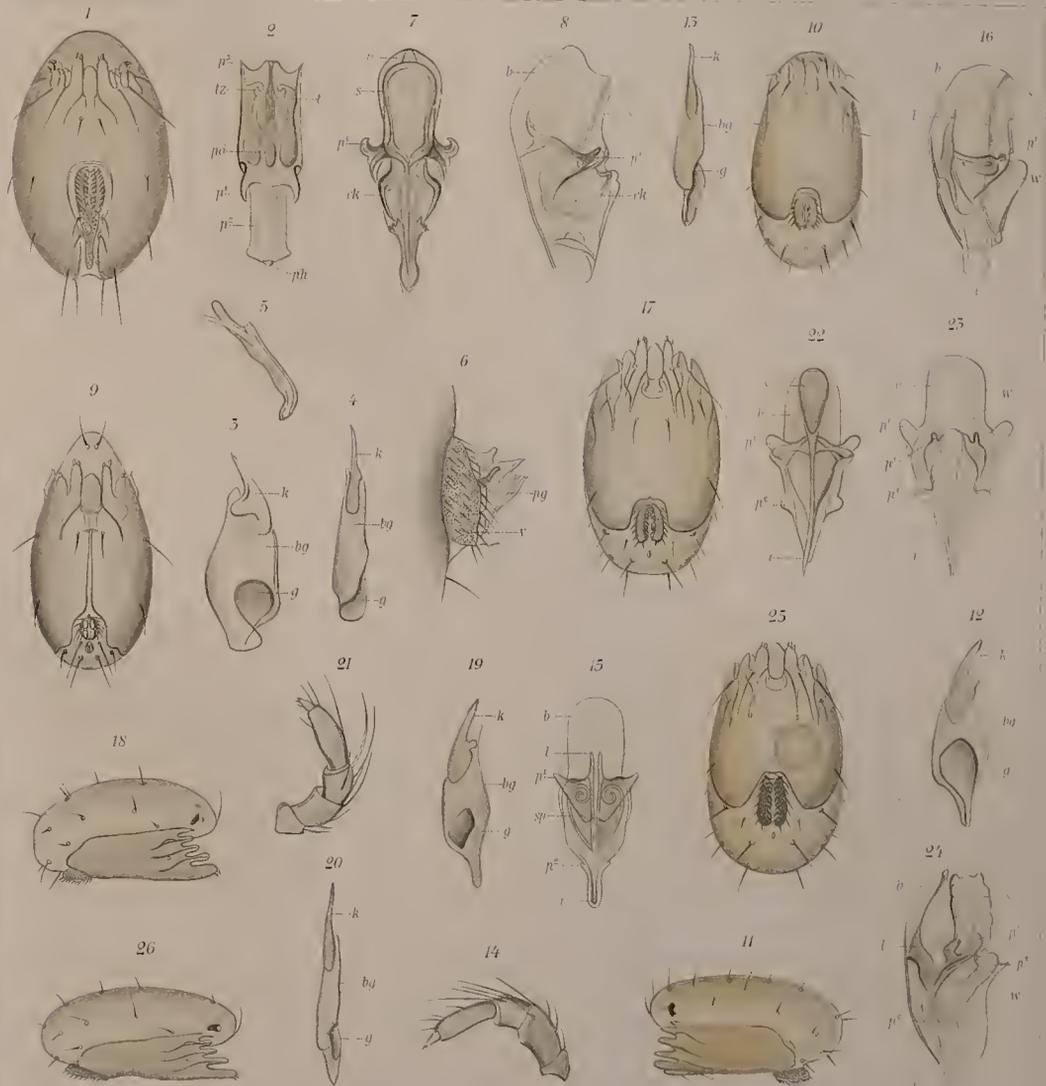












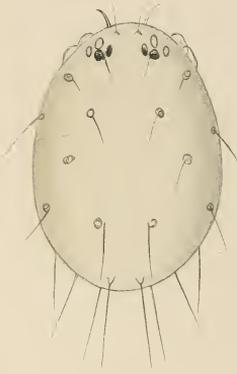
1-9 *Frontipoda musculus* 10-16 *Orus strigatus*

17-20 *Orus ovalis*

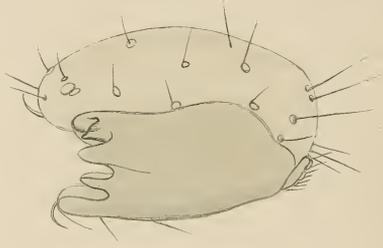




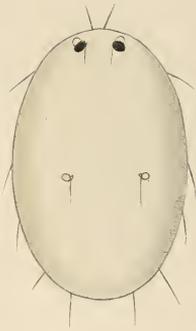
32



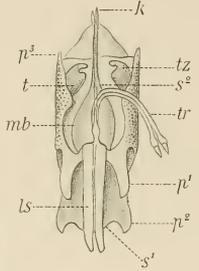
35



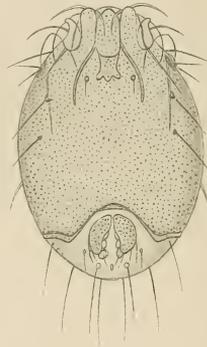
28



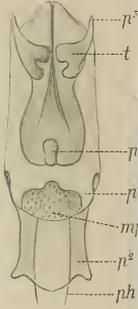
30



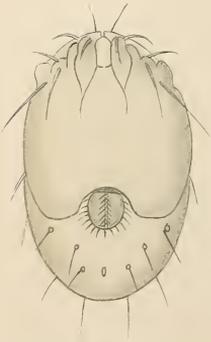
34



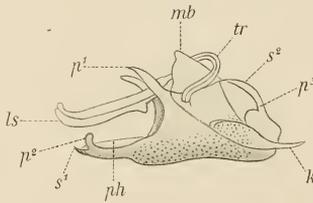
35



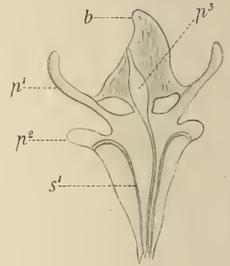
29



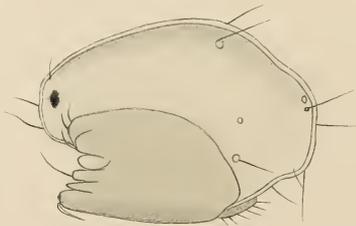
31



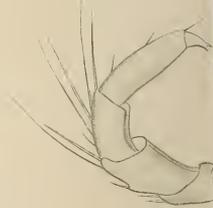
39

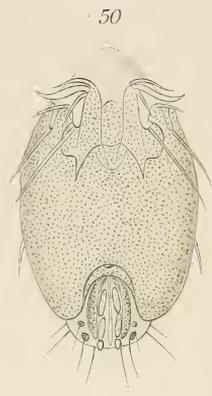
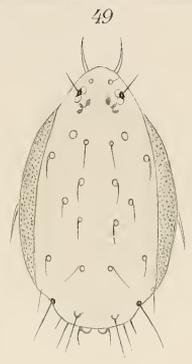
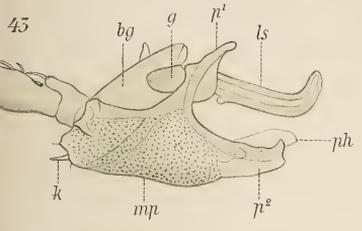


27

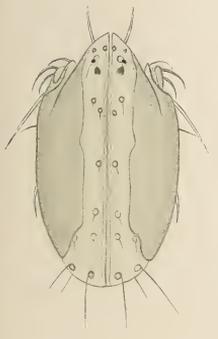


38

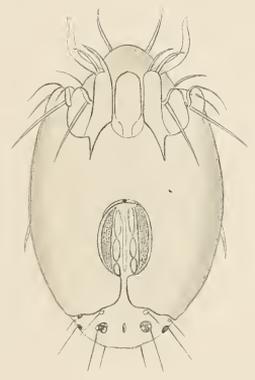




41



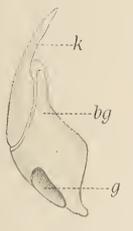
42



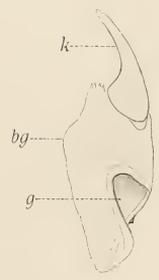
51



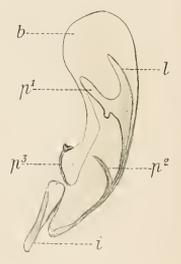
36



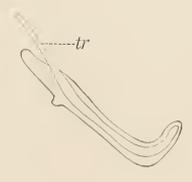
45



47



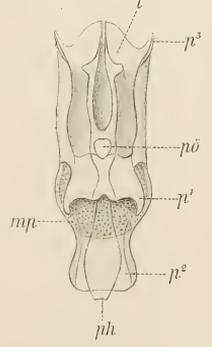
37



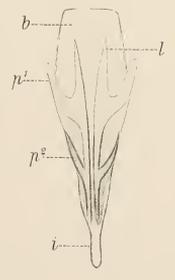
40



44



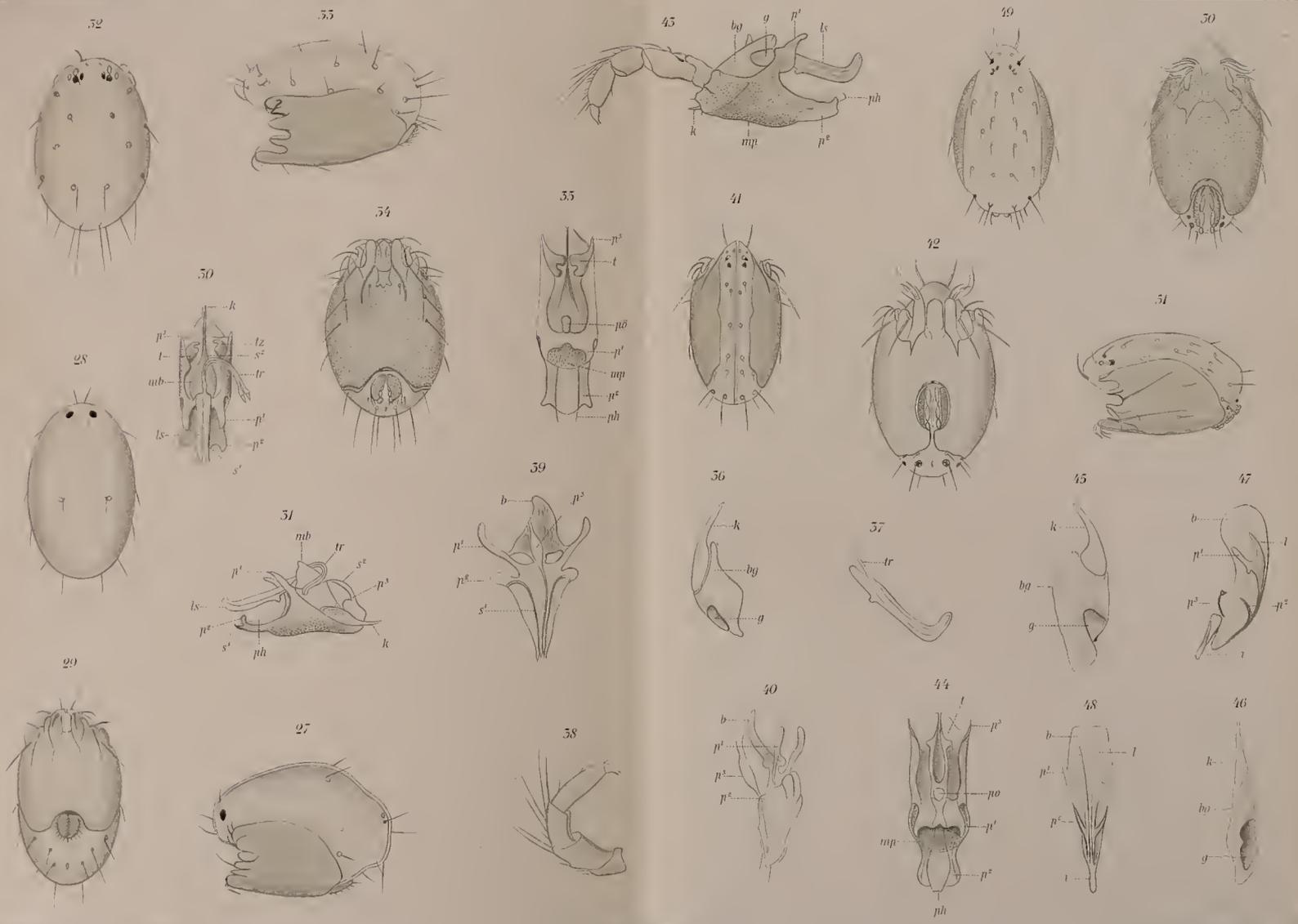
48



46







27-31 *Orcus koenigkii* 32-40 *Orcus longisetus*  
41-51 *Gnaphyscus setosus*







3.

Ksö



11.



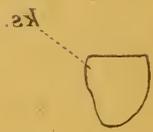
12.



13.



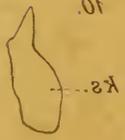
14.

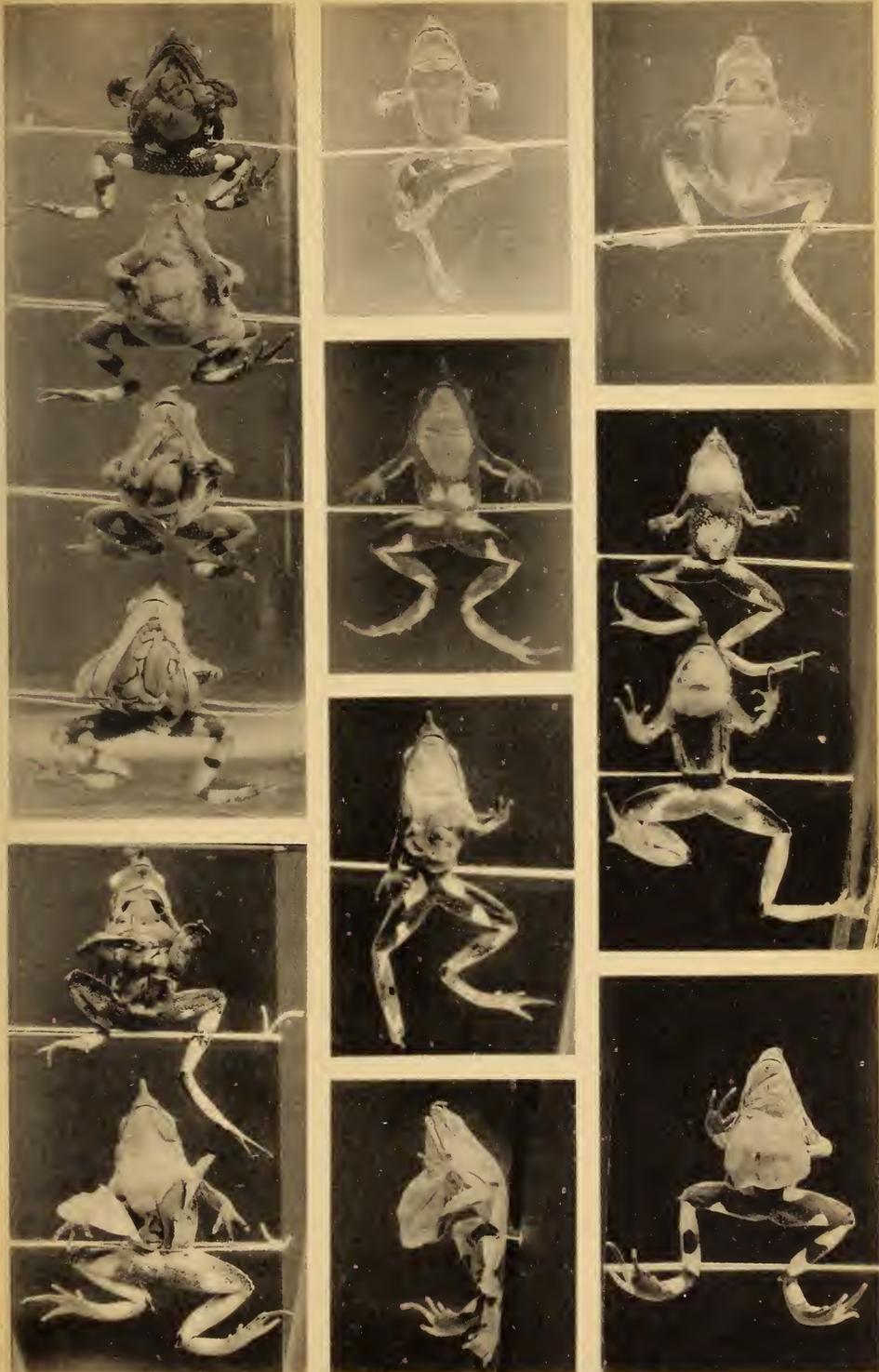


9.



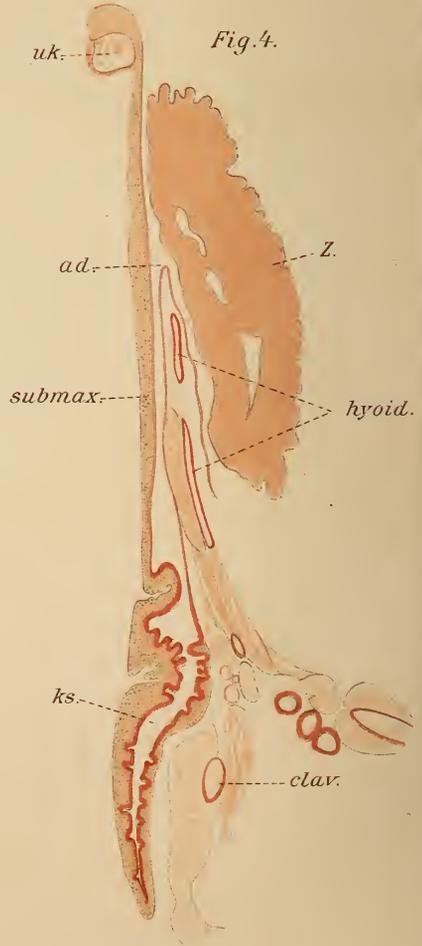
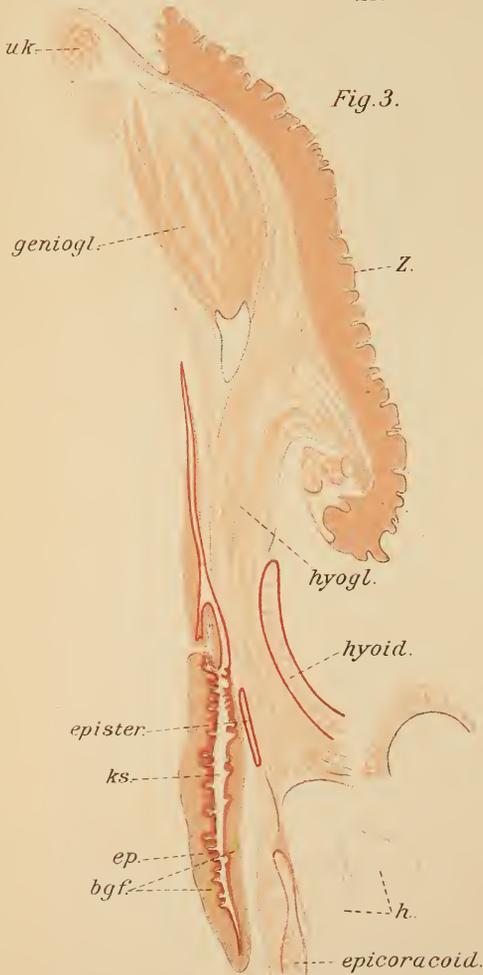
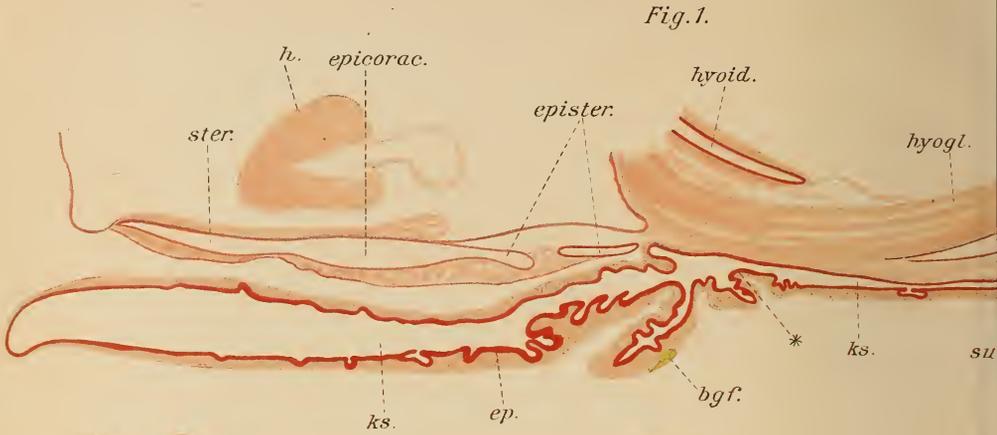
10.











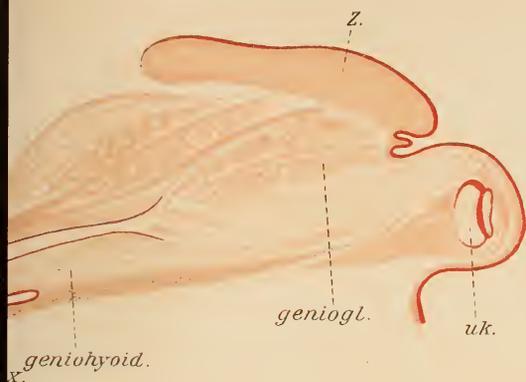


Fig. 5.

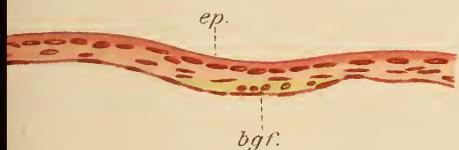


Fig. 6.

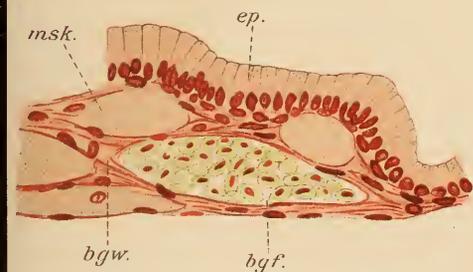


Fig. 7.

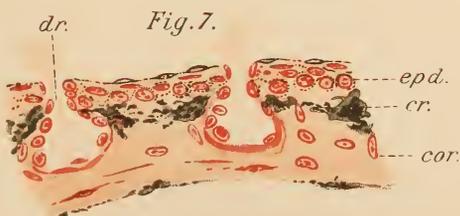


Fig. 2.

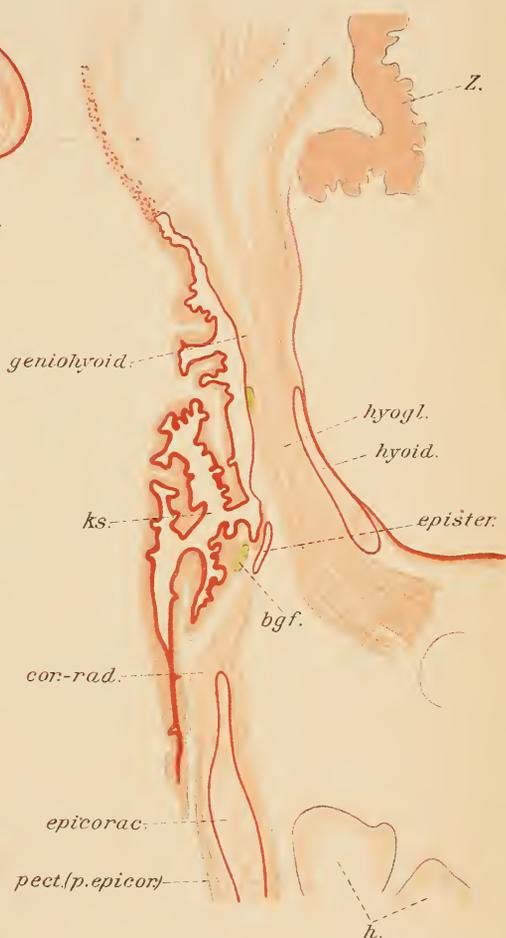
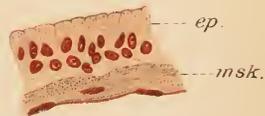
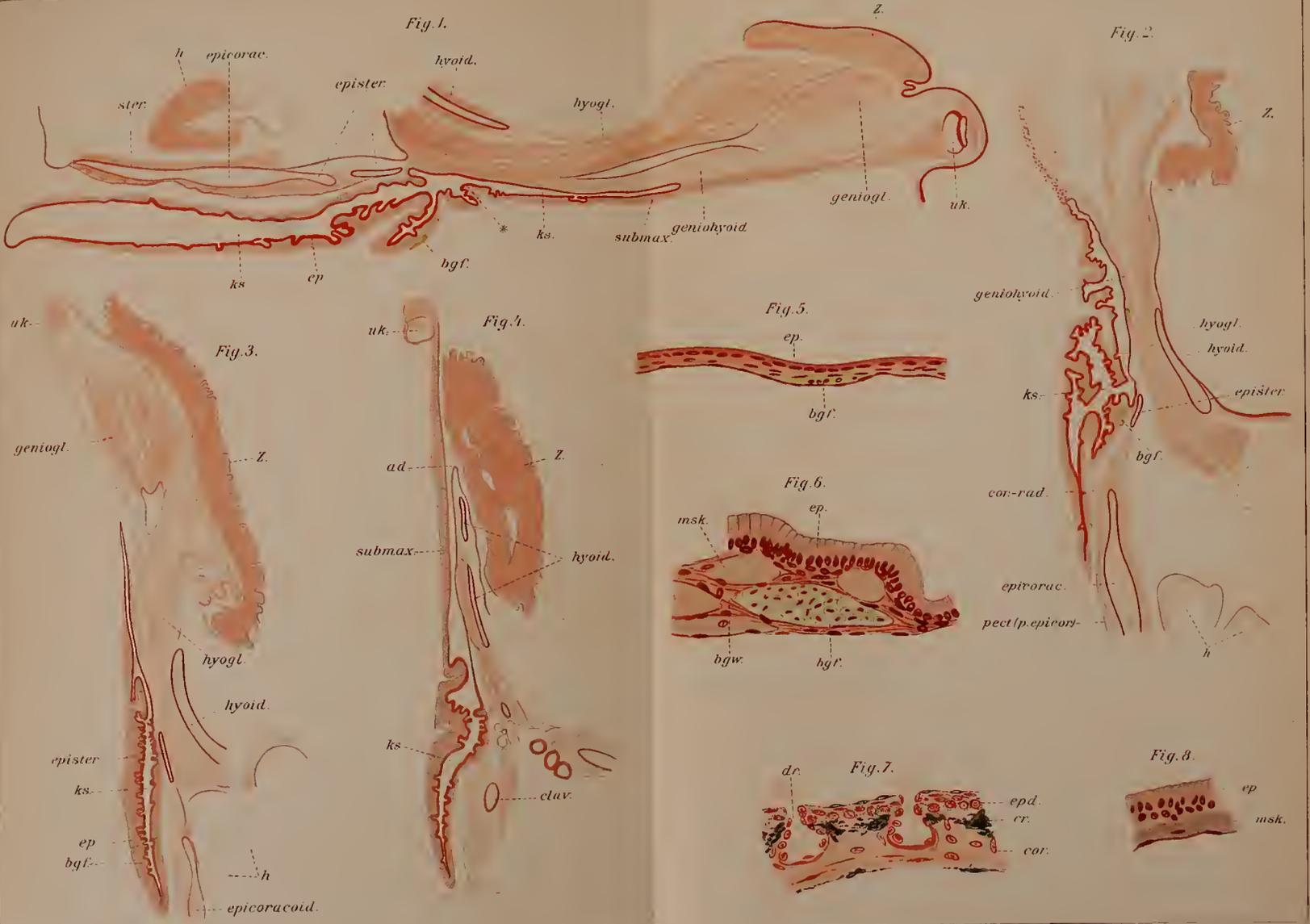


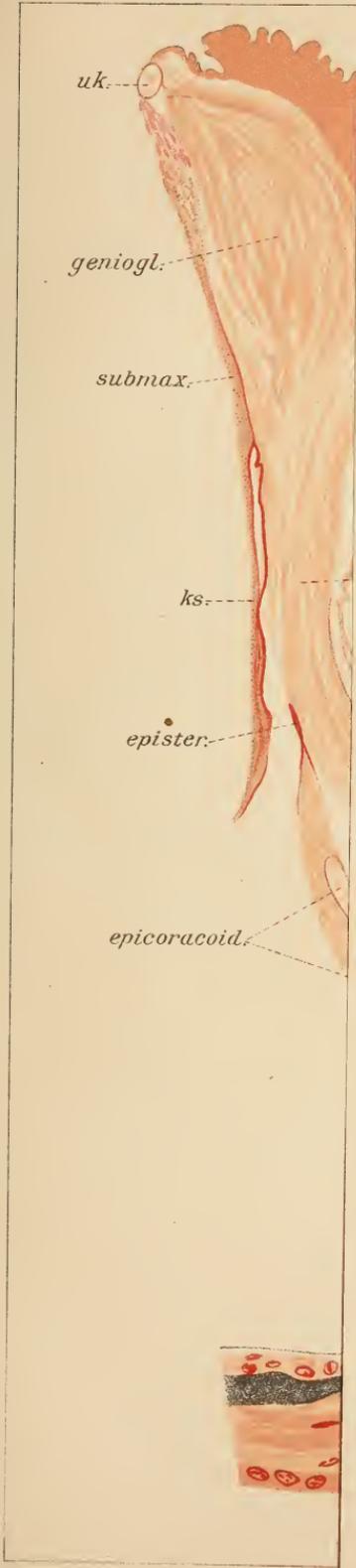
Fig. 8.



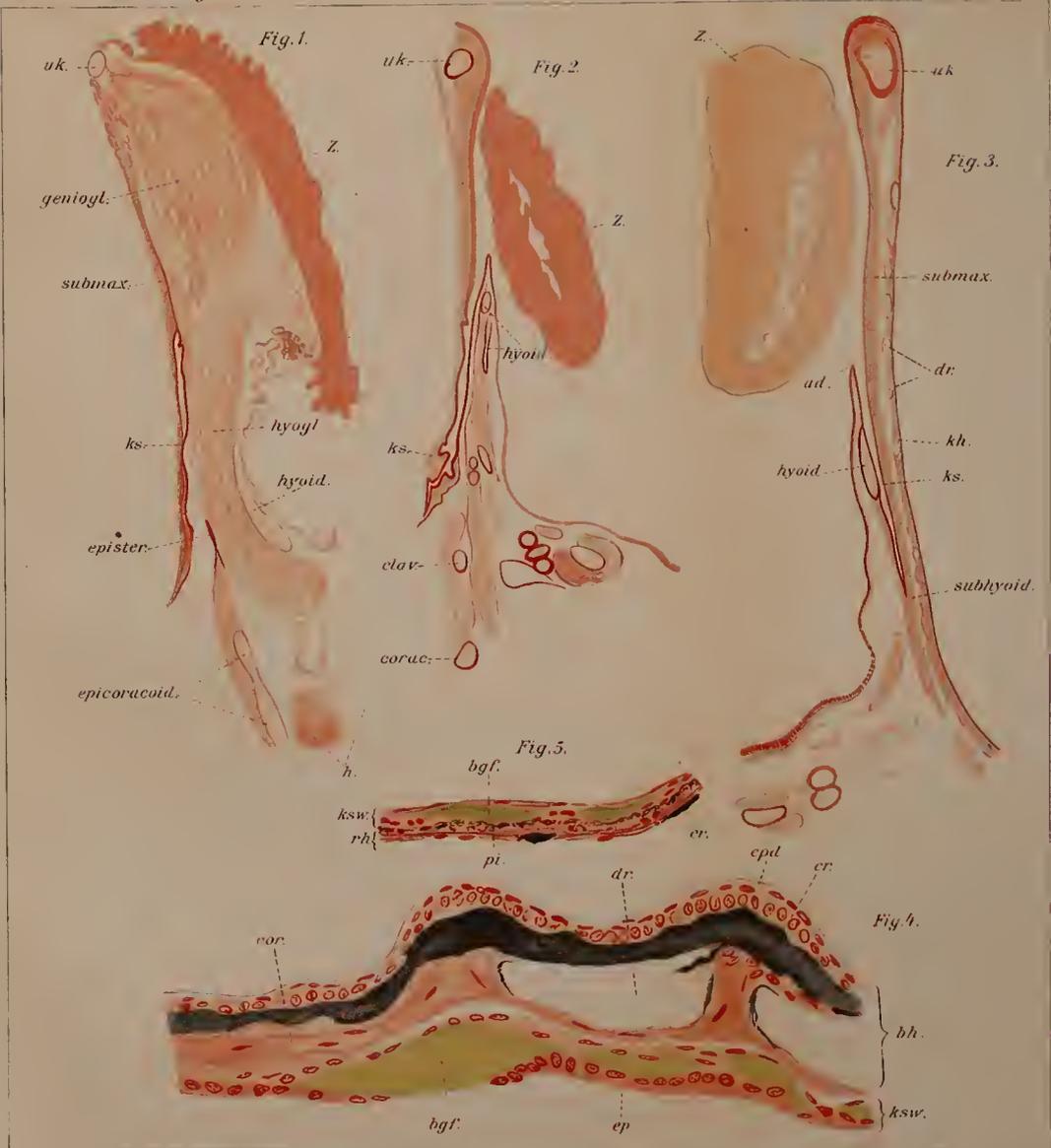






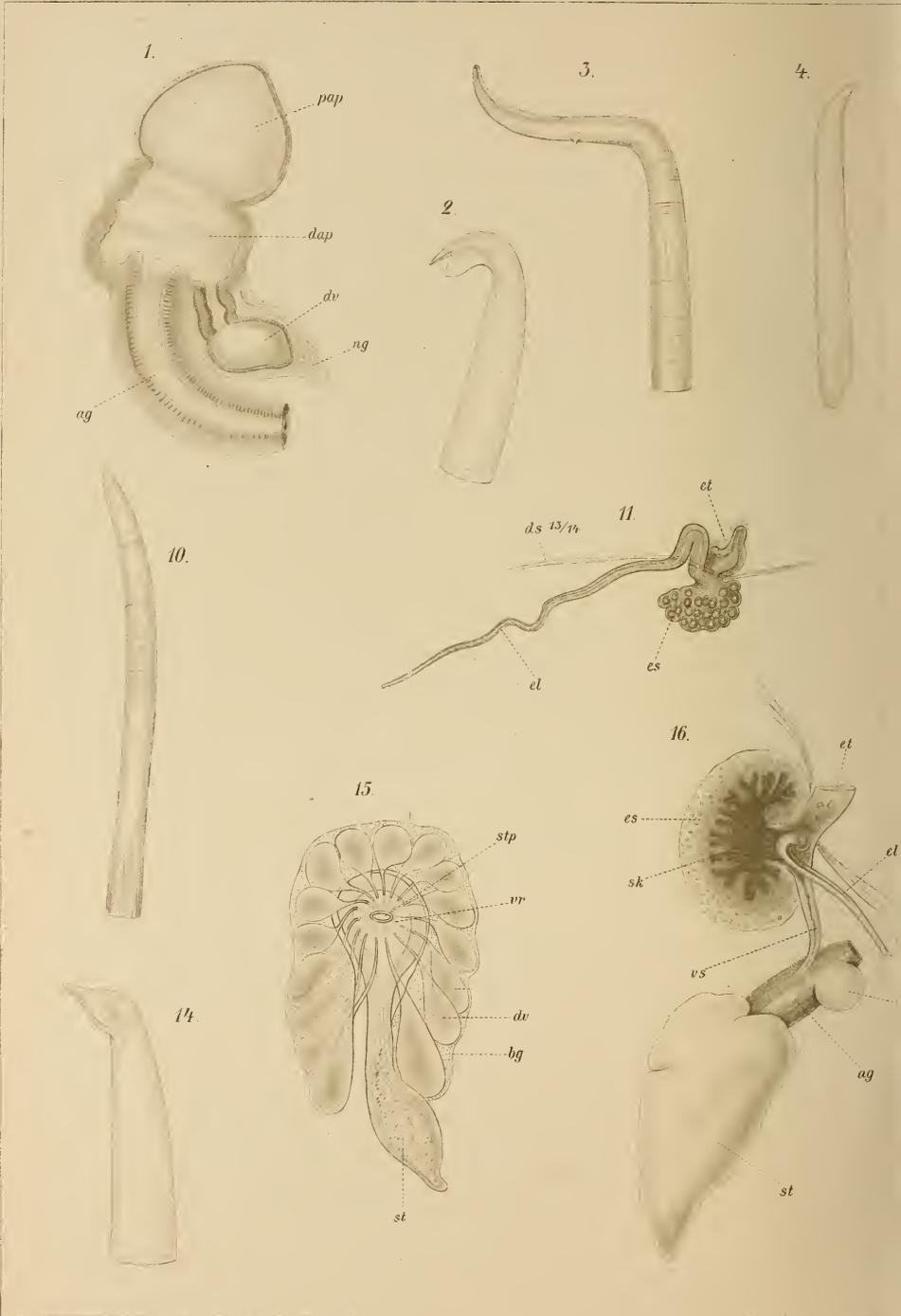


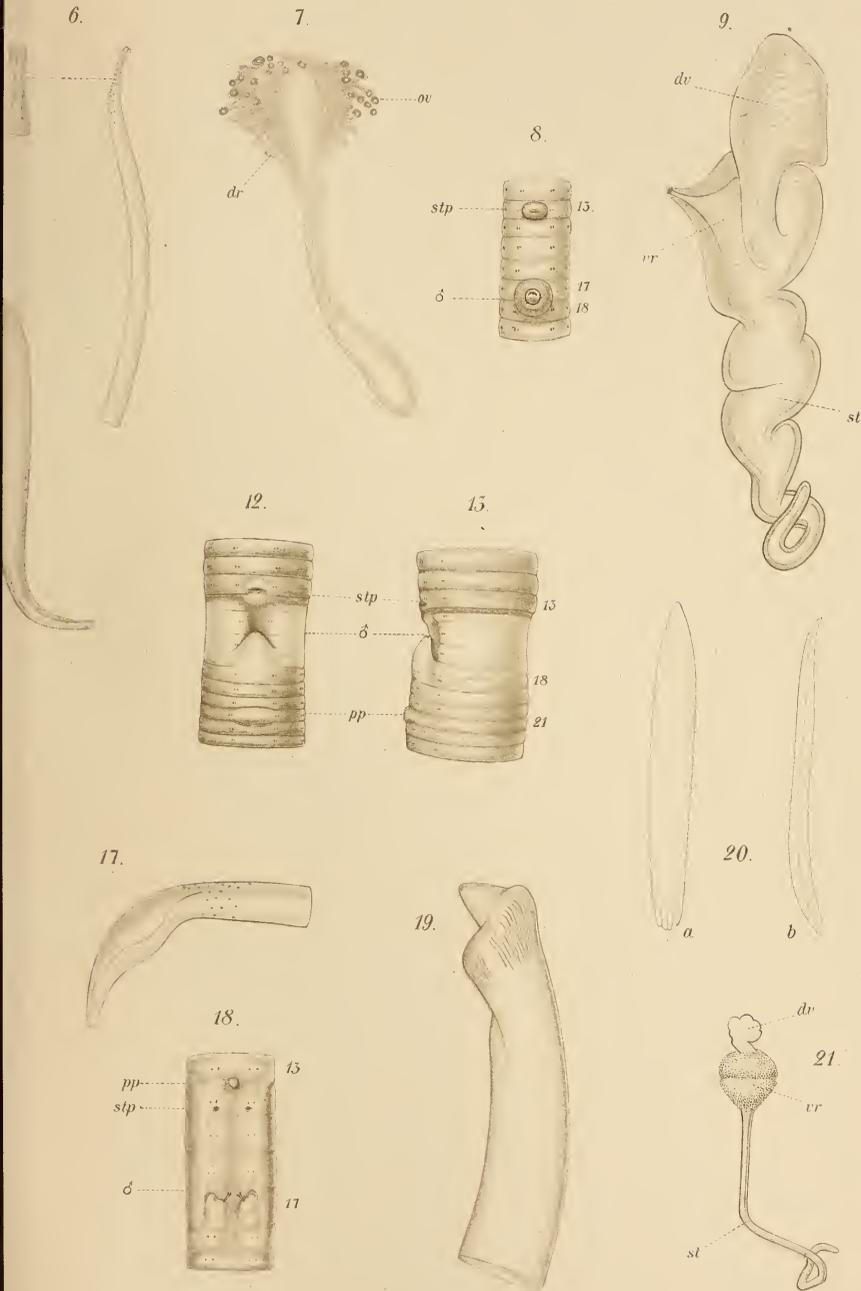




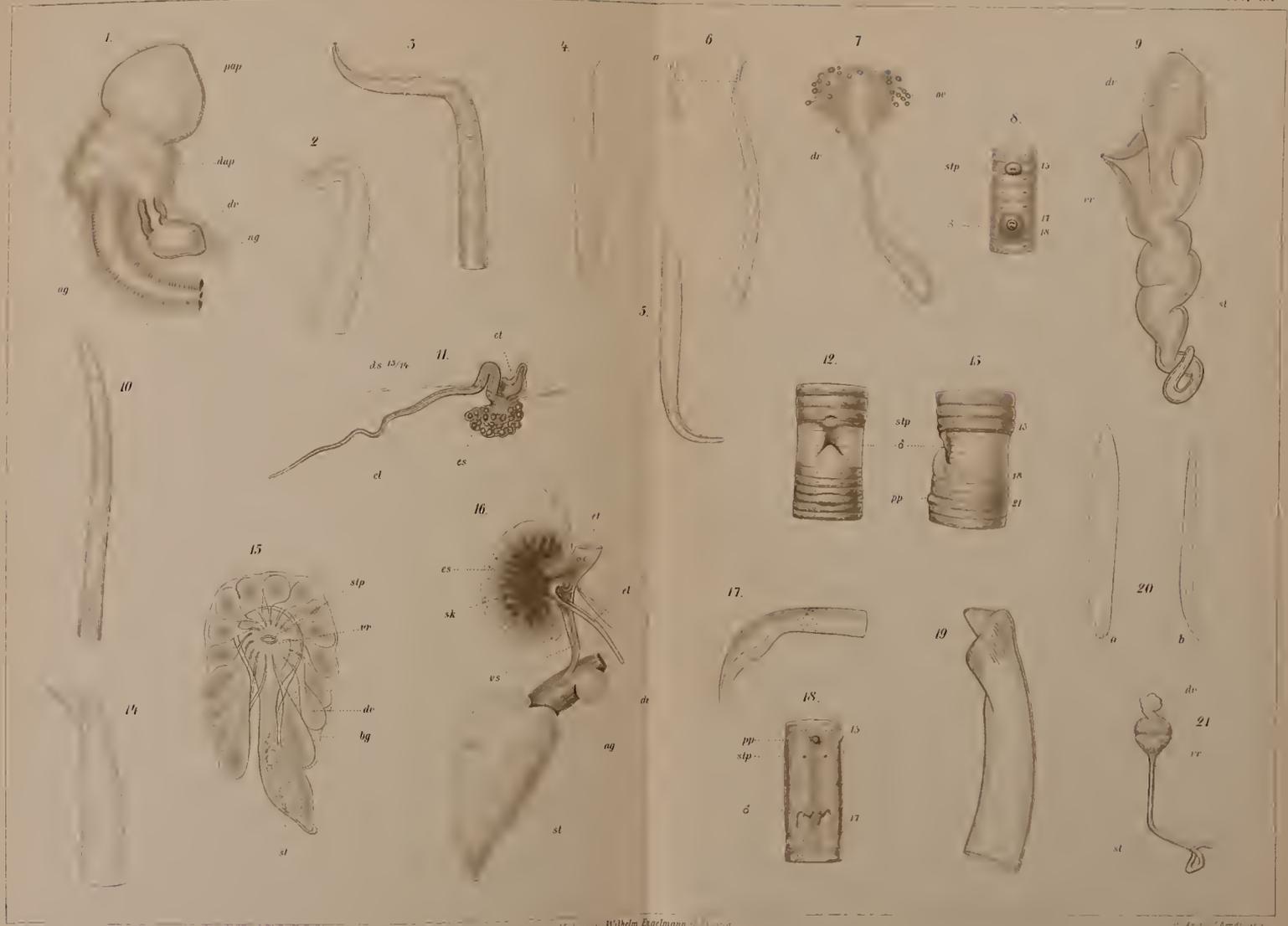








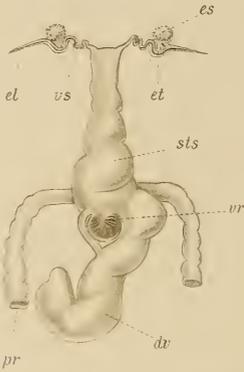








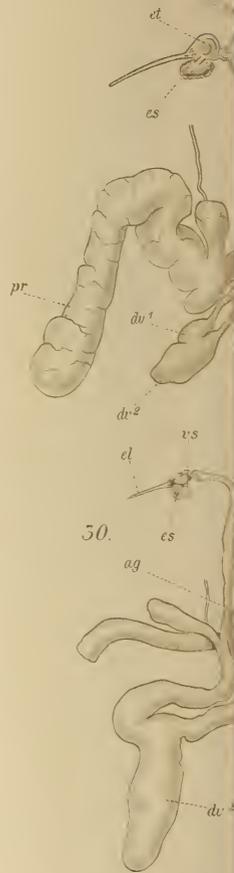
22.



23.



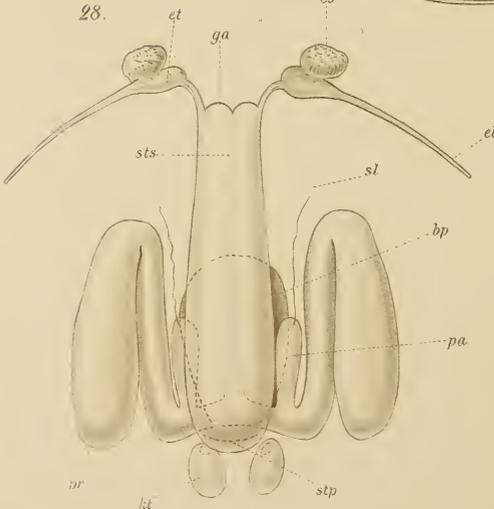
24.



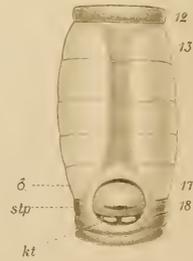
27.



28.

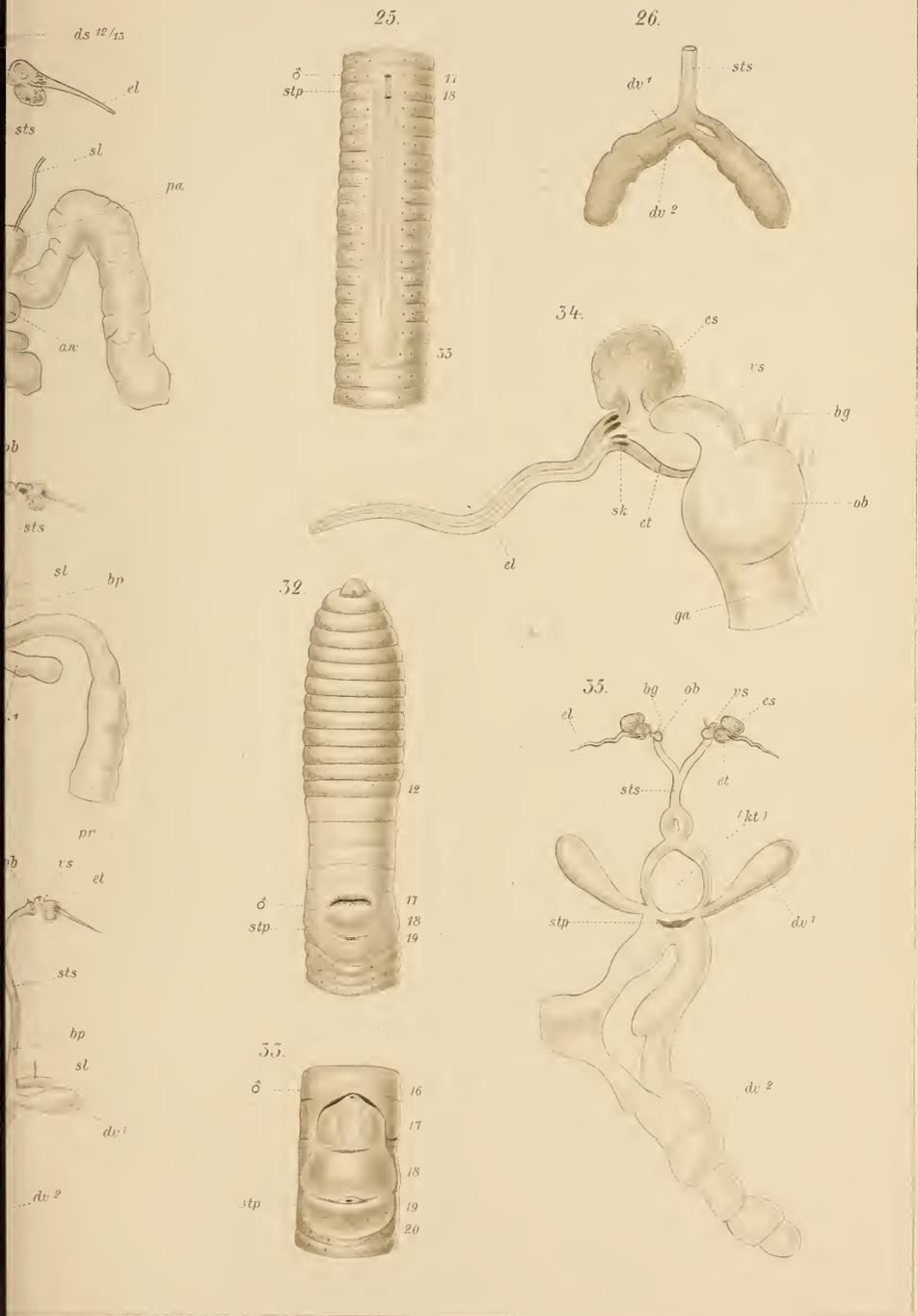


29.

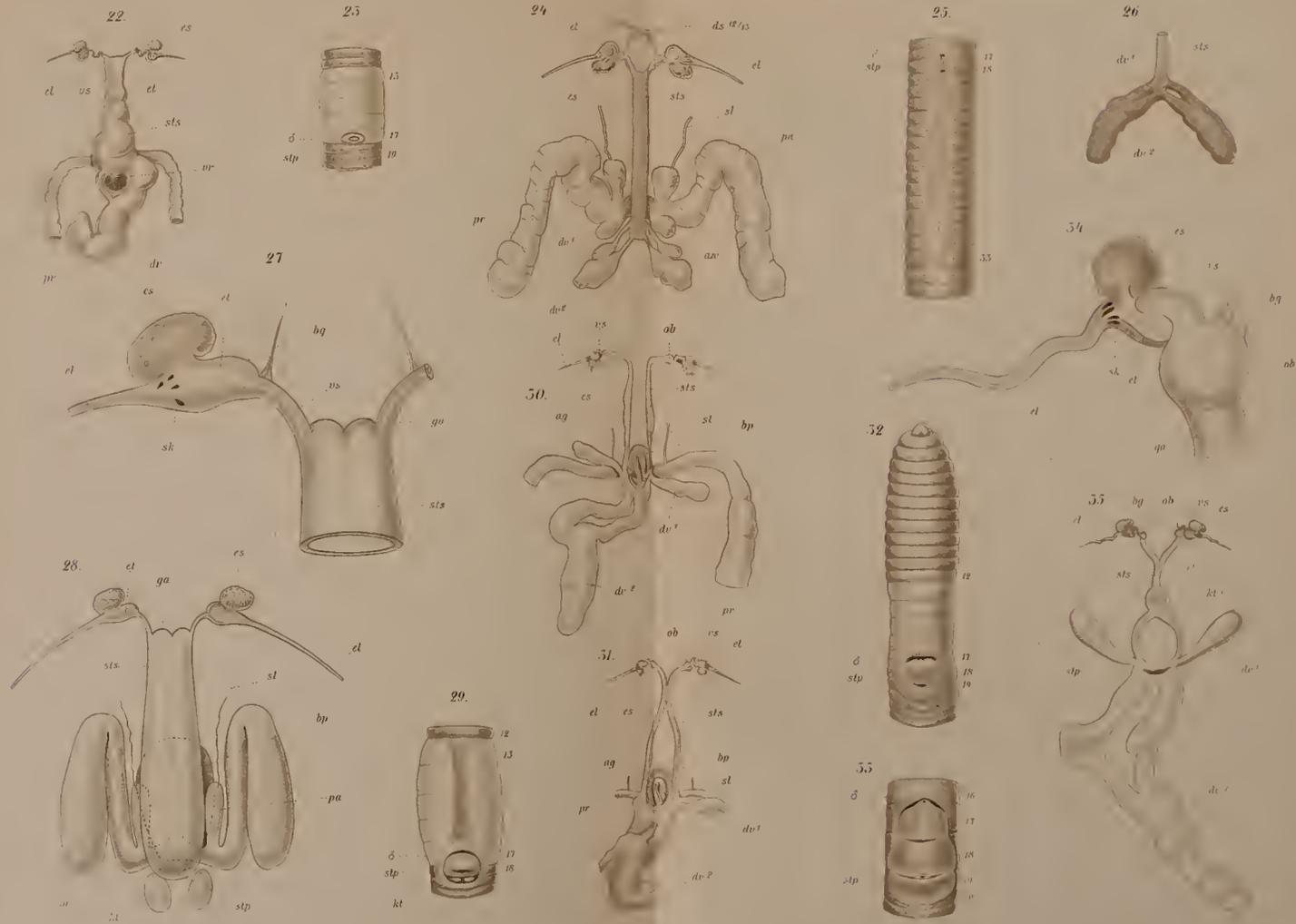


31.



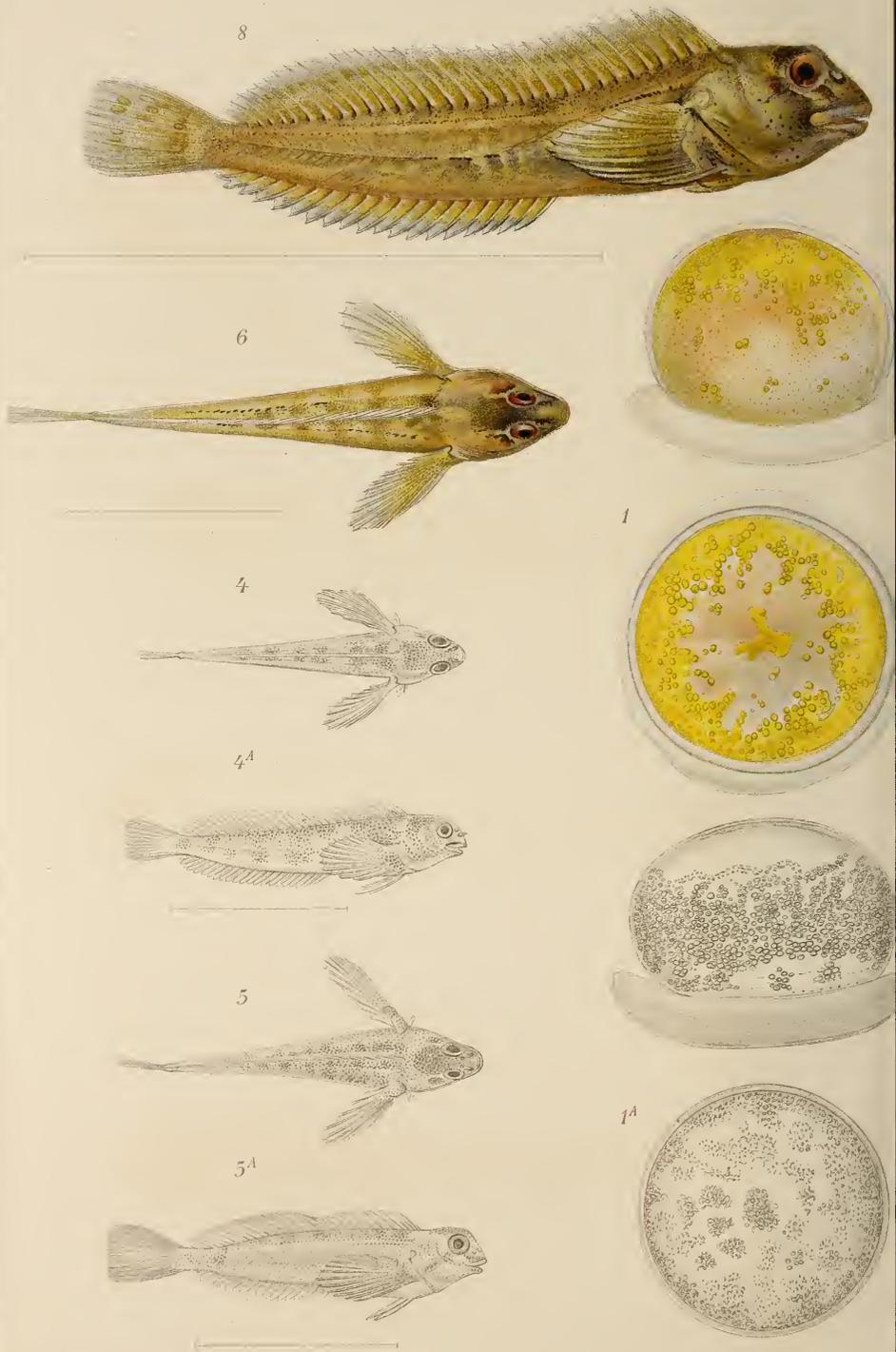








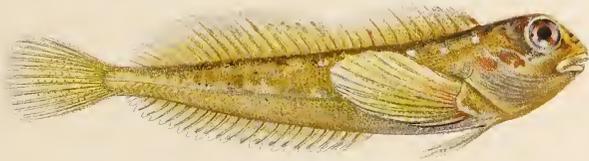




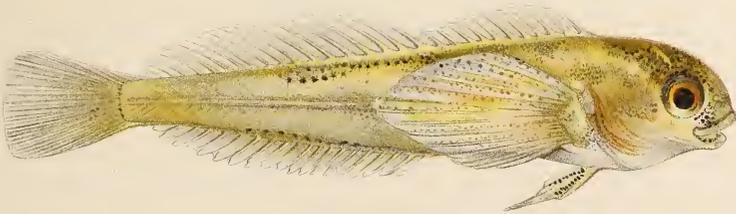
7



6<sup>A</sup>



3<sup>A</sup>



3

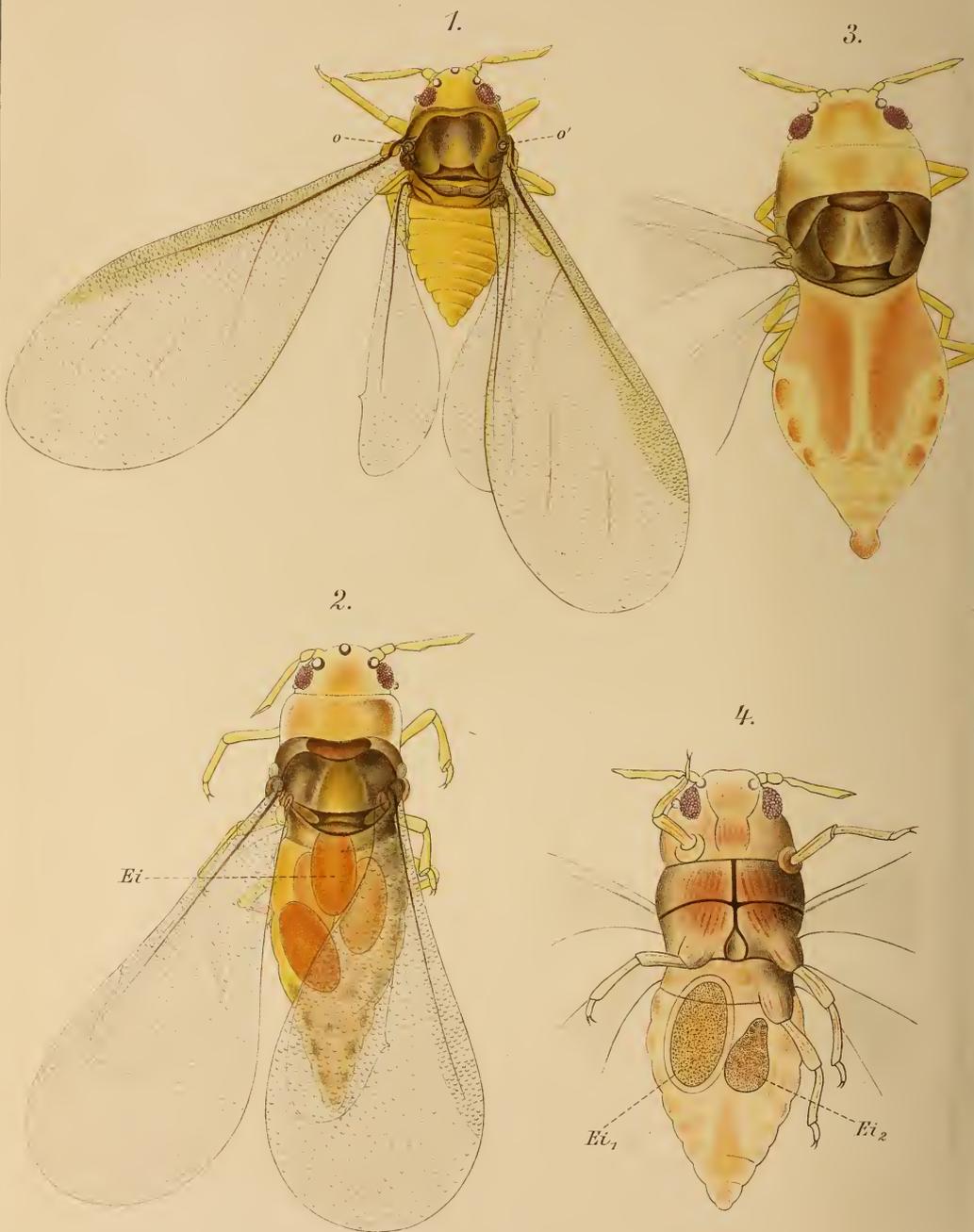




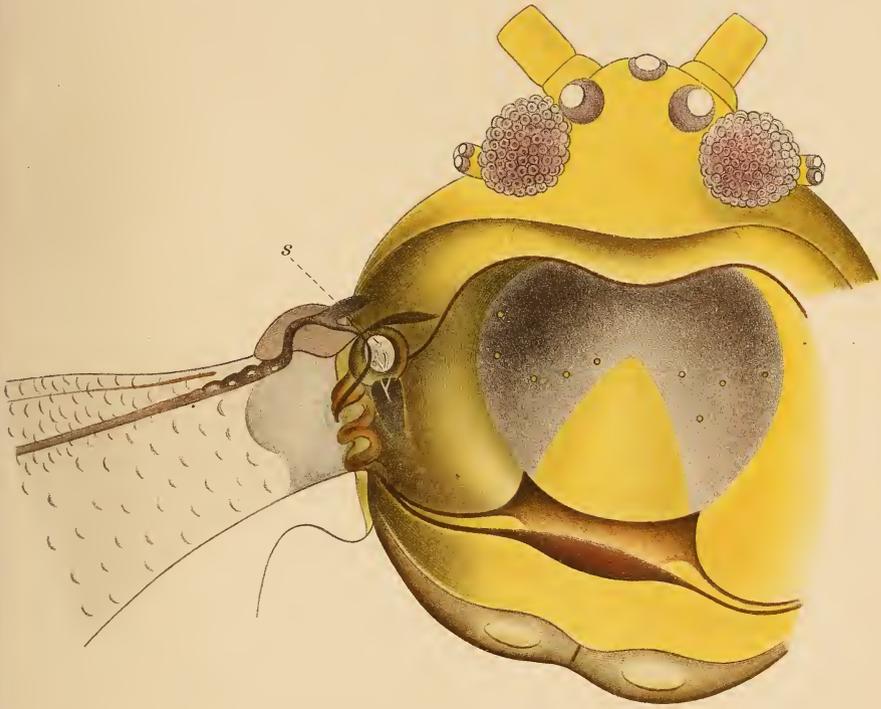




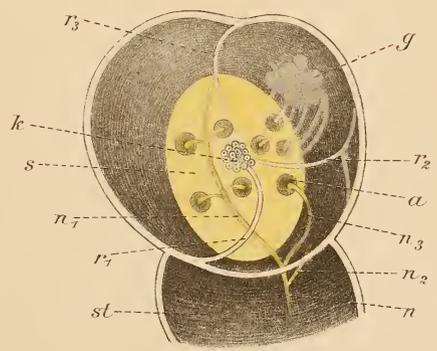




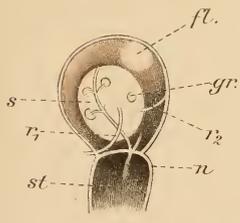
5.



7.



6.

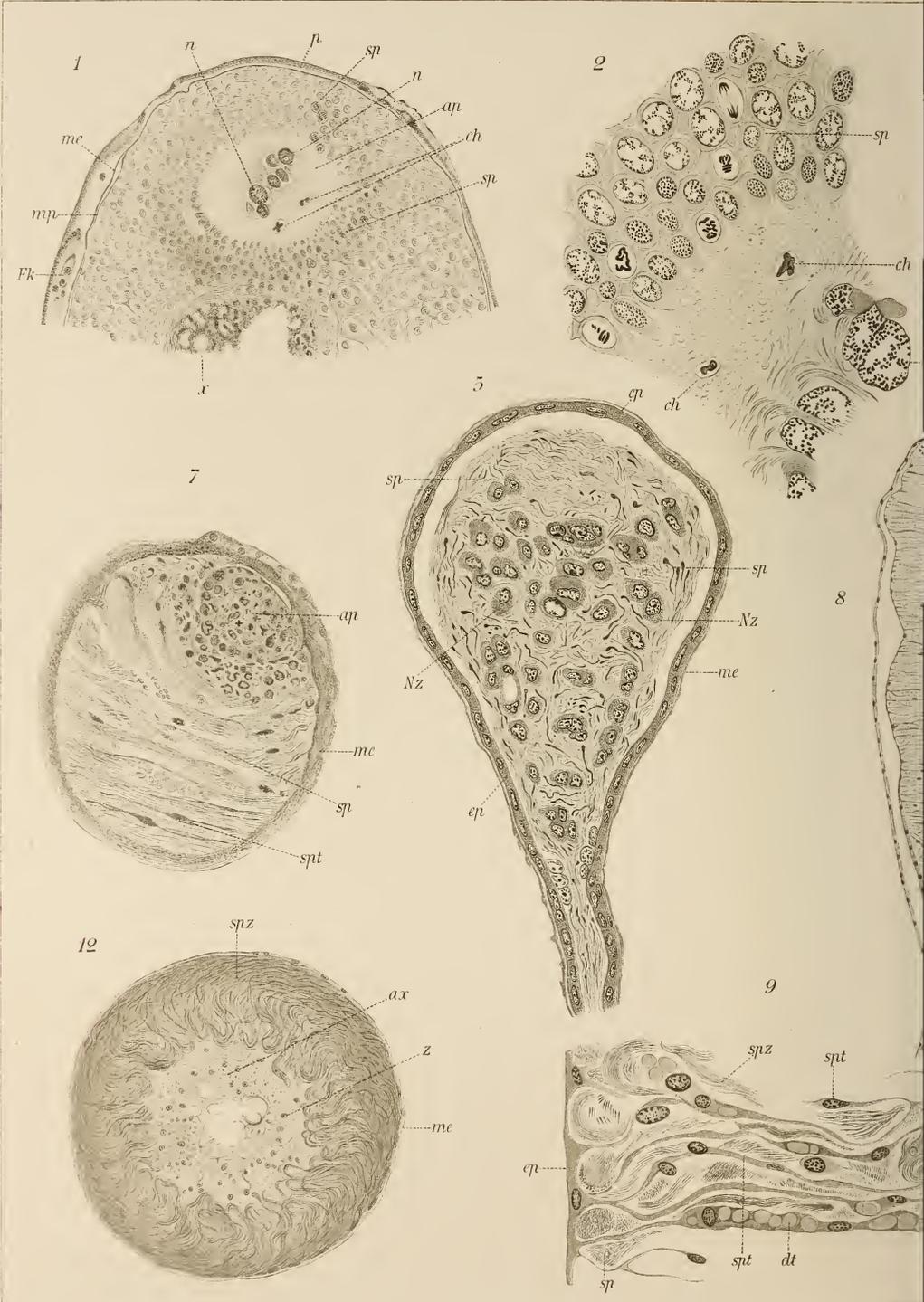


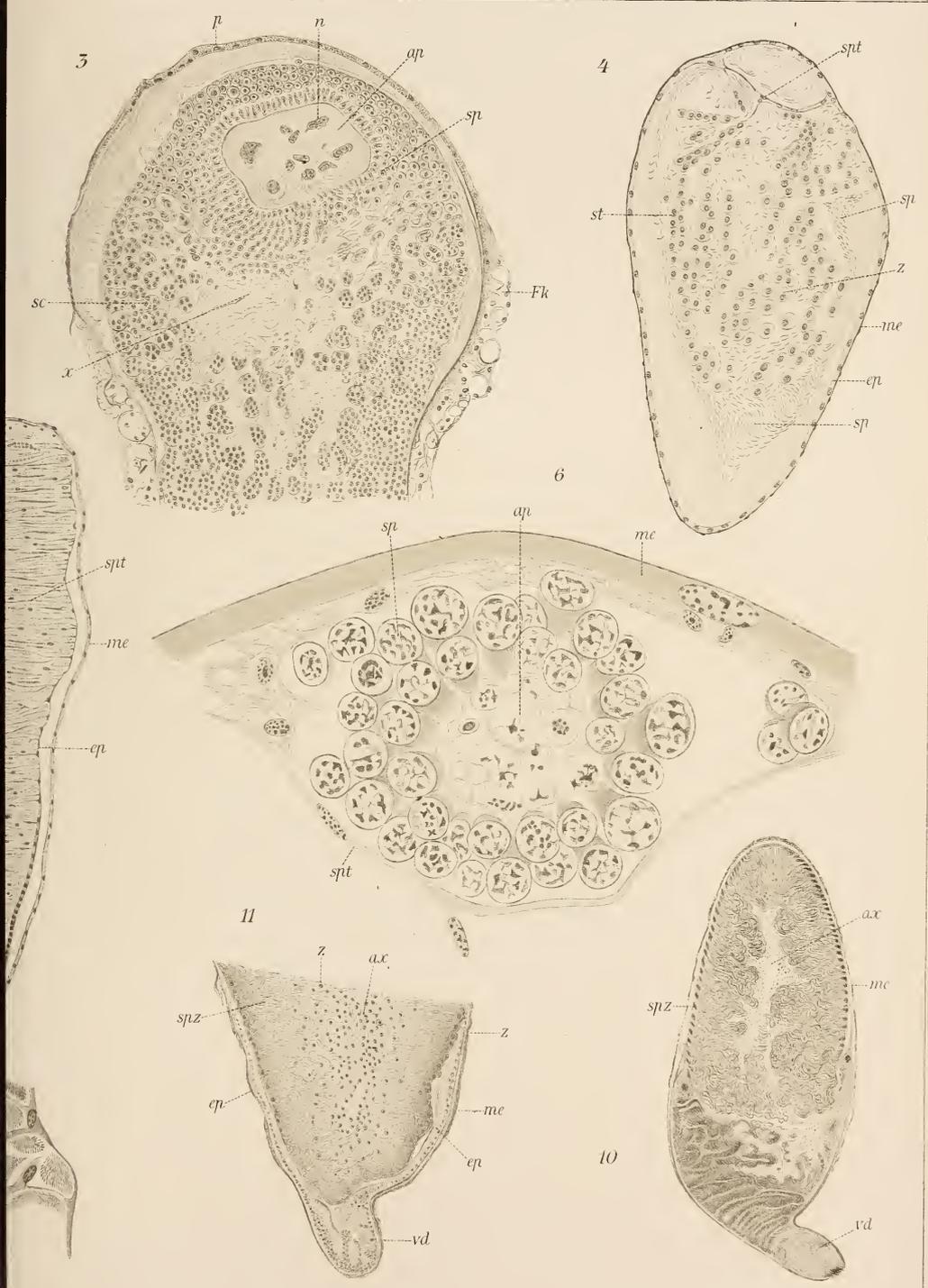




















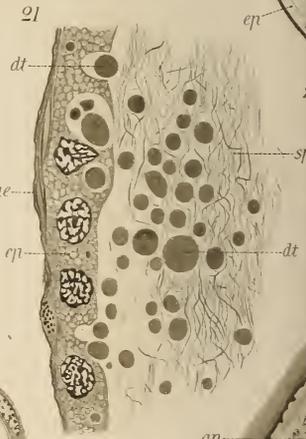
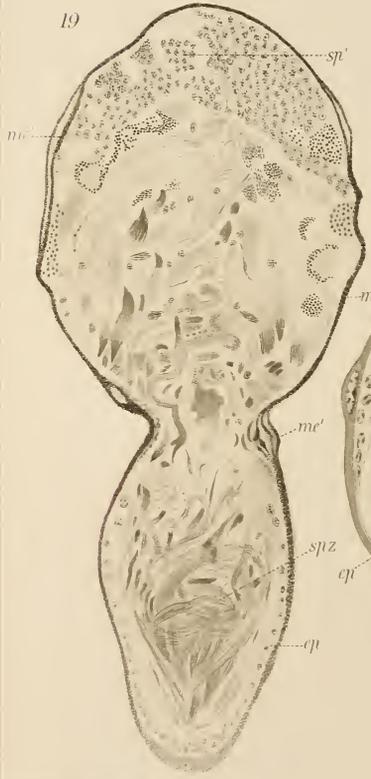
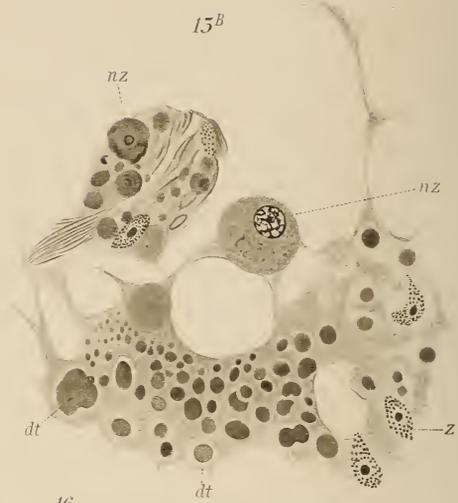
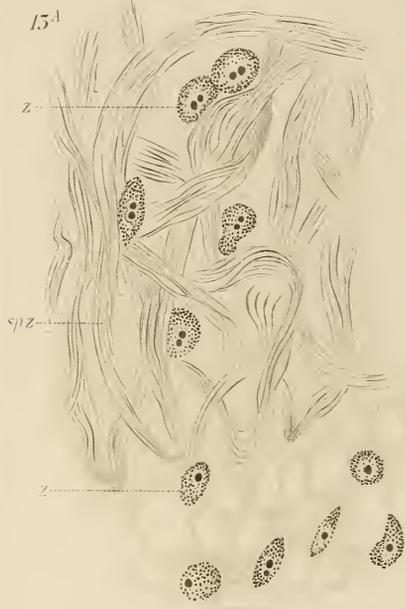
















Fig. 1.



Fig. 2.

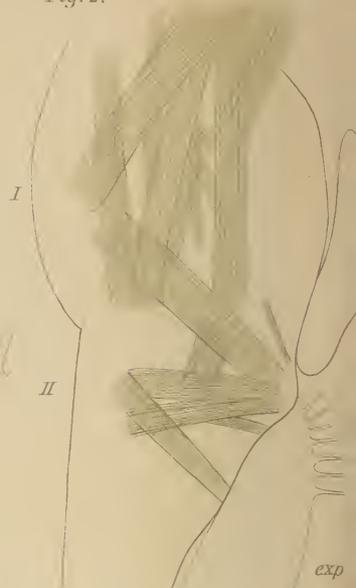


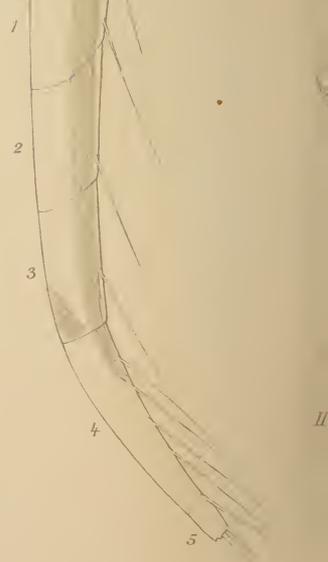
Fig. 4.

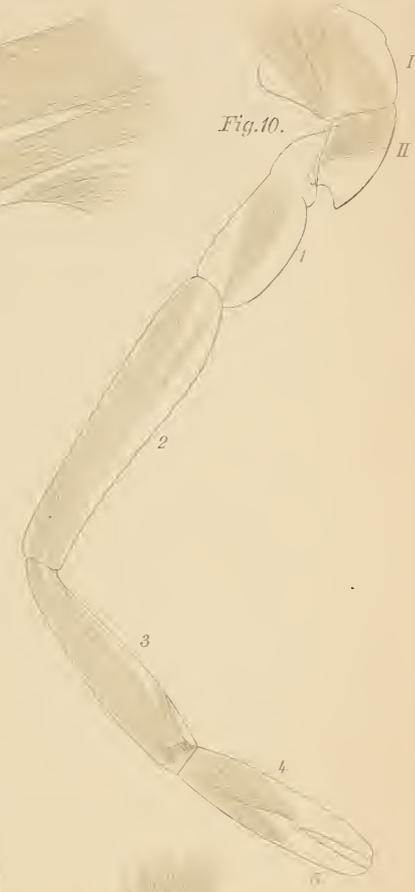
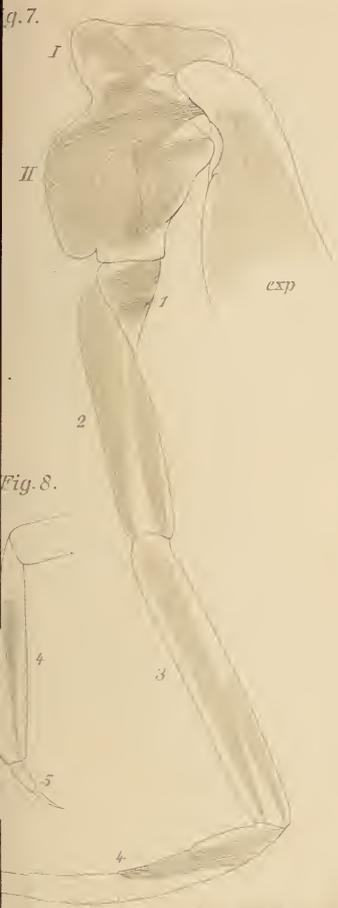


Fig. 3.



Fig. 5.





exp



Fig. 1.



Fig. 2.

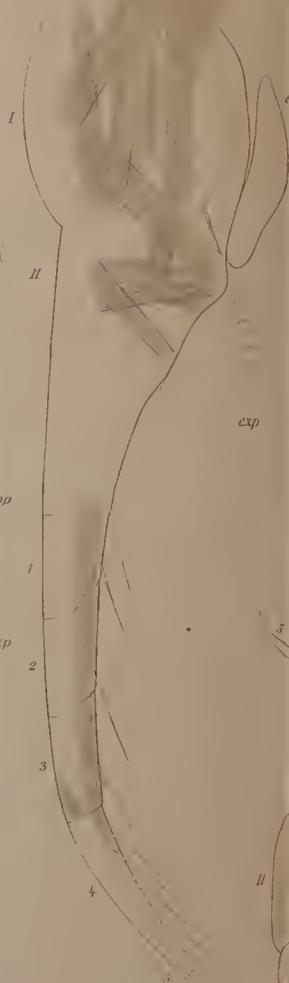


Fig. 7.



Fig. 9.



Fig. 10.

Fig. 4.

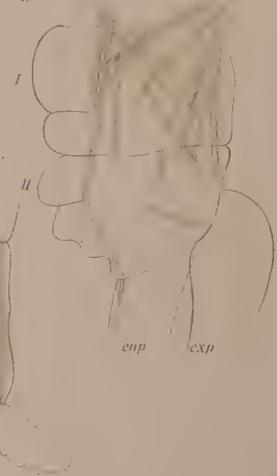


Fig. 3.



Fig. 5.



Fig. 8.



Fig. 6.



Fig. 11.



Fig. 12.





Fig. 13.



Fig. 14.



Fig. 15. exp



Fig. 18.



Fig. 17.



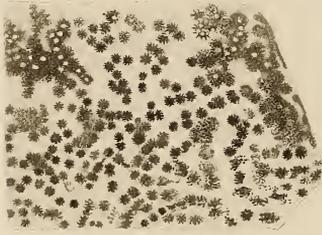
Fig. 16.







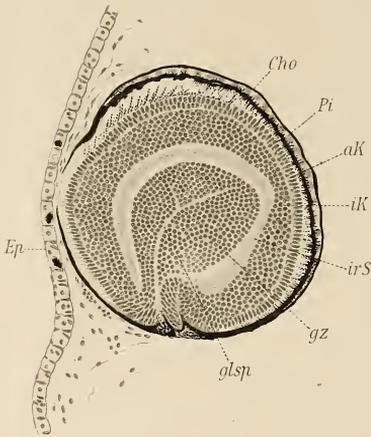
9



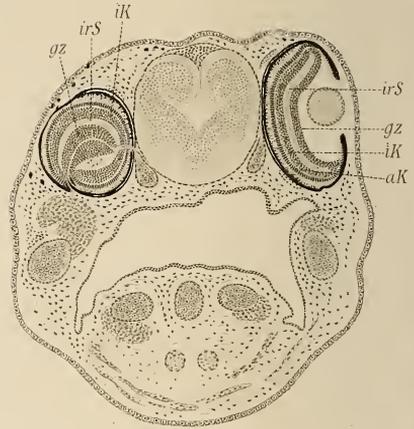
10



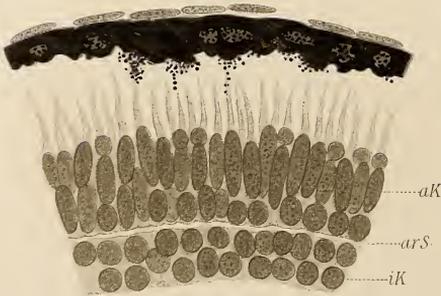
11



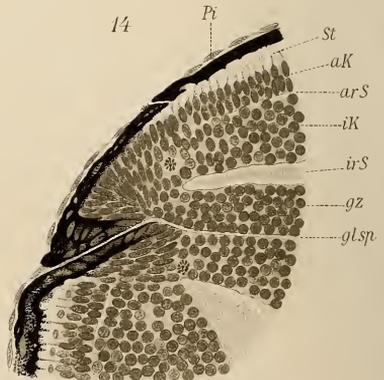
12



13



14



5



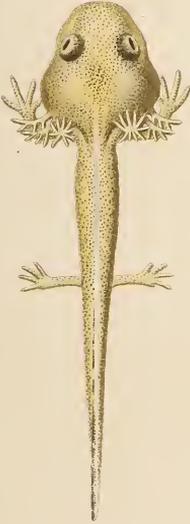
3



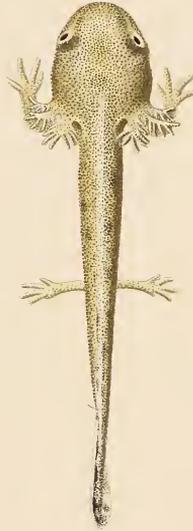
4



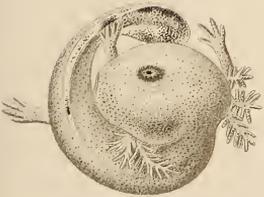
1



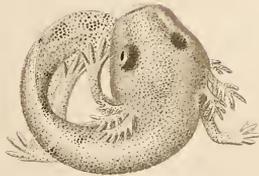
2



6



7



8





9



10



5



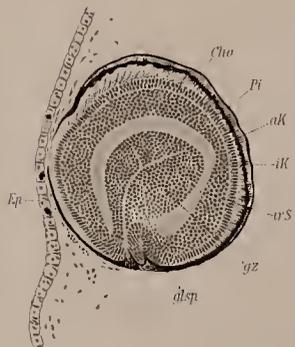
5



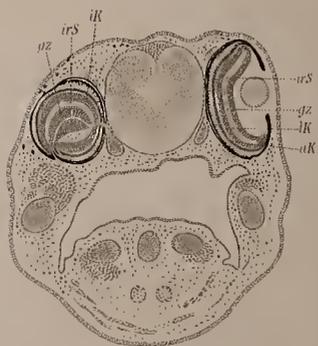
4



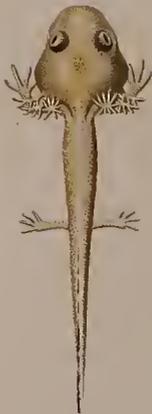
11



12



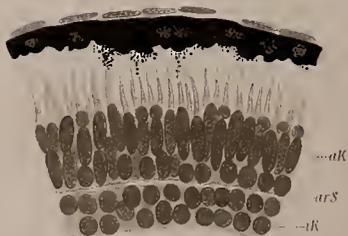
1



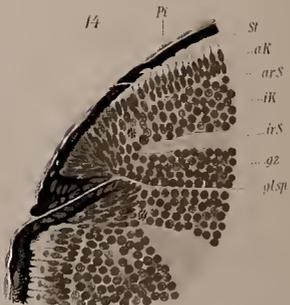
2



15



14



6



7



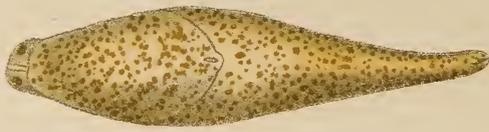
8



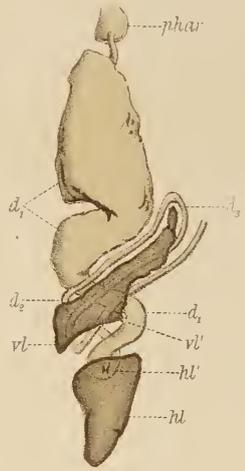




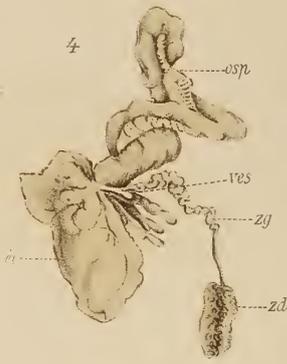
1



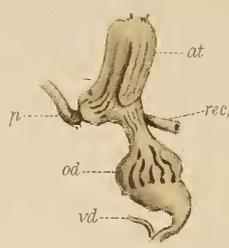
2



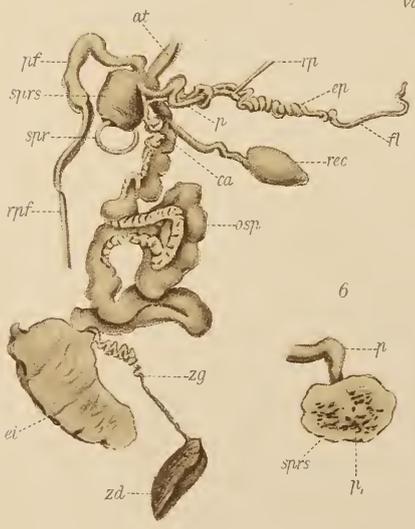
4



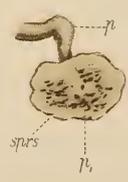
5



3



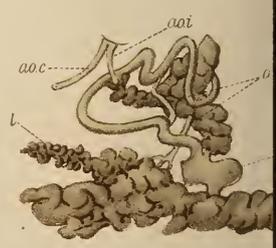
6



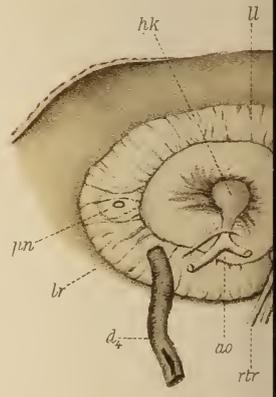
7



15



18



9













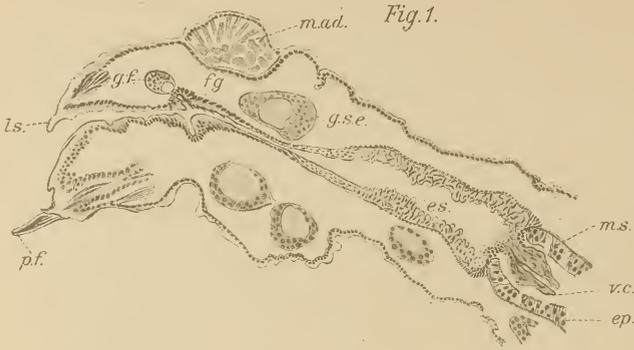


Fig. 1.

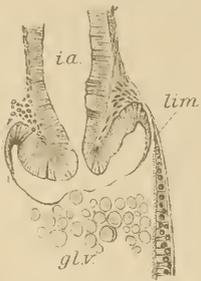


Fig. 6.

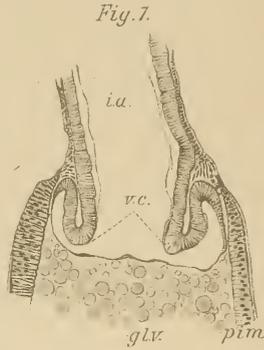


Fig. 7.



ms. Fig. 13.

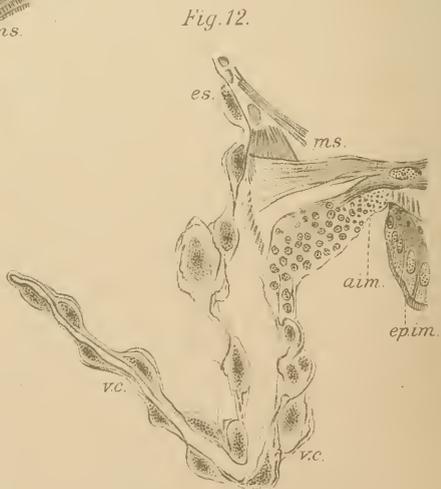
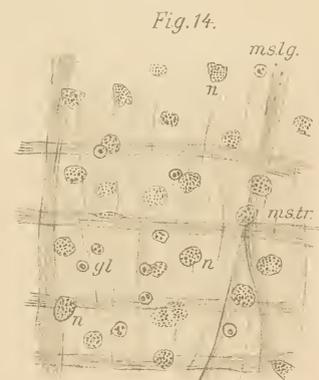
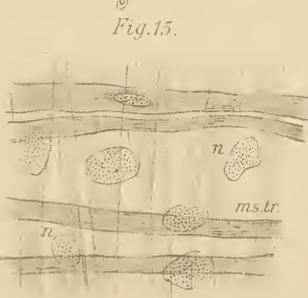
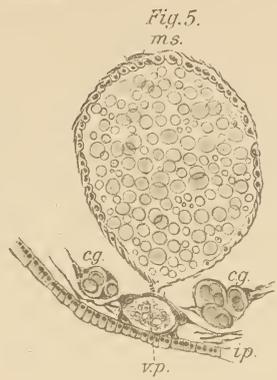
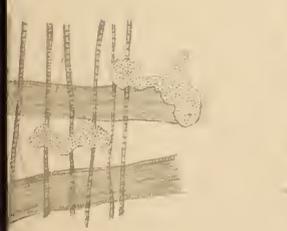


Fig. 12.





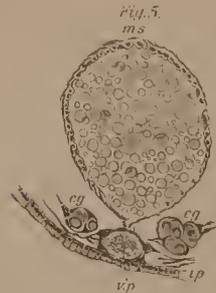


Fig. 8.



Fig. 6.

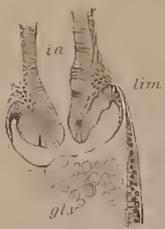


Fig. 7.

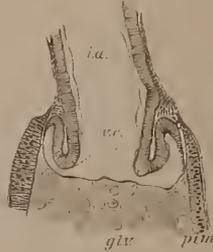


Fig. 11.



Fig. 10.



Fig. 9.



Fig. 14.



ms. Fig. 13.



Fig. 12.



Fig. 16.

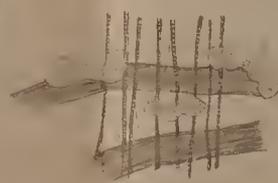


Fig. 15.

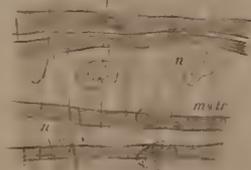


Fig. 17.









Fig. 18.

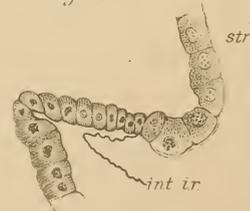
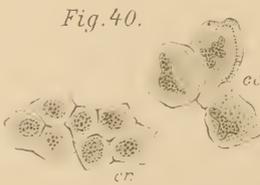
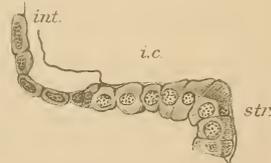
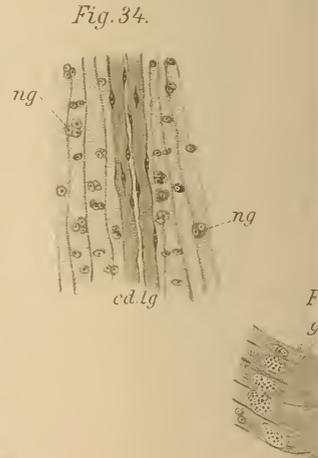
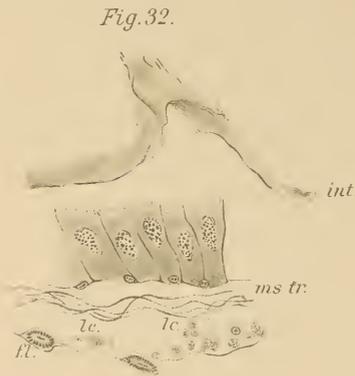
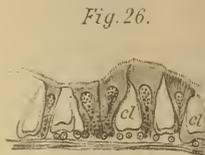
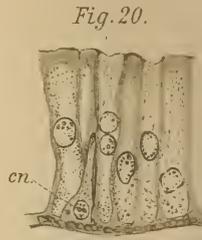
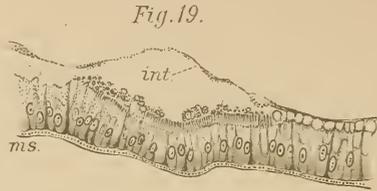


Fig. 21.

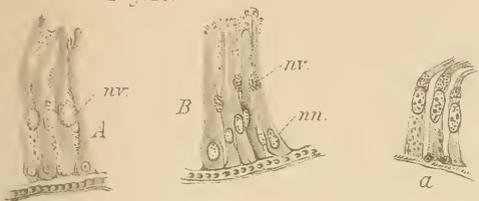


Fig. 22.



Fig. 27.



Fig. 28.



Fig. 29.



Fig. 30.



Fig. 36.



Fig. 35.

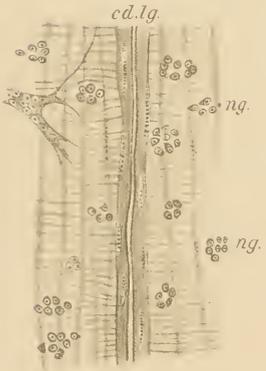


Fig. 31.

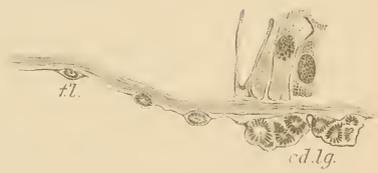


Fig. 43.

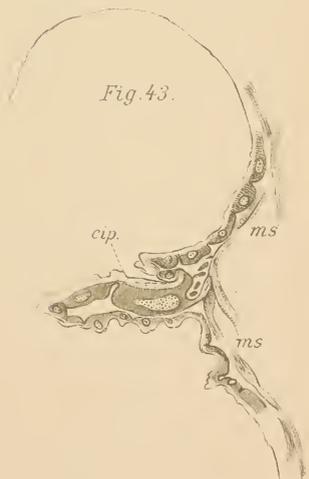
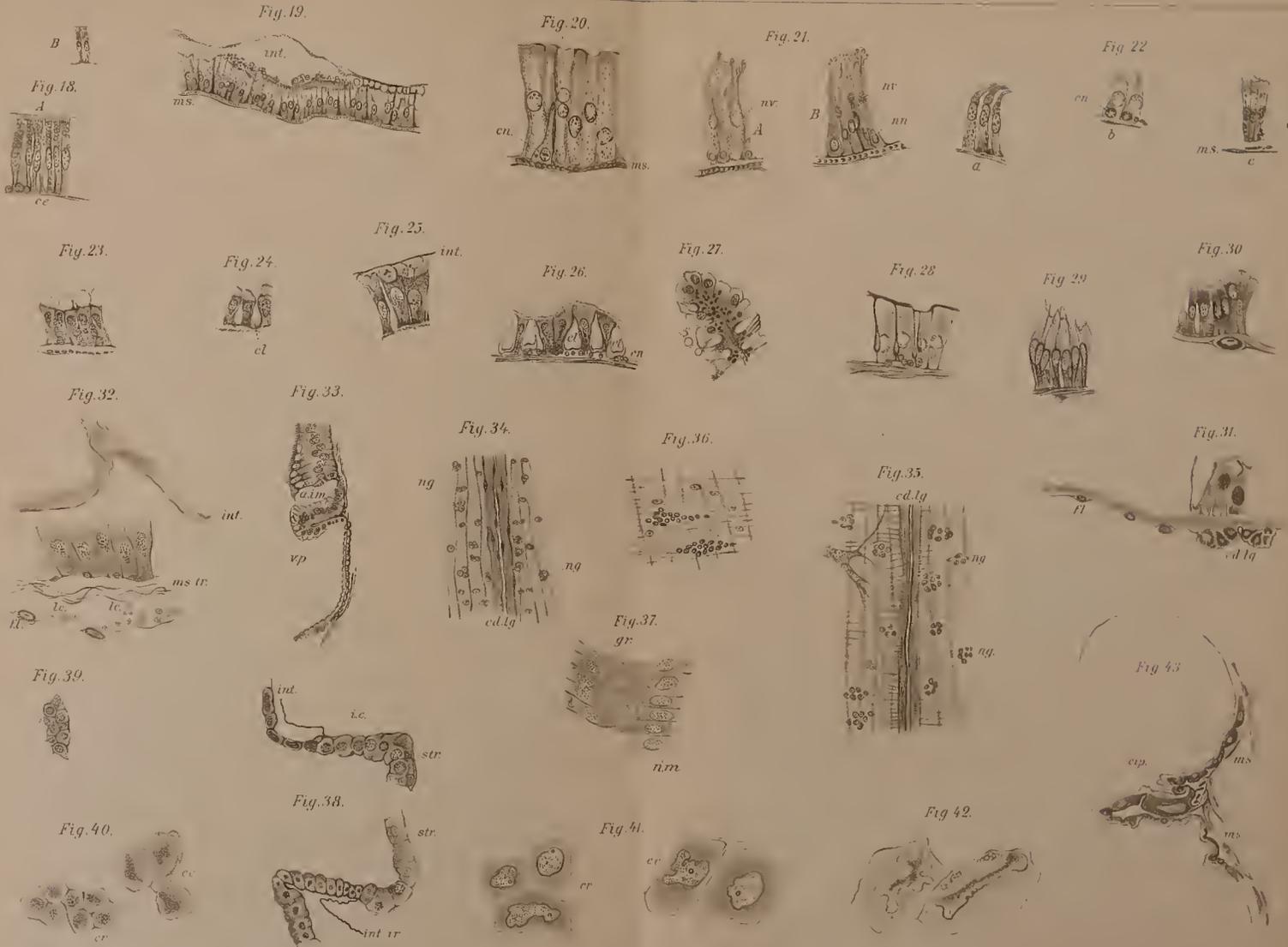


Fig. 42.



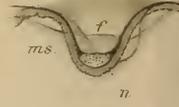
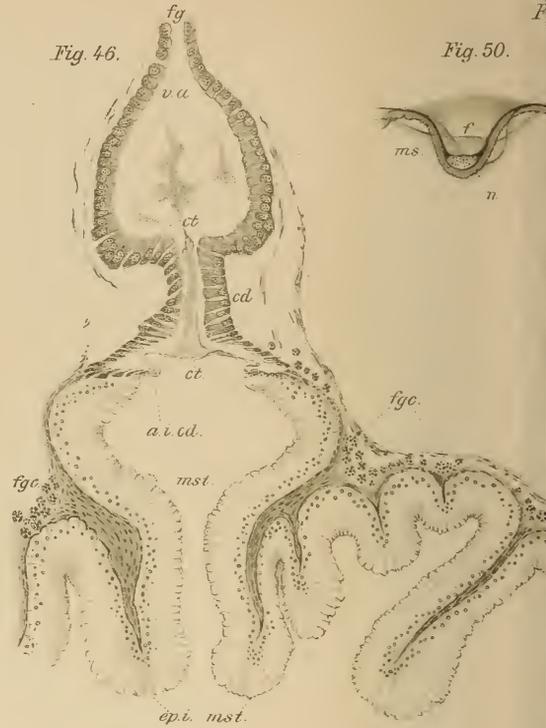
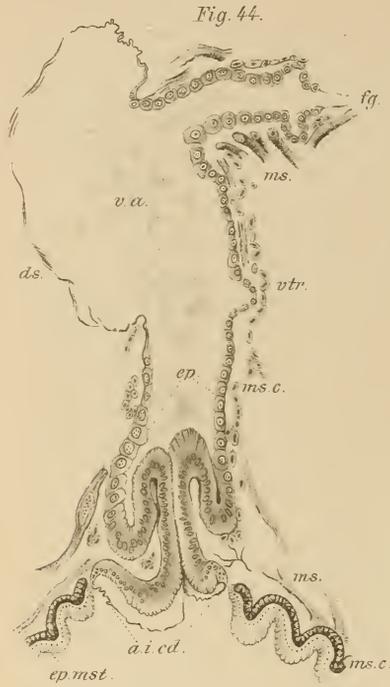
nm

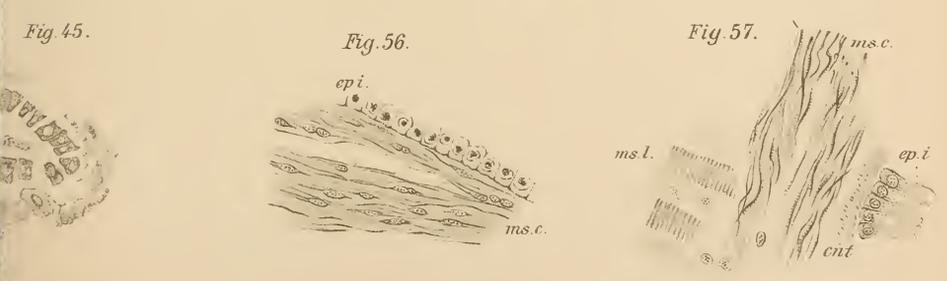
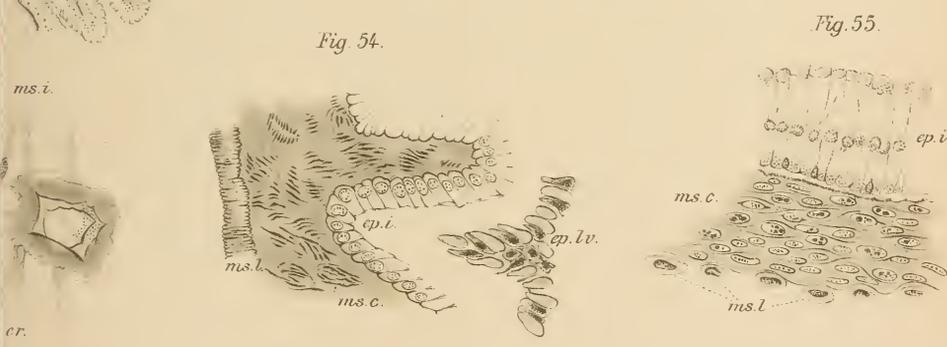
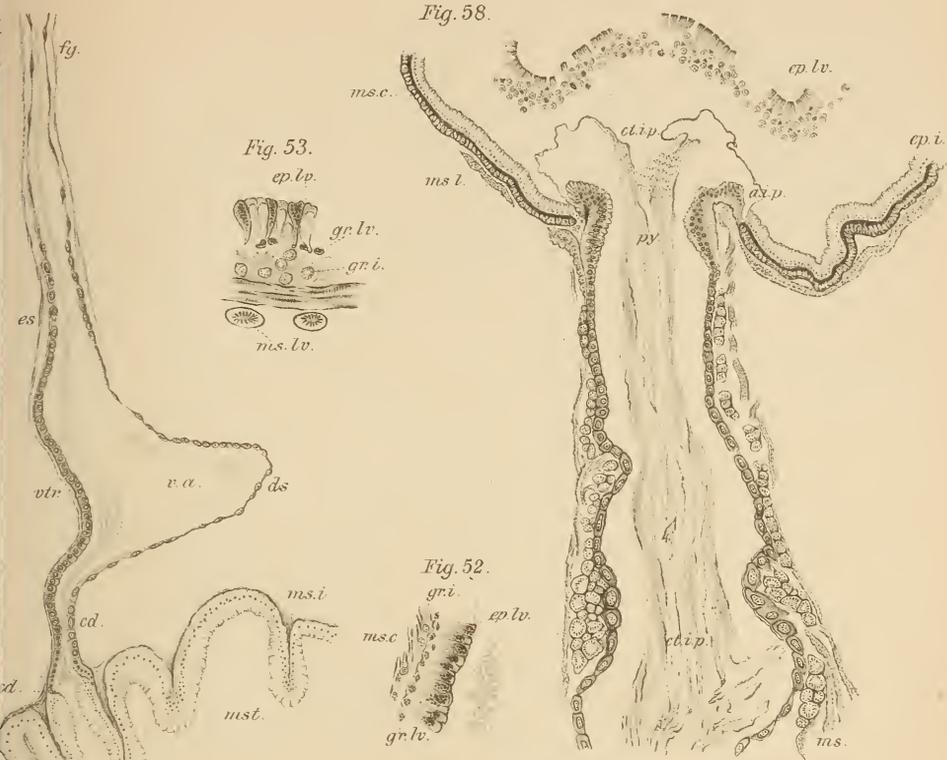














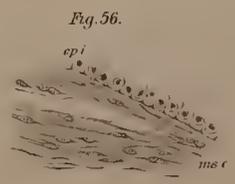
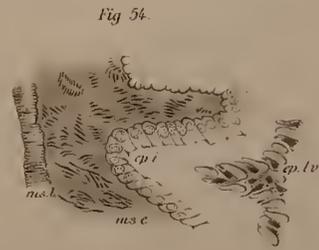
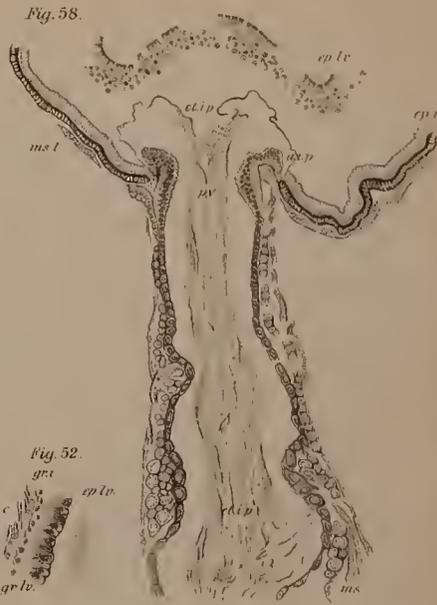
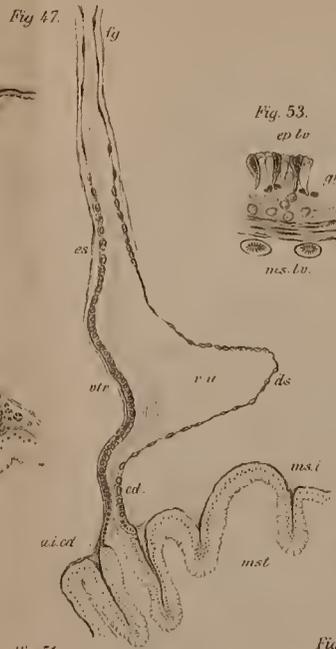
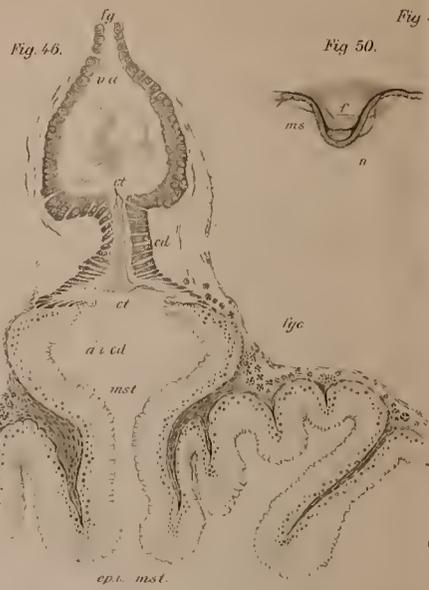






Fig. 59.

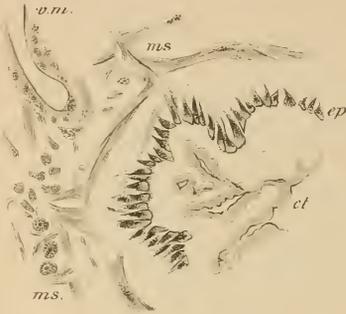


Fig. 61.



Fig. 75.



Fig. 62.

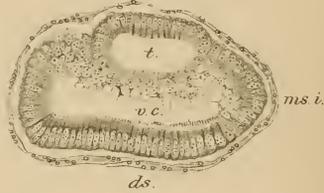


Fig. 66.



Fig. 65.

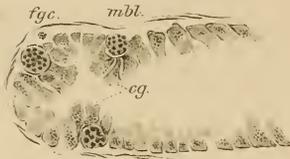


Fig. 79.



Fig. 60.

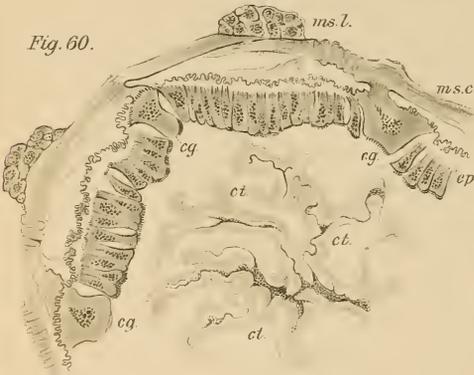


Fig. 63.

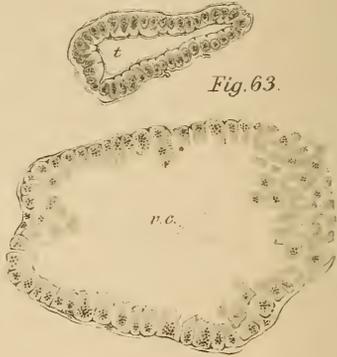


Fig. 64.

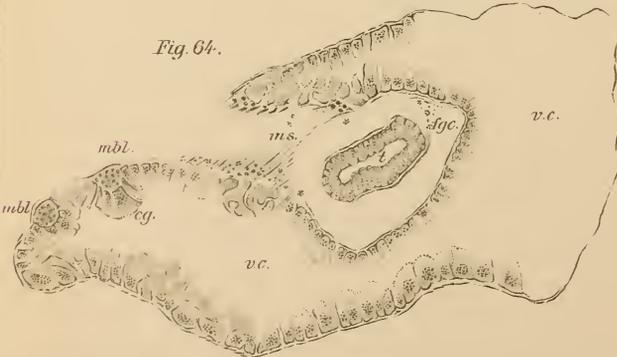
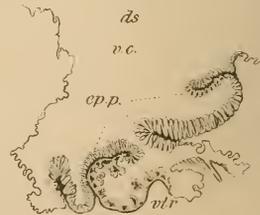


Fig. 68.



Fig. 80.



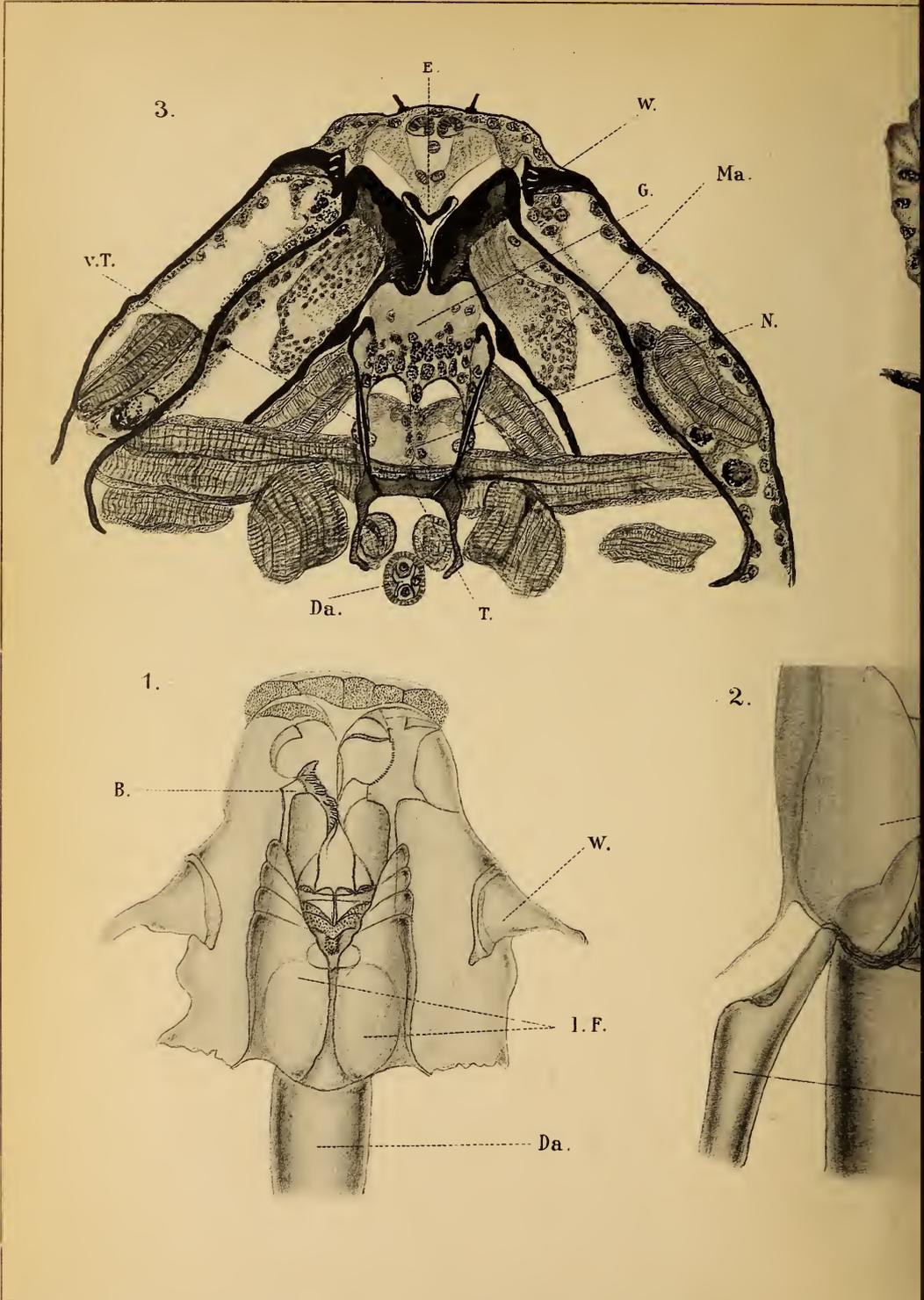


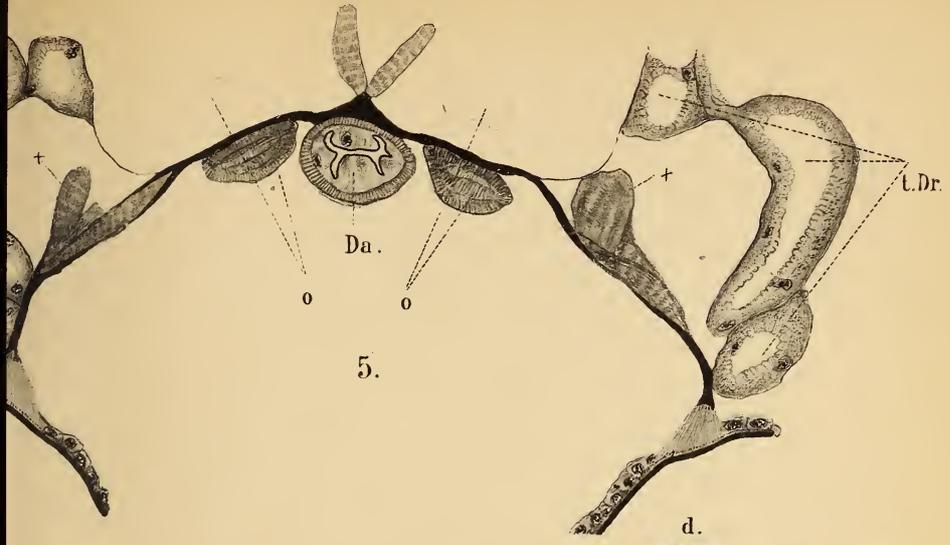




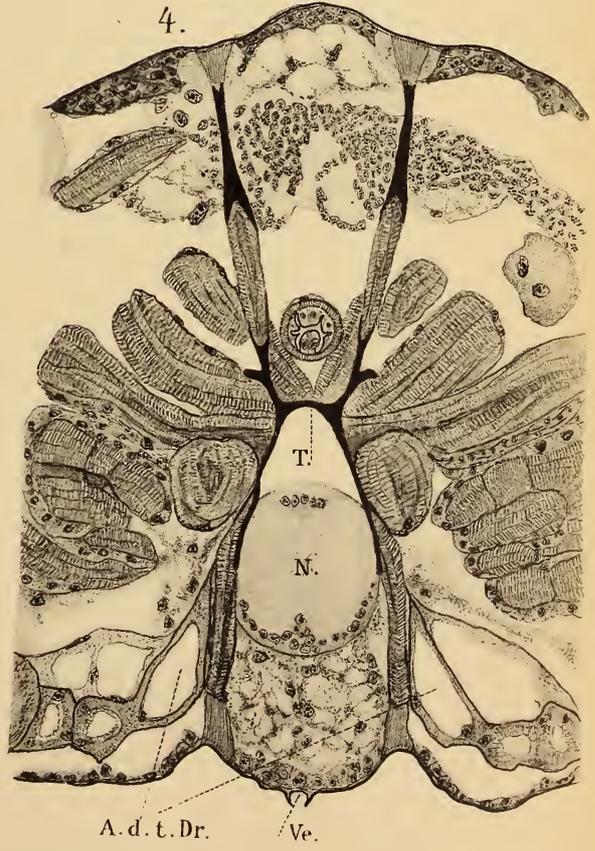
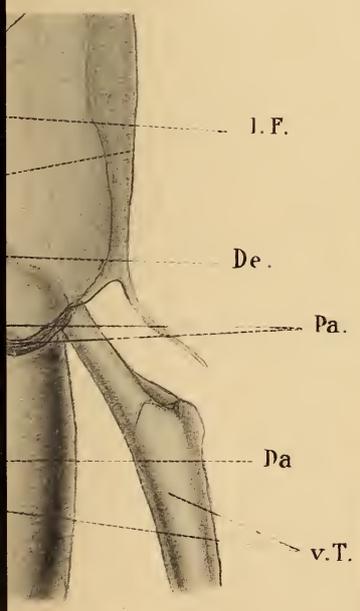






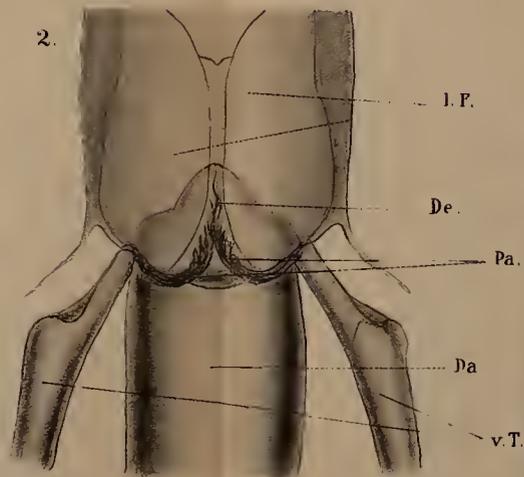
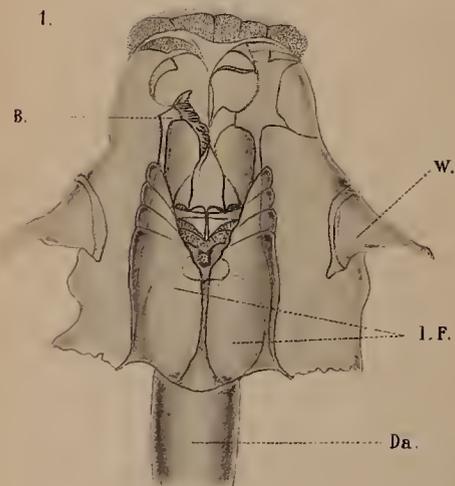
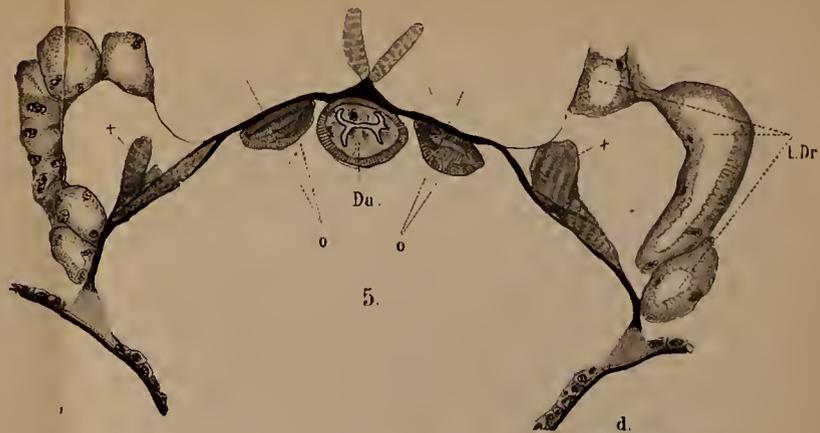
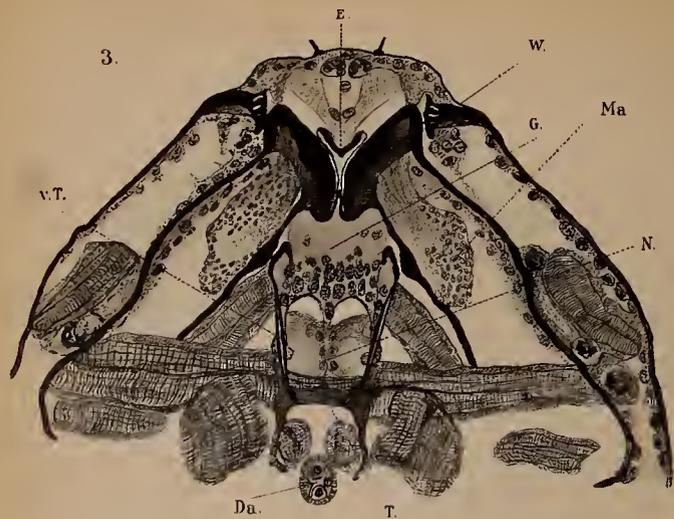


5.



4.





150  
913 (57)











SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES



3 9088 01316 6285